

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

---

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI  
Corso di Laurea in Matematica

**LE MATRICI DI LESLIE  
NELLA  
DINAMICA DELLE POPOLAZIONI**

Tesi di Laurea in Matematica

**Relatore:  
Chiar.mo Prof.  
Valeria Simoncini**

**Presentata da:  
Silvia Bucci**

Sessione Unica  
Anno Accademico 2015-2016



# Indice

<b>Introduzione</b>	<b>iii</b>
<b>1 Popolazioni strutturate in classi di età</b>	<b>1</b>
1.1 Modelli di popolazioni: definizioni preliminari . . . . .	1
1.2 La matrice di Leslie . . . . .	2
1.3 Modelli di matrici . . . . .	3
1.4 Previsione: un esempio basilare. . . . .	4
<b>2 Popolazioni strutturate in base alla taglia</b>	<b>11</b>
2.1 Il grafo di vita . . . . .	11
2.2 Modello di matrice . . . . .	14
2.2.1 Applicazioni del modello di Lefkovitch . . . . .	15
<b>3 Effetto degli autovalori della matrice di Leslie</b>	<b>19</b>
3.1 Richiami di algebra lineare numerica . . . . .	19
3.2 Soluzione dell'equazione di transizione. . . . .	20
3.3 Comportamento della funzione esponenziale $\lambda^t$ . . . . .	21
3.4 Localizzazione di autovalori . . . . .	24
3.5 Velocità di crescita di una popolazione: il Teorema di Perron-Frobenius e il Metodo delle Potenze . . . . .	27
3.5.1 Velocità di convergenza e dinamiche transitorie . . . . .	30
3.6 Calcolo degli autovalori di una matrice di Leslie. . . . .	31
<b>4 Analisi della sensibilità</b>	<b>36</b>
4.1 Analisi delle perturbazioni . . . . .	36
4.2 Sensibilità degli autovalori . . . . .	37
4.2.1 Perturbazione degli elementi di una matrice . . . . .	37
4.2.2 Sensibilità ed età . . . . .	40
<b>5 Analisi dell'elasticità</b>	<b>43</b>
5.1 Elasticità ed età . . . . .	43
5.2 Proprietà della matrice delle elasticità . . . . .	44
5.2.1 Elasticità come contributo a $\lambda$ . . . . .	44
5.2.2 Somma delle righe e delle colonne di $\mathbf{E}$ . . . . .	46
5.2.3 Elasticità a partire da dati minimi . . . . .	47
<b>Conclusione</b>	<b>49</b>

<b>A Codici MATLAB</b>	<b>50</b>
A.1 codice per il modello lineare indipendente dal tempo con dato iniziale	50
A.1.1 Grafico frequenze relative . . . . .	51
A.1.2 codice per il modello lineare indipendente dal tempo con dato iniziale random . . . . .	51
A.2 codice per visualizzazione degli effetti della perturbazione della matrice di Leslie . . . . .	53
A.2.1 codice per visualizzazione dell'effetto degli autovalori . . . . .	54
A.2.2 codice per determinare autovalori, modulo e argomento $\arctan(b/a)$ . . . . .	55
A.3 Implementazione metodo delle potenze . . . . .	56
A.4 Implementazione metodo QR per matrici di Hessenberg . . . . .	56
A.4.1 iterazione QR con shift . . . . .	57
A.5 codice per determinare la matrice delle sensibilità . . . . .	58
A.5.1 codice sensibilità dell'autovalore al variare di un parametro . . . . .	58
A.5.2 codice sensibilità dell'autovalore come funzione dell'età nella popolazione statunitense del 1965 . . . . .	59
A.6 codice elasticità dell'autovalore come funzione dell'età nella popolazione statunitense del 1965 . . . . .	60
<b>Bibliografia</b>	<b>62</b>

# Introduzione

Nella seguente esposizione tratteremo di una applicazione delle Scienze Matematiche all'Ecologia.

L'*Ecologia* è la parte della biologia che studia le relazioni tra organismi o gruppi di organismi e il loro ambiente naturale, inteso sia come l'insieme dei fattori chimico-fisici (clima, tipo di suolo, luce, nutrimento, ecc.) sia come l'insieme dei fattori biologici (parassitismo, competizione, simbiosi, ecc.).

Sviluppata come scienza a partire dal 1913 (anno di fondazione della *British Ecological Society*), essa si occupa di biologia evolutiva, genetica e etologia, ed in particolare dello studio di strutture biologiche complesse: delle popolazioni (organismi della stessa specie), delle comunità (insiemi di popolazioni che occupano un determinato territorio) degli ecosistemi (comunità con i fattori fisico-chimici che le condizionano) e della biosfera (insieme di tutti gli ecosistemi della terra).

La necessità di conferire un'impostazione matematica all'Ecologia nasce dai limiti *'umani e naturali'* dello studio di tali strutture: le condizioni non sono controllate e non possono essere variate arbitrariamente, data l'unicità di certi fenomeni naturali e non c'è nessuna garanzia che si possano ripetere osservazioni di un certo fenomeno sotto le stesse ipotesi.

Venendo a mancare dei tasselli importanti dell'indagine scientifica galileiana, un supporto fondamentale alla scienza dei rapporti tra viventi e ambiente è stato dato dai modelli matematici, che permettono di formulare teorie e avanzare previsioni probabili.

I primi modelli matematici ecologici risalgono al XIX secolo.

Malthus, nel suo *An Essay on the Principle of Population*, elaborò nel 1798 un *modello di crescita della popolazione umana esponenziale*.

Nel 1838 Verhulst introdusse un *modello demografico logistico di crescita non esponenziale*, che estende lo studio della demografia a specie diverse da quella umana, dove la crescita demografica risulta variabile e in stretto legame con il raggiungimento di un equilibrio con l'ambiente circostante.

L'elaborazione di modelli più sofisticati, che descrivono l'interazione tra specie diverse, risale al periodo che segue la prima guerra mondiale, grazie al lavoro del chimico e demografo americano Alfred J. Lotka e il matematico e fisico italiano Vito Volterra.

Nei prossimi capitoli, verrà analizzato soltanto il primo livello degli ecosistemi, costituito dalle popolazioni, esponendo alcuni *modelli di popolazione* e affrontando alcune delle tematiche della *Dinamica delle popolazioni*.

Nel *capitolo I* descriverò il modello di Leslie come modello di matrice, considerando popolazioni strutturate in classi di età, visualizzando alcuni esempi di problemi ecologici nell'ambiente MATLAB.

Nel *capitolo II* analizzerò popolazioni più complesse, descritte con più parametri vitali e classificate in base alla taglia, sviluppando esempi e controesempi con il supporto di grafi.

Nel *capitolo III* approfondirò gli aspetti matematici del modello di Leslie, studiando il comportamento degli autovalori delle matrici utilizzate nel modello.

Nel *capitolo IV e V* esporrò, infine, l'analisi della sensibilità e della elasticità degli autovalori, fase conclusiva dell'elaborazione del modello matematico, che consente di fare previsioni nelle ipotesi in cui i dati potrebbero essere diversi dalle condizioni iniziali.

*Quanto ai metodi matematici adoperati dirò che non sono i procedimenti fondati sul calcolo delle probabilità, che primi potrebbero presentarsi alla mente, i quali conducono allo scopo.*

*Ecco come può impostarsi la questione: cerchiamo di esprimere con parole come procede all'ingrosso il fenomeno; quindi traduciamo queste parole in linguaggio matematico.*

*Questa traduzione conduce ad equazioni differenziali.*

*Se allora ci lasciamo guidare dai metodi dell'analisi siamo condotti molto più lontani di quanto potrebbero portarci il linguaggio ed il ragionamento ordinario e possiamo formulare delle leggi precise matematiche.*

*Queste non contraddicono i risultati dell'osservazione.*

*Anzi la più importante di esse sembra in perfetto accordo con i risultati statistici.*

Volterra,

*Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*

# Capitolo 1

## Popolazioni strutturate in classi di età

### 1.1 Modelli di popolazioni: definizioni preliminari

**Definizione 1.1.** *Una popolazione è l'insieme di individui di una stessa specie, che vivono nel medesimo territorio e nello stesso spazio.*

*Una popolazione è omogenea se i suoi individui sono caratterizzati dal medesimo tasso di natalità e mortalità, indipendentemente dalla loro età o dallo stadio di sviluppo.*

**Definizione 1.2.** *Un modello matematico è la descrizione in termini matematici di un fenomeno reale ed è in grado di descrivere i legami esistenti tra le grandezze caratteristiche del fenomeno.*

Un modello di popolazione, in particolare, nasce dall'esigenza di rappresentare l'andamento della popolazione di una certa specie (umana o animale) e si propone di costruire un modello matematico della sua evoluzione, studiando la dinamica della popolazione, ovvero la variazione nel tempo del numero di individui, della densità e della struttura di una popolazione.

Lo studio della distribuzione degli individui in una popolazione, per esempio, risulta fondamentale per analizzare il rischio di estinzione delle popolazioni.

### Il modello di Leslie

Il modello più semplice di popolazione, proposto da Lotka nel 1920 e formalizzato da Leslie nel 1940, si basa sui tassi di mortalità e di fecondità per fasce di età. Tale metodo di campionamento si distingue dal precedente Malthusiano, che si limita allo studio di popolazioni omogenee, poichè caratteristiche, quali la fecondità o la mortalità, dipendono strettamente dallo stadio di sviluppo o dalla fascia di età e risulterebbe riduttivo trascurarle nello studio di una popolazione.

La *mortalità*, per esempio, *non* è costante con l'età: nei mammiferi, gli individui adulti sono spesso più resistenti di quelli giovani.

Questa maggiore resistenza può avere una base *fisiologica*, dovuta ad esempio alla disponibilità di una maggiore riserva di grasso che permette all'adulto di affrontare con successo inverni particolarmente rigidi o lunghi periodi di penuria di cibo.

In altri casi, gli adulti sono più resistenti dei giovani ad alcune malattie, perchè l'esposizione ripetuta agli agenti infettivi permette agli animali che riescono a sopravvivere di costruire un'adeguata risposta immunitaria, che li protegge da attacchi futuri.

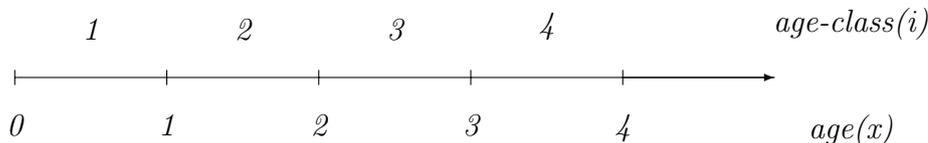
Anche l'esperienza acquisita con l'età può essere un elemento importante, perchè un individuo adulto sa in genere affrontare meglio le condizioni di pericolo o di stress, come la fuga da un predatore o la ricerca di una preda o del cibo.

Una caratteristica di grande importanza del modello di Leslie è che le grandezze considerate nella dinamica delle popolazioni dipendono dalla distribuzione per classi di età, ovvero dalla classificazione di una popolazione in base al numero di individui in ogni classe d'età.

## 1.2 La matrice di Leslie

Iniziamo suddividendo la variabile continua  $age(x)$ , rappresentativa dell'età, con  $x \geq 0$ , nel set di intervalli discreti  $age-class(i)$ , con  $i \geq 1$ , dove  $age-class(i)$  corrisponde alla classe di età che contiene le età  $i-1 \leq x \leq i$ .

Con questa terminologia, la prima classe di età corrisponde a 1.<sup>1</sup>



**Figura 1.1:** Relazione tra la variabile continua  $age(x)$  dell'età e la variabile discreta  $age-class(i)$  delle classi di età.

L'obiettivo di tale classificazione consiste nel prevedere la popolazione dal tempo  $t$  al tempo  $t+1$ , assumendo che l'unità di tempo, chiamata *intervallo di previsione*, sia uguale all'ampiezza della classe di età.

Si supponga che l'intervallo di previsione sia di *un anno*, e che gli individui siano classificati in tre classi (0-1, 1-2 e 2-3 anni).

Lo *stato* di una popolazione è descritto da un vettore  $n(t)$ , le cui componenti  $n_i(t)$  con  $1 \leq i \leq 3$  indicano il numero di individui in ciascuna classe di età.

Gli individui nelle classi 2 e 3 al tempo  $t+1$  sono i sopravvissuti delle precedenti

---

<sup>1</sup>È possibile trovare in letteratura una definizione differente per le classi di età, a partire da  $i=0$ .

classi rispettivamente, al tempo  $t$ .  
Sarà quindi,

$$\begin{aligned} n_2(t+1) &= P_1 n_1(t) \\ n_3(t+1) &= P_2 n_2(t) \end{aligned}$$

dove  $P_i$  è la probabilità che un individuo della classe  $i$  sopravviva per un anno.

I nuovi membri della classe 1, invece, non sono i sopravvissuti di nessuna classe, essendo i neonati per riproduzione delle classi successive.

In questo caso, sarà,

$$n_1(t+1) = F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t)$$

dove  $F_i$  è il tasso di fertilità della classe  $i$ , dato dalle tabelle di vita.<sup>2</sup>

Queste equazioni possono essere opportunamente scritte in forma matriciale nel seguente modo:

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t) \quad (1.1)$$

o, in forma compatta

$$n(t+1) = \mathbf{A}n(t), \quad \text{con } \mathbf{A} = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{pmatrix} \quad (1.2)$$

**Definizione 1.3.** La matrice  $\mathbf{A}$  è detta *matrice di previsione della popolazione o matrice di transizione demografica o matrice di Leslie*.

Le matrici di Leslie, dal nome del biologo che le utilizzò negli anni '40 sono **non negative** ( se così non fosse, si dovrebbe ammettere un numero negativo di individui), con **coefficienti positivi non tutti nulli solo nella prima riga e nella sottodiagonale**.

### 1.3 Modelli di matrici

I modelli di popolazioni possono essere classificati in base alle caratteristiche della matrice di Leslie.

Il modello più semplice è dato dalla matrice a **coefficienti costanti** e viene

---

<sup>2</sup>Nell'ambito della demografia, il termine *fertilità* si riferisce alla capacità biofisiologica di procreare, mentre il termine *fecondità* è un parametro che indica la manifestazione concreta della capacità procreare, in relazione ai risultati riproduttivi e non alla capacità in sè.

Le *tabelle di vita* descrivono per le generazioni di una popolazione l'andamento del numero di sopravvissuti dal momento della nascita fino alla morte dell'ultimo. Trattandosi di uno strumento di analisi non rappresenta il numero effettivo di persone viventi in dato territorio, ma astrae tenendo conto di eventi non fisiologici quali ad esempio le migrazioni, eventi bellici o catastrofi naturali.

rappresentato dal **sistema lineare di equazioni differenziali indipendenti dal tempo**

$$n(t+1) = \mathbf{A}n(t) \quad (1.3)$$

La matrice  $\mathbf{A}$  può non essere a coefficienti costanti, a causa di fattori esterni indipendenti dalla popolazione (come ad esempio il clima), oppure a causa della variazione dello stato interno della popolazione stessa. La variazione può essere deterministica (periodica o aperiodica) oppure stocastica.

Nel primo caso, la variabile esterna '*ambiente esterno*' induce un modello **lineare dipendente dal tempo** del tipo

$$n(t+1) = \mathbf{A}_t n(t) \quad (1.4)$$

dove ogni elemento di  $\mathbf{A}_t$  è funzione del tempo.

Nel secondo caso, la variazione dello stato della popolazione (per esempio la densità o la frequenza) induce un modello **non lineare** del tipo

$$n(t+1) = \mathbf{A}_n n(t) \quad (1.5)$$

dove ogni elemento di  $\mathbf{A}_n$  è funzione del vettore popolazione  $n$ .

Infine, è possibile combinare le variazioni interne ed esterne ottenendo un sistema **non lineare e non omogeneo** di equazioni

$$n(t+1) = \mathbf{A}_{n,t} n(t) \quad (1.6)$$

In questa trattazione ci occuperemo del caso più semplice di matrice di Leslie, a coefficienti costanti nel tempo, nonostante, in natura, la sopravvivenza e la riproduzione non lo siano.

## 1.4 Previsione: un esempio basilare.

Uno dei vantaggi dei modelli di matrice è che sono molto semplici da implementare su un computer.

Dato il vettore popolazione iniziale  $n(0)$ , si calcolano gli elementi della matrice di Leslie  $\mathbf{A}_{n,0}$ , prendendo in considerazione tutto ciò che può dipendere dalla non linearità o dalla variazione temporale.

Si moltiplichino, poi, tale matrice per il vettore popolazione per ottenere il vettore  $n(t)$ .

Ripetendo la procedura, in una popolazione divisa in tre classi di età, otteniamo:

$$\begin{aligned} n(1) &= \mathbf{A}_{n(0),0} n(0) \\ n(2) &= \mathbf{A}_{n(1),1} n(1) = \mathbf{A}_{n(0),0}^2 n(0) \\ n(3) &= \mathbf{A}_{n(2),2} n(2) = \mathbf{A}_{n(0),0}^3 n(0) \end{aligned}$$

**Esempio 1. Modello lineare indipendente dal tempo con dato iniziale  $n(0)$ .**

Si consideri la matrice di previsione  $A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ .3 & 0 & 0 \\ 0 & .5 & 0 \end{pmatrix}$  di una popolazione suddivisa in tre classi di età.

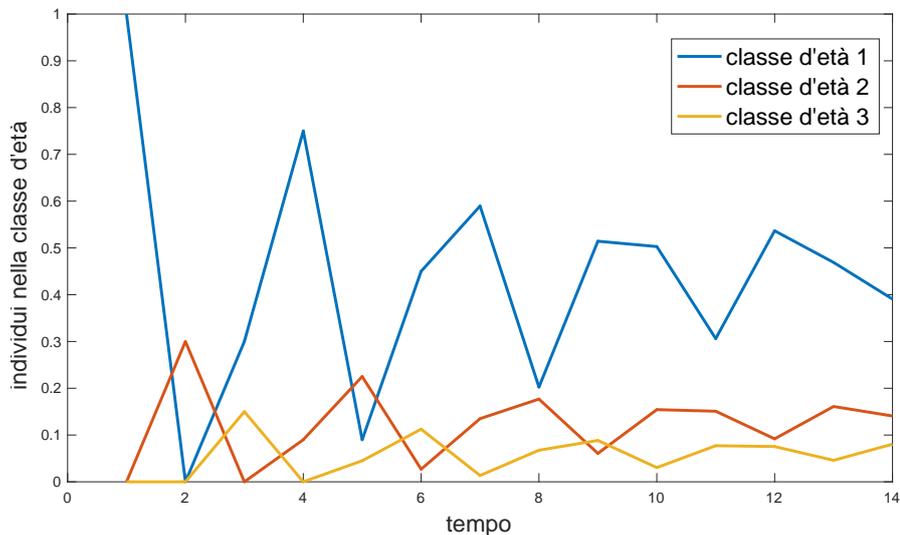
La popolazione al tempo  $t$  sarà individuata dal vettore  $n(t) \in \mathbb{R}^3$ , le cui componenti rappresentano il numero di individui in ciascuna classe.

Simuliamo adesso la dinamica della popolazione a partire da un vettore di popolazione iniziale e osserviamo il suo comportamento nel tempo.

Secondo tale matrice, la probabilità di sopravvivenza dalla prima alla seconda classe è  $P_1=0.3$  e la probabilità di sopravvivenza dalla seconda alla terza classe è  $P_2=0.5$ . Gli individui nella terza classe generano  $F_1=0$ ,  $F_2=1$  e  $F_3=5$  discendenti per intervallo di previsione.

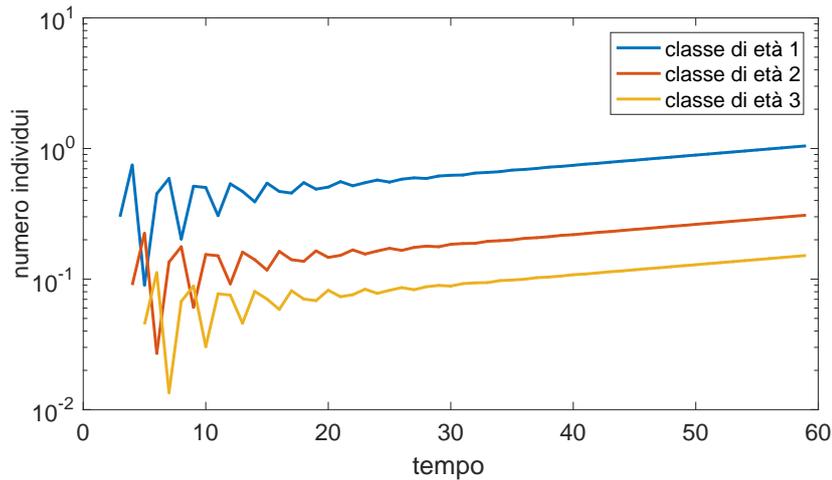
Consideriamo come vettore popolazione iniziale

$$n(0) = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$



**Figura 1.2:** Proiezione di una popolazione divisa in tre classi di età a partire dal vettore popolazione iniziale  $n(0)$  costituita da un solo individuo nella classe 1: in ascissa la variabile tempo, misurata in anni, suddivisa in 14 intervalli di durata annuale e in ordinata il numero di individui di ciascuna classe, evidenziata con colori diversi .

La proiezione al tempo  $t+1$  è stata ottenuta nell'ambiente MATLAB moltiplicando la matrice  $A$  per il vettore popolazione  $n(t)$ , a partire dal vettore iniziale  $n(0)$  dato al tempo  $t = 0$ .



**Figura 1.3:** Grafico *tempo-numero* di individui suddivisi in tre classi, visualizzando l'ordinata in scala logaritmica tramite il comando `semilogy` in un intervallo temporale di 59 anni.

**Definizione 1.4.** Si definisce **velocità istantanea di variazione del numero di organismi** la derivata del numero di individui rispetto al tempo

$$\frac{d n(t)}{dt}$$

Per i primi 14 intervalli, l'andamento delle tre classi varia in modo non regolare, anche se si registra una leggera tendenza alla crescita (fig:1.2).

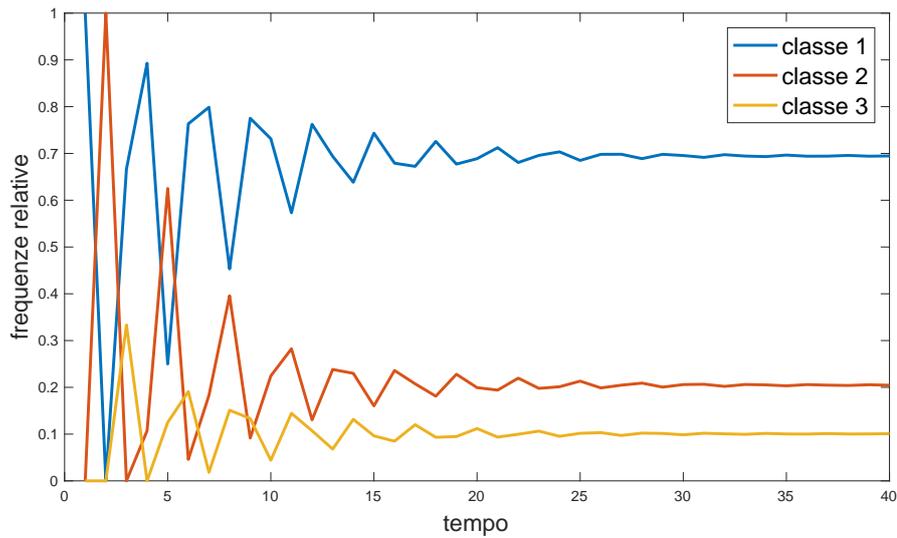
Osservando i risultati su un arco di tempo più lungo in scala logaritmica, si nota che ciascuna classe d'età e quindi anche la popolazione totale crescono esponenzialmente con la stessa velocità  $\frac{d n(t)}{dt}$  (fig:1.3).

**Definizione 1.5.** Dato un carattere  $X$  che possa manifestarsi con  $k$  modalità (valori numerici o gli attributi che un carattere può assumere), rilevato su  $n$  unità statistiche, una **distribuzione di frequenza** è un insieme di coppie  $(x_i, n_i)$ , con  $1 \leq i \leq k$ , dove  $x_i$  è la  $i$ -esima modalità del carattere e  $n_i$  è il numero di unità statistiche su cui quella modalità è stata rilevata.

I numeri  $n_i$  sono detti **frequenze assolute**.

Si definisce **frequenza relativa** il rapporto tra la frequenza assoluta e il totale delle frequenze della distribuzione  $f_i := \frac{n_i}{n}$

Consideriamo adesso come carattere l'età, come modalità le 3 *classi di età* e come unità statistiche gli individui della popolazione.



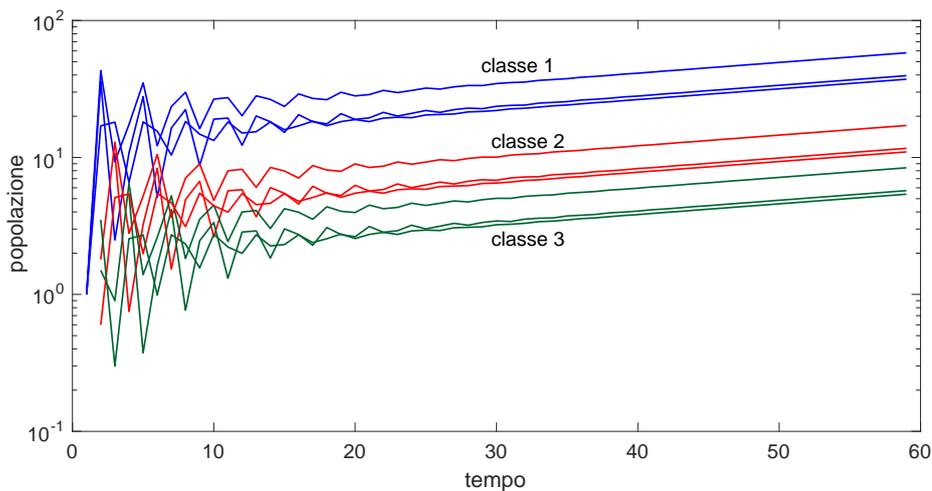
**Figura 1.4:** grafico delle frequenze relative di ciascuna classe d'età nel tempo. Osserviamo che esse convergono ad una costante, cioè sono funzione solo dell'età degli individui e non del tempo.

**Definizione 1.6.** Si dice che la popolazione ha raggiunto una **distribuzione (o struttura) stabile d'età** quando la proporzione di individui in ciascuna classe d'età diventa costante nel tempo, indipendentemente dalle condizioni iniziali.

Tale comportamento è, in particolare, dovuto alle proprietà della matrice di Leslie. Si rimanda al capitolo 3 per l'esposizione dettagliata del fenomeno della convergenza ad una struttura di popolazione stabile.

**Esempio 2. Modello lineare indipendente dal tempo con dato iniziale random.**

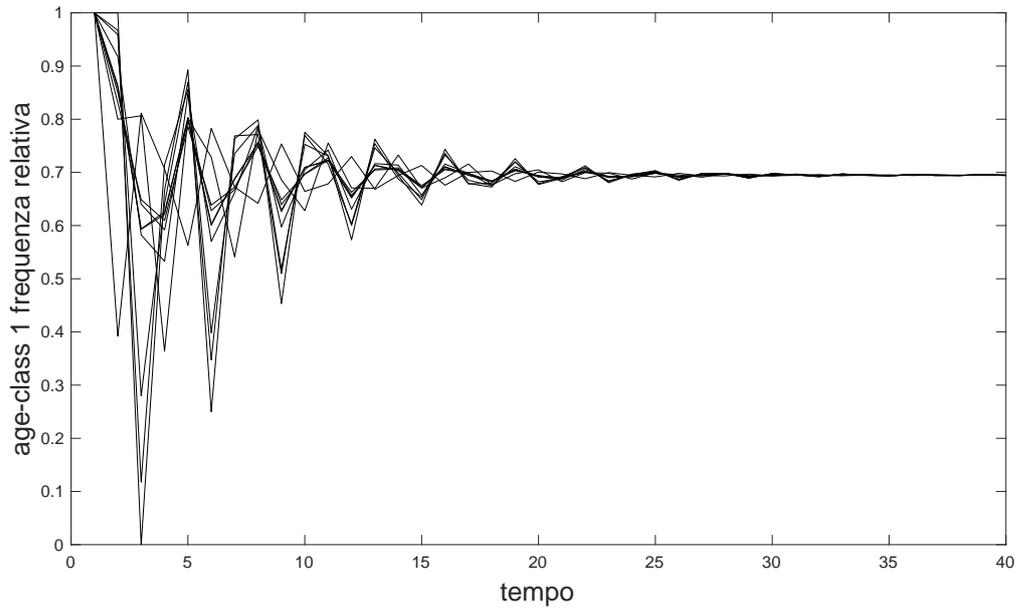
Le seguenti simulazioni in ambiente *MATLAB* mostrano gli stessi risultati visti nell'esempio 1, con la stessa matrice di transizione  $\mathbf{A}$ , a partire da un dato iniziale  $n(0)$  random, ottenuto con il comando `randi([0,10],1,3)` dove  $0 \leq n_i(t) \leq 10$ , con  $1 \leq i \leq 3$ .



**Figura 1.5:** Grafico *tempo-numero di individui suddivisi in tre classi* in cui sono state proiettate 3 popolazioni con dato iniziale random, visualizzando l'ordinata in scala logaritmica tramite il comando `semilogy` in un intervallo temporale di 59 anni.

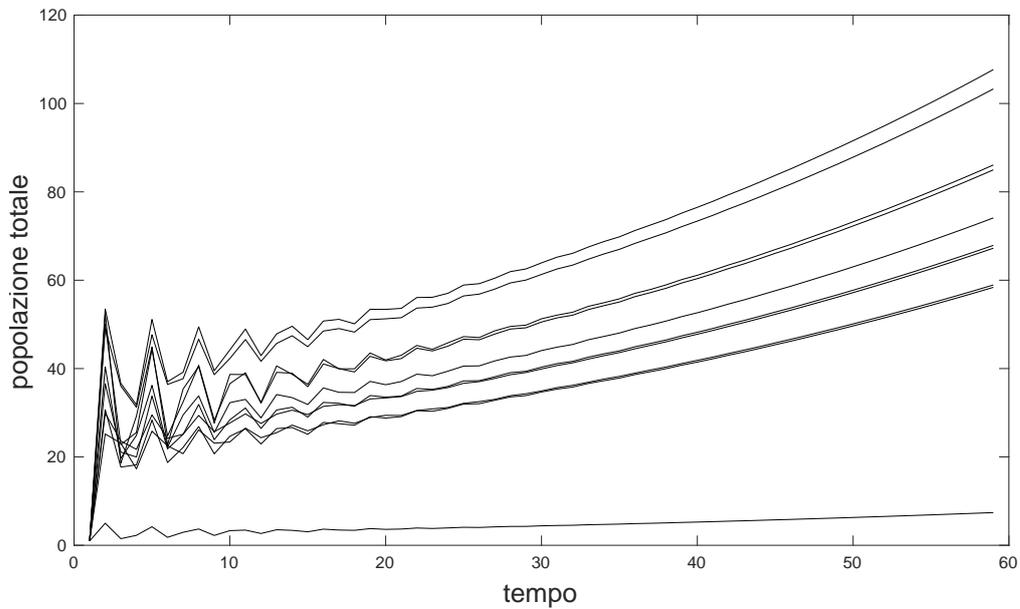
Come mostrato nell'esempio precedente (fig:1.3), anche nella figura 1.5 le 3 popolazioni proiettate crescono con la stessa velocità, nonostante il dato iniziale sia aleatorio.

Vedremo nel capitolo 3 che questo comportamento è tipico di popolazioni con stesso ciclo vitale.

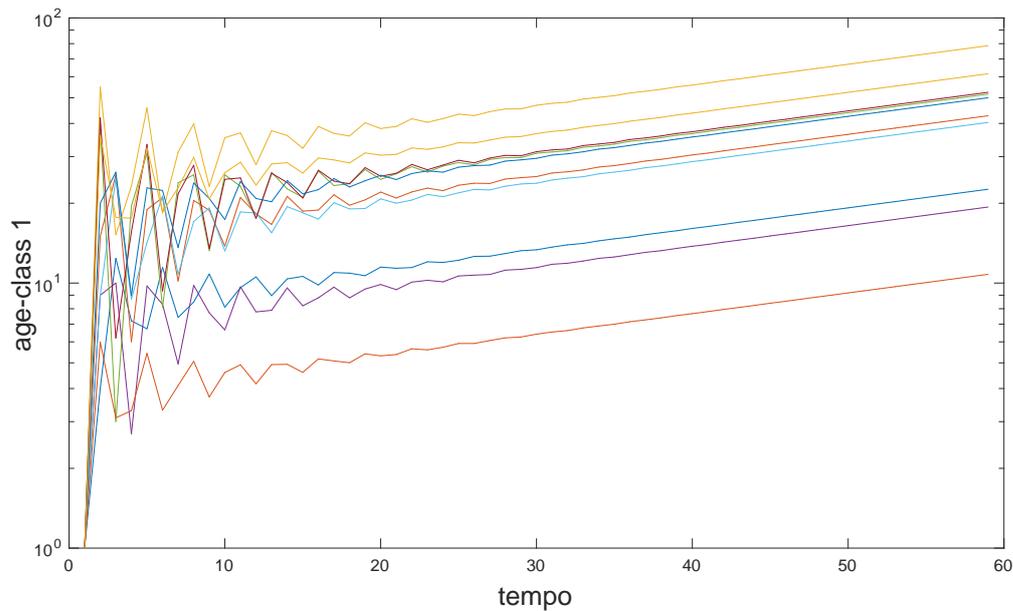


**Figura 1.6:** frequenze relative di 10 classi 1 con dato iniziale random che convergono ad una costante

Osserviamo dalla figura 1.6 che la convergenza della classe 1 ad una struttura stabile non dipende dal dato iniziale.



**Figura 1.7:** grafico *tempo-numero di individui classe 1* in cui sono state proiettate 10 classi 1 con dato iniziale random.



**Figura 1.8:** grafico *tempo-numero di individui classe 1* in cui sono state proiettate 10 classi 1 con dato iniziale random, visualizzando l'ordinata in scala logaritmica tramite il comando `semilogy` in un intervallo temporale di 59 anni.

Dalle figure 1.7 e 1.8 osserviamo che le 10 simulazioni crescono con la stessa velocità e convergono alla stessa distribuzione di età.

Si nota, tuttavia, che in nessun momento la dimensione della popolazione è la stessa: si potrebbe ipotizzare, infatti, che ciò dipenda dalle fasi del ciclo vitale.

Una condizione iniziale sbilanciata verso gli individui nella classe di età 1, inoltre, può rivelarsi uno svantaggio, perchè tali individui devono aspettare un intervallo di tempo, con una certa probabilità di morte, prima di iniziare a riprodurre, e due intervalli prima di raggiungere la loro massima fertilità. Una condizione iniziale sbilanciata verso gli individui nella classe di età 3 è invece un vantaggio poichè questi individui si riproducono subito al massimo delle potenzialità.

## Capitolo 2

# Popolazioni strutturate in base alla taglia

Seguendo l'approccio proposto da Leslie alla fine degli anni '40, Lefkovitch propose verso la metà degli anni '60 un modello più generale, applicabile quando i parametri demografici della popolazione dipendono dallo stadio di sviluppo degli individui e non dall'età.

Invece che classificare una popolazione in base all'età, come visto nel precedente capitolo, in alcuni casi si preferisce classificarla in base alla taglia corporea o allo stadio di sviluppo (per esempio, uovo, crisalide, insetto alato).

Il modello strutturato per classi di età rappresenta così un caso particolare di quello strutturato per fasi di sviluppo.

Tale modello si mostra particolarmente utile

- in quanto sopravvivenza e fertilità degli individui dipendono dalla loro taglia o dallo stadio della loro vita: considerare popolazioni omogenee, in cui tutti gli individui condividono lo stesso tasso di natalità o mortalità risulterebbe un'approssimazione grossolana della popolazione;
- poichè risulta difficile stimare con precisione l'età degli individui di una specie considerata;
- ed infine, perchè molti individui possono rivisitare alcuni degli stadi di sviluppo già attraversati (ad esempio, una pianta può essere divorata in parte da organismi erbivori o morire a causa di condizioni ambientali avverse e tornare ad un precedente stadio).

In questo capitolo, ci occuperemo di illustrare la costruzione di un modello di popolazione basato su tale classificazione, mostrando, inoltre, dei risultati analitici, nascosti nelle simulazioni precedenti.

### 2.1 Il grafo di vita

Il modo più espressivo e sintetico per descrivere le informazioni relative al ciclo di vita di una popolazione è quello di utilizzare un grafo, chiamato grafo di vita.

La *costruzione* del grafo procede come segue.

1. Si scelga un set di stadi di sviluppo (***i-states***) che descrivano il ciclo vitale della popolazione analizzata.

2. Si scelga un intervallo di evoluzione, che definisce i passi temporali da uno stadio all'altro nel modello.

La struttura del grafico e la matrice dei risultati dipenderanno dal tipo di intervallo di tempo (un giorno, una settimana, un anno...).

3. Si individui un nodo per ogni stadio, numerando i nodi da 1 a  $s$ .

L'ordine di numerazione è irrilevante, ma spesso è conveniente assegnare il numero **1** allo stadio rappresentante i 'neonati'.

Il simbolo  $N_i$  denota il nodo  $i$ .

4. Si connetta tramite una freccia o un arco il nodo  $N_i$  al nodo  $N_j$ , se e solo se un individuo nello stadio  $i$  al tempo  $t$  contribuisce, in un passo temporale, nello sviluppo o nella riproduzione di individui allo stadio  $j$  al tempo  $t+1$ .

Inserire un arco o una freccia da  $N_i$  in sè, se un individuo nello stadio  $i$  al tempo  $t$  sopravvive nello stadio  $i$  fino al tempo  $t+1$ .

Tale arco è detto auto-ciclo o loop.

5. Si etichetti ogni arco o freccia con un coefficiente.

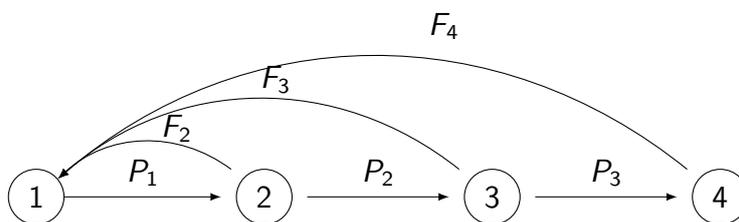
Il coefficiente  $a_{ij}$  sull'arco da  $N_j$  a  $N_i$  indica il numero di individui nello stato  $i$  al tempo  $t+1$  per individuo dello stato  $j$  al tempo  $t$ .

Sarà così

$$n_i(t+1) = \sum_{j=1}^s a_{ij} n_j(t) \quad (2.1)$$

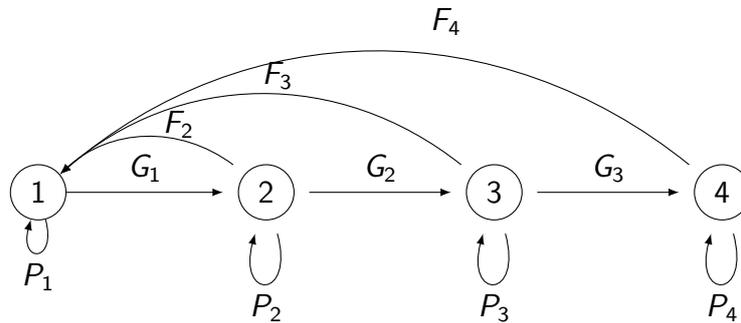
Tali coefficienti rappresentano la probabilità di transizione o di successo riproduttivo (nel caso di archi che conducano allo stadio di vita iniziale).

Le figure seguenti illustrano due esempi.



**Figura 2.1:** Grafo di vita per un ciclo vitale classificato in base all'età, in cui l'ampiezza delle classi d'età corrisponde all'intervallo temporale di evoluzione.

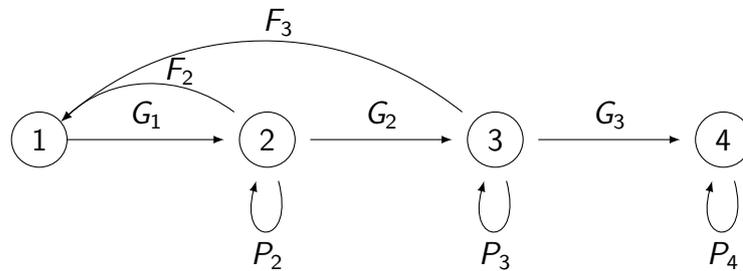
L'intervallo di previsione coincide con quello evolutivo (da uno stadio all'altro). Gli individui *sopravvivono*, con probabilità  $P_i$ , fino a diventare più vecchi di un'unità temporale (un anno), e *si riproducono*, con fertilità  $F_i$ , producendo neonati nella classe 1.



**Figura 2.2:** Grafo di vita per un modello strutturato in base alla taglia. I nodi rappresentano le classi di taglia e un individuo **non** può crescere più di una taglia in un intervallo  $(t, t+1)$ .

Un individuo nella classe  $i$  può sopravvivere e crescere fino alla classe di taglia  $i+1$  con probabilità  $G_i$ , oppure sopravvivere e restare della stessa taglia con probabilità  $P_i$ .

Con la riproduzione vengono generati nuovi individui nella classe di taglia minima.



**Figura 2.3:** Grafo di vita di un' *Orca* (Brault e Caswell 1993, basati sui dati di *Bigg* e altri del 1900).

I nodi rappresentano gli stadi di vita:

$N_1$  = neonato,

$N_2$  = giovani,

$N_3$  = femmine adulte,

$N_4$  = femmine adulte dopo la fase riproduttiva.

L'intervallo di proiezione è di un anno e gli individui sono classificati in Neonati, Giovani, Femmine adulte e Femmine adulte dopo la riproduzione.

$P_i$  è la probabilità di sopravvivere e restare nello stadio  $i$ .

$G_i$  è la probabilità di sopravvivere e passare allo stadio  $i + 1$ .

$F_i$  è la fertilità dello stadio  $i$ .

Dal **Grafo di vita di un'Orca** osserviamo che

- poichè lo stadio 1 è uno stadio che ha la stessa durata dell'intervallo di previsione, gli individui non restano nello stadio 1 da un intervallo di tempo al successivo.  
Quindi  $P_1=0$  e non vi sono auto-cicli nel nodo  $N_1$ .
- Lo stadio post riproduttivo non contribuisce alla riproduzione di individui di nessuno stadio.
- I valori di fertilità sono positivi, in quanto si considera la fertilità di femmine adulte. Questo deriva dal fatto che si assume che nel modello delle nascite alcune giovani femmine maturino nell'intervallo  $(t,t+1)$  e generino individui al tempo  $t+1$ .

## 2.2 Modello di matrice

Come nel modello di Leslie, anche nel modello di Lefkovitch risulta semplice descrivere il grafo di vita mediante una matrice di previsione  $\mathbf{A}$  che consenta di calcolare in un determinato anno, il numero degli individui appartenenti a ciascuno degli stadi di sviluppo in funzione del numero di individui nell'anno precedente.

Il grafo di vita corrisponde alla matrice di previsione della popolazione  $\mathbf{A}$  nella equazione

$$n(t + 1) = \mathbf{A}n(t) \tag{2.2}$$

dove  $n(t)$  rappresenta il **vettore del numero di individui nell'anno t** le cui componenti indicano gli individui appartenenti ad uno stadio di sviluppo al tempo t.

Gli elementi  $a_{ij}$  della matrice di previsione sono i coefficienti dell'arco da  $N_j$  a  $N_i$  nel grafo di vita .

Le matrici di previsione corrispondenti agli esempi **2.1** e **2.2** sono

$$\mathbf{A}_a = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{pmatrix} \tag{2.3}$$

$$\mathbf{A}_b = \begin{pmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{pmatrix} \tag{2.4}$$

La differenza principale del modello di Lefkovitch rispetto al modello di Leslie è che la matrice  $\mathbf{A}$  di transizione demografica può avere qualsiasi elemento diverso da zero (e non più solo la prima riga per le fertilità e la sottodiagonale principale per le probabilità di sopravvivenza).

Gli elementi diagonali della matrice  $\mathbf{A}_b$ , in particolare, sono positivi e corrispondono agli individui che restano della stessa taglia dopo un'unità temporale. Il grafo di vita per un ciclo vitale classificato in base all'età corrisponde alla matrice di Leslie, come ci aspetteremmo.

### 2.2.1 Applicazioni del modello di Lefkovitch

Il modello di Lefkovitch, chiamato anche Modello standard di classificazione in base alla taglia (*Standard size-classified model*), è stato utilizzato nello studio

- degli alberi (Usher 1966, Hartshorn 1975, Enright e Ogden 1979, Pinero e altri 1984, Burns e Ogden 1985, Peters 1990,1991);
- dei coralli (Hughes 1984, Hughes e Jackson 1985);
- delle tartarughe marine (Crouse e altri 1987, Crowder e altri 1994, Heppel e altri 1996);
- delle tartarughe (Doak e altri 1994);
- dei copepodi (Caswell e Twombly 1989);
- dei pesci (Warner e Hughes 1988).

L'impiego di grafi nell'analisi di sistemi lineari è stato introdotto da *Mason* (1953,1956, Mason e Zimmermann 1960), e da *Coates* (1959) nello studio delle reti elettriche. I primi che hanno impiegato i grafi nell'analisi demografica sono stati *Lewis*(1972,1976), *Hubbel e Werner* (1979) e *Caswell* (1982).

### Esempio 3. Errore nella costruzione del grafo di vita

*Non è necessario costruire un grafo di vita per produrre una matrice di proiezione demografica, ma, così facendo, si impone di considerare le transizioni che avvengono durante l'intervallo temporale scelto.*

*In questo modo si cerca di evitare gli errori nella costruzione di matrici di transizione demografica, come illustra il seguente esempio.*

*Werner e Caswell (1977) presentarono un modello classificato in base alla taglia per otto popolazioni di cardo (*Dipsacus sylvestris*), una pianta monocarpica perenne, usando come intervallo temporale di transizione 1 anno.*

Si definiscono sette stadi:

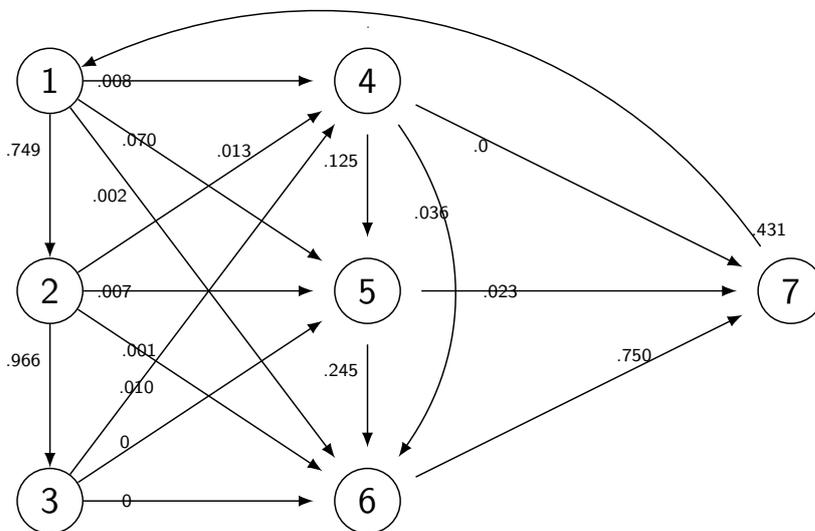
$n_1$	semi
$n_2$	semi dormienti, primo anno
$n_3$	semi dormienti, secondo anno
$n_4$	piccole rosette
$n_5$	rosette medie
$n_6$	rosette grandi
$n_7$	piante da fiore

Una tipica matrice di previsione è

$$\mathbf{A}_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 431.0 \\ 0.749 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.008 & 0.966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.070 & 0.013 & 0.010 & 0.125 & 0 & 0 & 0 \\ 0.002 & 0.008 & 0 & 0.038 & 0.245 & 0.167 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.750 & 0 \end{bmatrix}$$

La matrice è scritta in forma di matrice partizionata a blocchi per evidenziare che la prima riga e la prima colonna si riferiscono alla classe *semi*.

Il grafo di vita associato al *Dipsacus sylvestris* secondo la matrice  $\mathbf{A}_1$  è il seguente.



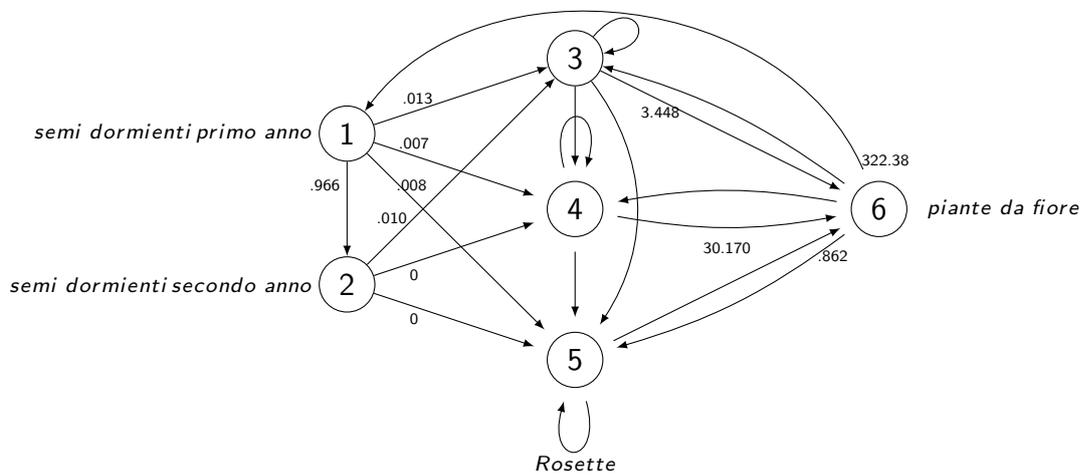
**Figura 2.4:** Grafo di vita derivato dalla matrice di previsione del *Dipsacus sylvestris*:

- $N_1$ =semi
- $N_2$ =semi dormienti, primo anno
- $N_3$ = semi dormienti, secondo anno
- $N_4$ = rosette piccole
- $N_5$ =rosette medie
- $N_6$ =rosette grandi
- $N_7$ =piante da fiore

**Il grafo di vita risulta difettoso nel processo di riproduzione:** secondo la figura 2.4, le piante da fiore nell'anno  $t$  producono semi nell'anno  $t+1$ , alcuni dei quali germogliano producendo rosette nell'anno  $t+2$ . In realtà, le piante da fiore nell'anno  $t$  producono semi che potrebbero germogliare e produrre rosette già nell'anno  $t+1$ .

La matrice  $\mathbf{A}_1$  ha, dunque, introdotto un ritardo non realistico di un anno nel processo di riproduzione.

Il grafo di vita corretto è rappresentato nella figura successiva.



**Figura 2.5:** Grafo di vita corretto del *Dipsacus sylvestris*:  
 $N_1$ =semi dormienti, primo anno  
 $N_2$ =semi dormienti, secondo anno  
 $N_3$ = piccole rosette  
 $N_4$ = rosette medie  
 $N_5$ =rosette grandi  
 $N_6$ =piante da fiore

Osserviamo che la classe dei 'semi' è scomparsa; le piante da fiore adesso producono semi dormienti, piccole rosette, medie rosette e grandi rosette.

La matrice di transizione demografica corrispondente sarà

$$\mathbf{A}_2 = \left[ \begin{array}{c|ccccc} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 322.38 \\ \hline 0.966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.013 & 0.010 & 0.125 & 0 & 0 & 3.448 \\ 0.007 & 0 & 0.125 & 0.238 & 0 & 30.170 \\ 0.008 & 0 & 0.038 & 0.245 & 0.167 & 0.862 \\ 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.750 & 0 \end{array} \right]$$

**Figura 2.6:** matrice di previsione corretta del *Dipsacus sylvestris*

Si noti che gli elementi di  $\mathbf{A}_2$  corrispondono, ad eccezione dell'ultima colonna, agli elementi della sottomatrice in basso a destra della matrice  $\mathbf{A}_1$ .

Gli elementi dell'ultima colonna di  $\mathbf{A}_2$  sono i contributi delle piante da fiore alle altre classi.

Tali elementi sono dati dai prodotti dei coefficienti per due passi necessari per tali contributi nella Figura 2.4.

Sarà

$$a_{i6}^{(2)} = a_{17}^{(1)} a_{i+1,1}^{(1)} \quad (2.5)$$

dove  $a_{ij}^{(1)}$  e  $a_{ij}^{(2)}$  si riferiscono rispettivamente agli elementi di  $\mathbf{A}_1$  e  $\mathbf{A}_2$ .

Le differenze nella dinamica delle popolazioni tra  $\mathbf{A}_1$  e  $\mathbf{A}_2$  sono apprezzabili: l'eventuale velocità dell'incremento demografico calcolata da  $\mathbf{A}_1$  è  $\lambda_1=1.797$ , mentre quella calcolata da  $\mathbf{A}_2$  è  $\lambda_1=2.322$ .

## Conclusione

La morale di questo esempio è di prestare particolare attenzione alla struttura del ciclo vitale, in relazione all'intervallo temporale scelto.

I semi sono una parte importante del ciclo della vita di un cardo, e se avessimo scelto un intervallo di proiezione di un mese sarebbero rimasti nel modello.

Ma, scegliendo un intervallo di un anno, essi scompaiono.

# Capitolo 3

## Effetto degli autovalori della matrice di Leslie

### 3.1 Richiami di algebra lineare numerica

**Definizione 3.1.** Sia data una matrice  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$ .

Uno scalare  $\lambda \in \mathbb{C}$  per cui esistono un vettore  $\mathbf{x} \neq 0$  tale che valga la relazione  $\mathbf{A}\mathbf{x} = \lambda\mathbf{x}$  e un vettore  $\mathbf{y}$  tale che valga  $\mathbf{y}^H \mathbf{A} = \lambda\mathbf{y}^H$ , dove  $\mathbf{y}^H$  è il trasposto complesso coniugato di  $\mathbf{y}$ , è detto autovalore di  $\mathbf{A}$  e  $\mathbf{x}$  è detto autovettore destro associato a  $\lambda$  e  $\mathbf{y}$  è detto autovettore sinistro associato a  $\lambda$ .

Gli autovettori corrispondenti ad autovalori distinti di una matrice sono linearmente indipendenti.

**Definizione 3.2.** Due matrici  $A$  e  $B$  sono simili se esiste una matrice invertibile  $P$  tale che  $A = PBP^{-1}$ .

Matrici simili hanno gli stessi autovalori e relativi autovettori.

#### Decomposizioni spettrali

Una decomposizione spettrale è una scrittura che permette di descrivere una matrice in termini del suo spettro.

**Definizione 3.3.** Se una matrice  $A$  di ordine  $n$  ha  $n$  autovettori linearmente indipendenti, allora esiste una matrice  $P$  tale che  $P^{-1}AP = D$ , dove  $D$  è una matrice diagonale. In tal caso  $A$  è detta diagonalizzabile. Le colonne di  $P$  sono gli autovettori di  $A$  e gli elementi diagonali di  $D$  sono gli autovalori di  $A$ .

**Definizione 3.4.** Sia  $A \in \mathbb{C}^{n \times n}$ .

- Si dice che  $A$  è una matrice unitaria se vale  $A^H A = AA^H = I$ .
- Si dice che  $A$  è una matrice normale se vale  $A^H A = AA^H$ .

**Definizione 3.5.**  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  è detta ortogonale se  $A^T A = AA^T = I$ .

**Teorema 3.1.1** (forma canonica di Jordan). Sia  $A \in \mathbb{C}^{n \times n}$  e siano  $\lambda_i$  con  $i = 1, \dots, p$  i suoi autovalori distinti, con molteplicità algebrica  $v(\lambda_i)$  e molteplicità geometrica  $\tau(\lambda_i)$ . Allora  $A$  è simile ad una matrice diagonale a blocchi

$$J = \begin{bmatrix} J_1 & & 0 \\ 0 & J_2 & \\ & \ddots & J_p \end{bmatrix}, \text{ in cui il blocco } J_i \text{ relativo all'autovalore } \lambda_i \text{ ha ordine } v(\lambda_i)$$

$$\text{ed è a sua volta diagonale a blocchi } J_i = \begin{bmatrix} C_i^{(1)} & & 0 \\ 0 & C_i^{(2)} & \\ & \ddots & C_i^{(\tau(\lambda_i))} \end{bmatrix}, \text{ con } C_i^{(j)} =$$

$$\begin{bmatrix} \lambda_i & 1 & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \\ & & \ddots & 1 \\ 0 & & & \lambda_i \end{bmatrix}, \text{ cioè esiste una matrice } X \text{ tale che } A = XJX^{-1}.$$

**Teorema 3.1.2** (forma normale di Schur). *Sia  $A \in \mathbb{C}^{n \times n}$  e siano  $\lambda_i$  con  $i = 1, \dots, n$  i suoi autovalori. Allora esistono una matrice  $Q$  unitaria e una matrice  $R$  triangolare superiore avente sulla diagonale gli autovalori di  $A$  tali che  $A = QRQ^H$ .*

Le decomposizioni di Jordan e di Schur risultano utili, in particolare, quando la matrice  $A$  non è diagonalizzabile perchè esistono sempre.

In questo capitolo si suppone che gli autovalori della matrice di Leslie siano distinti.

## 3.2 Soluzione dell'equazione di transizione.

Si voglia determinare una soluzione dell'equazione

$$n(t+1) = \mathbf{A}n(t), \tag{3.1}$$

di dato iniziale  $n(0)$ , con  $\mathbf{A}$  matrice di Leslie associata ad una popolazione.

Per determinare la stabilità del sistema

$$n(t+1) = \mathbf{A}n(t), \tag{3.2}$$

si cercano gli autovalori della matrice  $\mathbf{A}$ , ovvero le radici del polinomio

$$\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = 0$$

Esprimiamo  $n(0)$  come combinazione lineare degli autovettori destri  $w_i$  di  $\mathbf{A}$ <sup>1</sup>:

$$n(0) = c_1 w_1 + c_2 w_2 + \dots + c_s w_s, \tag{3.3}$$

---

<sup>1</sup>In questa trattazione assumiamo che gli autovalori della matrice  $A$  siano distinti; questo garantisce l'indipendenza lineare degli autovettori.

per opportuni coefficienti  $c_i$ . L'indipendenza lineare degli autovettori ci assicura che possiamo scrivere  $n(0)$  in questa forma. I coefficienti  $c_i$  dipendono dal vettore iniziale  $n(0)$ .

In questo modo, possiamo riscrivere la (3.3) come

$$n(0) = \mathbf{W}c,$$

dove  $\mathbf{W}$  è la matrice le cui colonne sono gli autovettori  $w_i$ , e  $\mathbf{c}$  è il vettore le cui componenti sono  $c_i$ , cioè

$$\mathbf{c} = \mathbf{W}^{-1}n(0).$$

Adesso, moltiplichiamo  $\mathbf{A}$  per  $n(0)$ , ottenendo  $n(1)$ :

$$n(1) = \mathbf{A}n(0) = \sum_i c_i \mathbf{A}w_i = \sum_i c_i \lambda_i w_i,$$

dove  $\lambda_i$  è l'autovalore relativo a  $w_i$ .

Non è difficile convincersi che continuando a moltiplicare per  $\mathbf{A}$ , ottenendo  $n(2)$ , ... e così via, si ottiene il *vettore popolazione al tempo  $t$* , soluzione della (3.1):

$$n(t) = \sum_i c_i \lambda_i^t w_i \tag{3.4}$$

Osserviamo dunque che il comportamento del vettore popolazione  $n(t)$  dipende dall'andamento della funzione  $\lambda_i^t$ , con  $\lambda_i$  autovalori della matrice di Leslie-Lefkovitch.

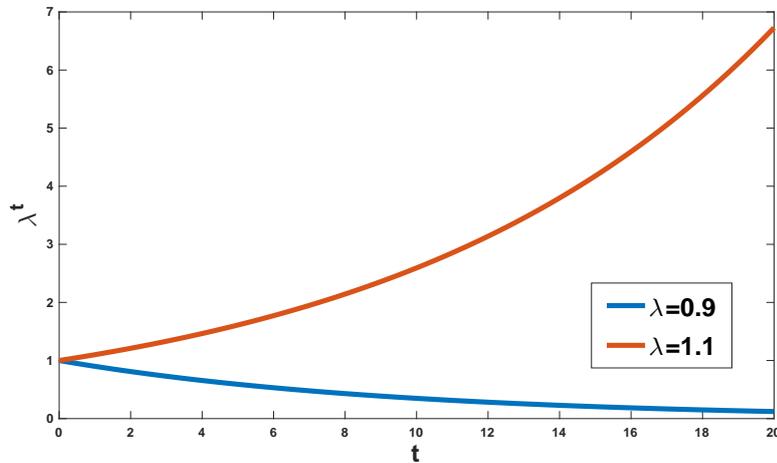
### 3.3 Comportamento della funzione esponenziale $\lambda^t$

Gli autovalori, che sono le radici del polinomio caratteristico della matrice di previsione, possono essere reali o complessi.

Riassumiamo di seguito il loro contributo alla dinamica delle popolazioni.

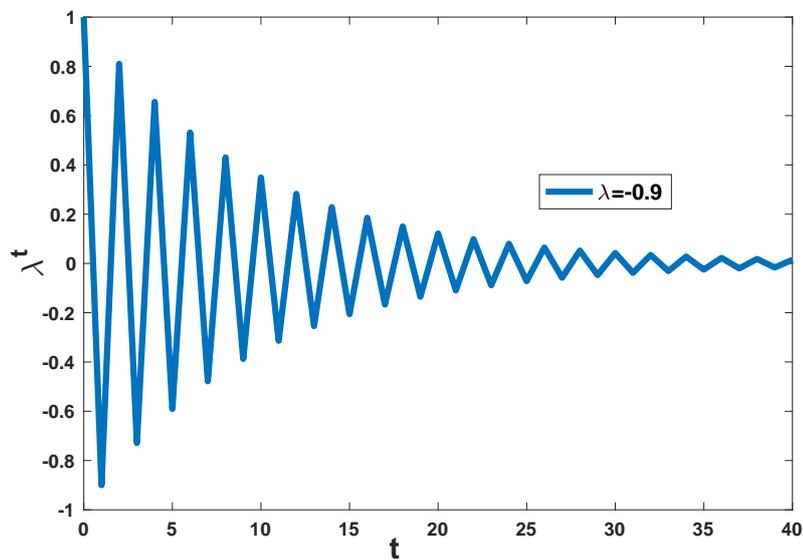
### Autovalori positivi

- Se  $\lambda_i > 1$ ,  $\lambda_i^t$  cresce esponenzialmente;
- Se  $0 < \lambda_i < 1$ ,  $\lambda_i^t$  decresce esponenzialmente.

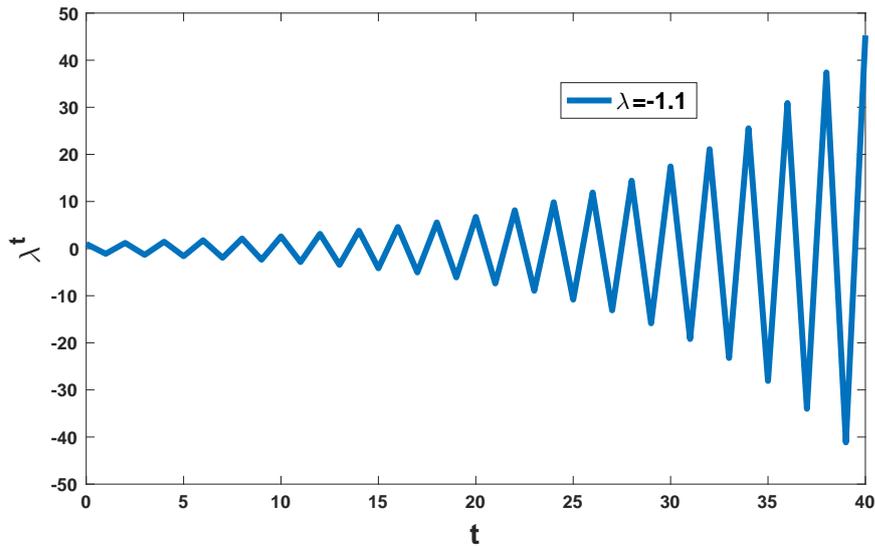


### Autovalori negativi

- Se  $-1 < \lambda_i < 0$ , genera oscillazioni smorzate di periodo 2.



- Se  $\lambda_i < -1$ ,  $\lambda_i^t$  genera oscillazioni divergenti di periodo 2.



## Autovalori complessi

Gli autovalori complessi generano oscillazioni. Supponiamo che  $\lambda = a+bi$ , che in coordinate polari, diventa

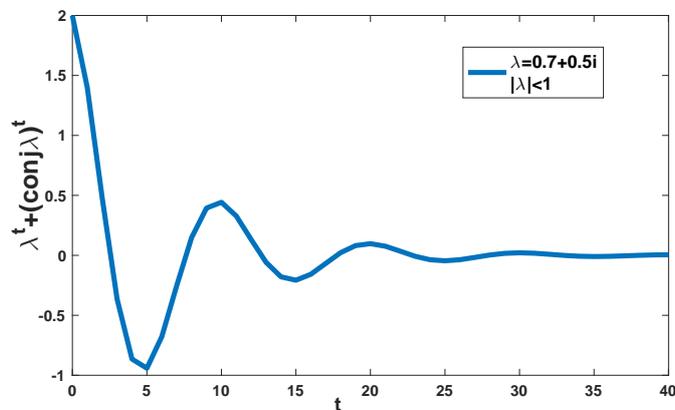
$$\lambda = |\lambda|(\cos(\theta) + i \sin(\theta)),$$

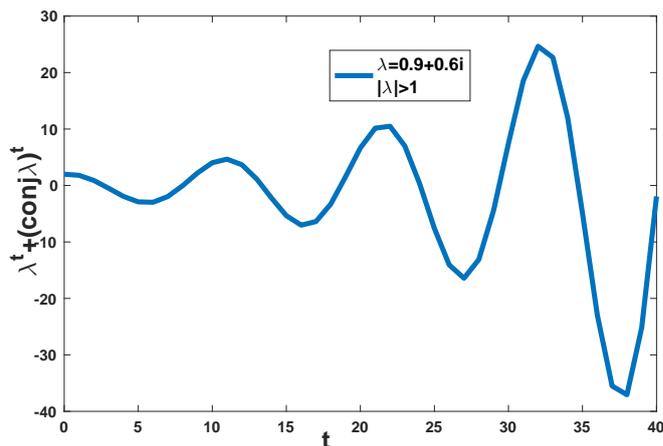
dove  $|\lambda| = \sqrt{a^2 + b^2}$  è il modulo di  $\lambda$  e  $\theta = \arctan(b/a)$  è l'angolo formato da  $\lambda$  nel piano complesso.

Elevando  $\lambda$  a potenza  $t$  otterremo, per il teorema di De Moivre,

$$\lambda^t = |\lambda|^t(\cos(\theta t) + i \sin(\theta t))$$

- Quindi, elevando  $\lambda$  ad esponenti sempre maggiori,  $|\lambda|^t$  cresce o decresce esponenzialmente, a seconda che sia  $|\lambda|$  maggiore o minore di 1. L'angolo  $\theta$  cresce ad ogni passo, completando un'oscillazione con un periodo di  $2\pi/\theta$ .





- Se infine  $|\lambda|=1$ , indipendentemente dal fatto che  $\lambda$  sia reale o complesso, la popolazione è stazionaria.

### 3.4 Localizzazione di autovalori

L'equazione (3.4) scompone la crescita della popolazione strutturata in stadi di sviluppo in un set di contributi esponenziali, uno per ciascun autovalore.

L'insieme degli autovalori della matrice di transizione demografica, detto lo *spettro della matrice*, fornisce utili informazioni sulla dinamica delle popolazioni, molte delle quali indipendenti dal vettore iniziale di popolazione (le condizioni iniziali dipendono solo dai coefficienti  $c_i$ , e non da autovalori o autovettori).

Nella seguente sezione, vengono mostrate alcune tecniche per individuare regioni del piano che localizzano gli autovalori di una matrice data, utilizzando dei risultati dell'Algebra lineare numerica, in particolare di quelli relativi al *Problema agli autovalori*.

Esso consiste nel calcolo approssimato della coppia  $(\lambda, \mathbf{w})$ , detta *autocoppia*, con  $\lambda \in \mathbb{C}$  e  $0 \neq \mathbf{w} \in \mathbb{C}^n$  rispettivamente autovalore e autovettore destro di  $\mathbf{A}$ .

**Definizione 3.6.** *Data una norma vettoriale su  $\mathbb{C}^n$   $\|\cdot\|$ , la norma matriciale indotta è definita su  $\mathbb{C}^{n \times n}$  da:*

$$\|\mathbf{A}\| := \max_{0 \neq x \in \mathbb{C}^n} \frac{\|\mathbf{A}x\|}{\|x\|} = \max_{\|x\|=1} \|\mathbf{A}x\|$$

Indichiamo lo spettro di una matrice  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$  con  $\text{spec}(\mathbf{A}) = \{\lambda_1, \dots, \lambda_n\} \subset \mathbb{C}$ .

**Proposizione 3.4.1** (di Hirsch). *Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$  e  $\|\cdot\|$  norma matriciale indotta. Allora  $\text{spec}(\mathbf{A}) \subset \{z \in \mathbb{C} \text{ t.c. } |z| \leq \|\mathbf{A}\|\}$ , cioè  $|\lambda| \leq \|\mathbf{A}\|, \forall \lambda \in \text{spec}(\mathbf{A})$ .*

*Dimostrazione.* Sia  $(\lambda, x)$  con  $\|x\| = 1$  una autocoppia di  $\mathbf{A}$ . Quindi  $\lambda x = \mathbf{A}x$ , da cui  $\|\lambda x\| = \|\mathbf{A}x\|$ . Usando le principali proprietà delle norme di matrici  $\|\lambda x\| = |\lambda| \|x\| = |\lambda|$  e  $\|\mathbf{A}x\| \leq \|\mathbf{A}\| \|x\| = \|\mathbf{A}\|$ , si ottiene  $|\lambda| \leq \|\mathbf{A}\|$ .  $\square$

**Definizione 3.7** (Cerchi di Gerschgorin). Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$ . I cerchi del piano complesso

$$G_i^{(r)} := \left\{ z \in \mathbb{C} \text{ t.c. } |z - \mathbf{A}_{ii}| \leq \sum_{j=1, j \neq i}^n |\mathbf{A}_{ij}| \right\}, i=1, \dots, n,$$

di centro  $\mathbf{A}_{ii}$  e raggio  $\sum_{j=1, j \neq i}^n |\mathbf{A}_{ij}|$  sono detti cerchi di Gerschgorin per righe.

**Teorema 3.4.2** (Primo teorema di Gerschgorin). Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$ . Allora

$$\text{spec}(\mathbf{A}) \subset \bigcup_{i=1}^n G_i^{(r)},$$

cioè gli autovalori di  $\mathbf{A}$  sono tutti contenuti nei cerchi di Gerschgorin per righe.

*Dimostrazione.* Sia  $(\lambda, x)$ , con  $x \neq 0$  un'autocoppia di  $\mathbf{A}$ , cioè tale che  $\mathbf{A}x = \lambda x$ . Quindi, scrivendo questa uguaglianza per righe si ha

$$\sum_{j=1}^n \mathbf{A}_{ij} x_j = \lambda x_i, \iff (\mathbf{A}_{ii} - \lambda) x_i = - \sum_{j=1, j \neq i}^n \mathbf{A}_{ij} x_j.$$

Sia ora  $\hat{i} \in \{1, \dots, n\}$  tale che  $|x_{\hat{i}}| = \max_{k=1, \dots, n} |x_k|$ .

Per  $i = \hat{i}$  si ha  $(\mathbf{A}_{\hat{i}\hat{i}} - \lambda) x_{\hat{i}} = - \sum_{j=1, j \neq \hat{i}}^n \mathbf{A}_{\hat{i}j} x_j$ , da cui  $|\mathbf{A}_{\hat{i}\hat{i}} - \lambda| \leq \sum_{j=1, j \neq \hat{i}}^n \frac{|\mathbf{A}_{\hat{i}j}| |x_j|}{|x_{\hat{i}}|} \leq \sum_{j=1, j \neq \hat{i}}^n |\mathbf{A}_{\hat{i}j}| \Rightarrow \lambda \in G_{\hat{i}}^{(r)}$ .

Siccome non è noto a priori quale sia  $\hat{i}$ , si ha  $\lambda \in \bigcup_{i=1}^n G_i^{(r)}$ . □

Il Primo teorema di Gerschgorin vale anche per  $\mathbf{A}^T$ , cioè le colonne di  $\mathbf{A}$ . In particolare, essendo  $\text{spec}(\mathbf{A}^T) \subset \bigcup_{i=1}^n G_i^{(c)}$ , dove con  $G_i^{(c)}$  si indicano i cerchi di Gerschgorin per colonne, sarà  $\text{spec}(\mathbf{A}) \subset \left( \bigcup_{i=1}^n G_i^{(r)} \right) \cap \left( \bigcup_{i=1}^n G_i^{(c)} \right)$ .

**Teorema 3.4.3** (Secondo teorema di Gerschgorin). Sia  $I \subset \{1, \dots, n\}$  un insieme di indici. Se  $\left( \bigcup_{i \in I} G_i^{(r)} \right) \cap \left( \bigcup_{i \in \{1, \dots, n\} \setminus I} G_i^{(c)} \right) = \emptyset$ , allora ci sono esattamente  $|I|$  autovalori in  $\bigcup_{i \in I} G_i^{(r)}$  e  $n - |I|$  in  $\bigcup_{i \in \{1, \dots, n\} \setminus I} G_i^{(c)}$ , dove  $|I|$  indica la cardinalità dell'insieme  $I$ .

### Esempio 4. Una popolazione strutturata in classi di età

*Keyfitz e Flieger (1971)* costruirono una matrice di popolazione classificata in base all'età, con 10 classi di età e intervallo di proiezione di 5 anni, per la popolazione degli Stati Uniti nel 1966. I dati raccolti sono i seguenti:

$i$	$F_i$	$P_i$
1	0	0.99670
2	0.00102	0.99837
3	0.08515	0.99780
4	0.30574	0.99672
5	0.40002	0.99607
6	0.28061	0.99472
7	0.15260	0.99240
8	0.06420	0.98867
9	0.01483	0.98274
10	0.00089	

Rappresentiamo adesso gli autovalori della matrice (in ordine decrescente in modulo), il modulo e l'angolo  $\theta/\pi$ :

$\lambda_i$	$ \lambda_i $	$\theta/\pi$
1.0498	1.0498	0
0.3112 +0.7442i	0.8067	0.3739
0.3112 - 0.7442i	0.8067	-0.3739
0.0115 +0.5221i	0.5223	0.4930
0.0115 - 0.5221i	0.5223	-0.4930
-0.3939 +0.3658i	0.5375	0.7618
-0.3939 -0.3658i	0.5375	- 0.7618
-0.4112 +0.1204i	0.4284	0.9093
-0.4112 - 0.1204i	0.4284	-0.9093
-0.0852	0.0852	1.0000

**Figura 3.1:** Il più grande autovalore è positivo.

Il secondo è una coppia di complessi coniugati di angoli  $\theta = \pm 0.37\pi$  nel piano complesso. Questa coppia genererebbe oscillazioni di periodo  $2\pi/\theta \approx 5.4 \cdot$  intervallo di proiezione. Poichè l'intervallo di proiezione è di 5 anni, l'oscillazione prodotta da questa coppia di autovalori ha un periodo di  $5.4 \cdot 5 = 27$  anni.

### 3.5 Velocità di crescita di una popolazione: il Teorema di Perron-Frobenius e il Metodo delle Potenze

Nella seguente sezione si analizzano le buone proprietà della matrice di Leslie, che consentono di stimare l'andamento asintotico della soluzione del sistema

$$n(t+1) = \mathbf{A}n(t),$$

cioè di descrivere la dinamica di una popolazione.

**Definizione 3.8.** Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$ .

$\mathbf{A}$  è detta matrice **non negativa** e si scrive  $\mathbf{A} \geq 0$  se tutti i suoi elementi sono maggiori o uguali a zero.

$\mathbf{A}$  è detta matrice **positiva** e si scrive  $\mathbf{A} > 0$  se tutti i suoi elementi sono strettamente maggiori di zero.

**Definizione 3.9.** Una matrice  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$  è **riducibile** se esiste una matrice di permutazione  $P$  tale che la matrice  $P^T \mathbf{A} P$  sia della forma

$$B = P^T \mathbf{A} P = \begin{pmatrix} A_{11} & O \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix}$$

con blocchi diagonali quadrati.

Una matrice non riducibile è detta **irriducibile**.

**Definizione 3.10.** Una matrice  $\mathbf{A}$  non negativa è **primitiva** se esiste un naturale  $\rho$  tale che  $\mathbf{A}^\rho > 0$

**Definizione 3.11.** Si dice **indice di imprimitività** di una matrice non negativa e irriducibile  $\mathbf{A}$  il numero  $d = d(\mathbf{A})$  di autovalori distinti di modulo massimo di  $\mathbf{A}$ .

Data una qualsiasi matrice  $A$ , posso costruire un grafo, detto *grafo di adiacenza*, avente come nodi gli indici della matrice: in particolare, il nodo  $i$ -esimo è connesso al nodo  $j$ -esimo se l'elemento  $A_{ij}$  è diverso da 0.

**Definizione 3.12.** Il grafo associato ad una matrice si dice **fortemente connesso** se per ogni coppia  $(i, j)$  posso raggiungere  $j$  a partire da  $i$ .

**Teorema 3.5.1.** una matrice è irriducibile se e solo se il grafo di adiacenza ad essa associato è fortemente connesso.

Le matrici di Leslie sono matrici non negative che godono delle seguenti proprietà:

- il grafo associato ad una matrice di Leslie  $\mathbf{A}$  di dimensione  $n \times n$  è fortemente connesso se e solo se  $A_{1n} > 0$ , cioè se la classe  $n$  è potenzialmente in grado di riprodursi.<sup>2</sup>
- una matrice di Leslie  $\mathbf{A}$  è primitiva se e solo se  $\text{MCD}\{j \text{ tali che } \mathbf{A}_{1j} > 0\} = 1$

<sup>2</sup>Nel caso in cui la popolazione sia divisa in  $N$  classi di età e  $\mathbf{A}_{1N} = 0$  (per esempio nella popolazione umana con  $N=20$  dove ciascuna classe è di ampiezza 5 anni), per lo studio del modello si considerano soltanto le prime fasce d'età per cui la matrice risulta irriducibile.

## Teorema di Perron-Frobenius

Il teorema seguente descrive le proprietà degli autovalori di matrici non negative. Il risultato più importante riguarda l'esistenza di un autovalore, chiamato autovalore dominante, che è maggiore, in modulo, a tutti gli altri autovalori.

Sia  $\mathbf{A}$  una matrice non negativa.

### Caso 1: matrici primitive.

Se  $\mathbf{A}$  è una matrice primitiva, allora esiste un autovalore reale positivo  $\lambda_1$  che è una radice semplice del polinomio caratteristico ed è strettamente maggiore in modulo di qualsiasi altro autovalore,  $|\lambda_1| > |\lambda_i|$ , con  $i \neq 1$ .

Gli autovettori destro  $w_1$  e sinistro  $v_1$  relativi a  $\lambda_1$  hanno componenti reali e strettamente positive; tali autovettori sono gli unici autovettori non negativi.

### Caso 2: matrici irriducibili ma non primitive.

Se  $\mathbf{A}$  è irriducibile, ma non primitiva, con indice di imprimitività  $d$ , allora esiste un autovalore reale positivo  $\lambda_1$  che è una radice semplice del polinomio caratteristico. Gli autovettori destro  $w_1$  e sinistro  $v_1$  relativi a  $\lambda_1$  sono positivi.

L'autovalore dominante  $\lambda_1$  è maggiore o uguale del modulo di qualsiasi altro autovalore,  $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$ , con  $i \neq 1$ , ma lo spettro di  $\mathbf{A}$  contiene  $d$  autovalori uguali in modulo a  $\lambda_1$  (uno è se stesso) e  $d-1$  autovalori complessi  $\lambda_1 e^{2k\pi i/d}$ , con  $k = 1, 2, \dots, d-1$ .

### Caso 3: matrici riducibili.

Se  $\mathbf{A}$  è riducibile, allora esiste un autovalore  $\lambda_1 \geq 0$  reale che è maggiore o uguale del modulo di qualsiasi altro autovalore,  $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$ , con  $i \neq 1$ .

Gli autovettori destro e sinistro sono  $v_1 \geq 0$  e  $w_1 \geq 0$ .

**Definizione 3.13.** Chiamiamo  $\lambda_1$  autovalore dominante di  $A$ .

Come visto nel Capitolo 1, tutte le matrici di previsione di una popolazione sono non negative. Esse inoltre risultano essere irriducibili o primitive, soddisfacendo il teorema di Perron-Frobenius.

## Il Metodo delle Potenze

Per stimare la velocità di crescita di una popolazione di una data matrice di Leslie  $\mathbf{A}$ , utilizzeremo il *metodo delle potenze*, un fondamentale risultato per il Problema agli autovalori.

Il Metodo delle potenze è un metodo numerico iterativo adatto per il calcolo dell'autocoppia  $(\lambda_1, \mathbf{w}_1)$  con  $\lambda_1$  autovalore dominante di  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$  e  $\mathbf{w}_1$  relativo autovettore destro.

Sia quindi  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$  e, fissato un vettore iniziale  $n^{(0)}$ , l'iterazione del metodo delle potenze consiste in

Per  $i=0,1,2,\dots$  fino a convergenza,

$$\begin{aligned} y &= \mathbf{A}n^{(i)} \\ n^{(i+1)} &= y / \|y\| \\ \lambda^{(i+1)} &= (n^{(i+1)})^H \mathbf{A}n^{(i+1)} \end{aligned}$$

End

dove  $\lambda^{(i+1)}$  è calcolato applicando il quoziente di Rayleigh, definito come  $R(\mathbf{A}, n) = \frac{n^H \mathbf{A} n}{n^H n}$ , in cui non è presente il denominatore, poichè è possibile riscalare opportunamente  $n^{(i+1)}$  in modo che sia di norma unitaria, e con  $n^H$  si indica il complesso coniugato trasposto di  $n$ .

Tale metodo genera due successioni,  $\{n^{(t)}\}_{t \in \mathbb{N}}$  e  $\{\lambda^{(t)}\}_{t \in \mathbb{N}}$  tali che

$$n^{(t)} \longrightarrow \mathbf{w}_1, \quad \lambda^{(t)} \longrightarrow \lambda_1, \quad \text{per } t \longrightarrow \infty$$

L'importanza di tale metodo risiede nel fatto che le iterate tendono alla direzione dell'autovettore  $w_1$  alla velocità  $\lambda_1$ .

Infatti, nel caso in cui  $\mathbf{A}$  sia diagonalizzabile, cioè  $\mathbf{A} = \mathbf{W} \Lambda \mathbf{W}^{-1}$ , con  $\Lambda$  matrice diagonale e  $\mathbf{W} = [\mathbf{w}_1, \dots, \mathbf{w}_n]$  matrice avente come colonne gli autovettori di  $\mathbf{A}$ , è possibile scrivere l' $i$ -esimo iterato  $\mathbf{w}^{(i)}$  del metodo delle potenze, opportunamente scalato, come combinazione lineare degli autovettori nel modo seguente:

$$\begin{aligned} \frac{n^{(i)}}{\lambda_1^i} &= \frac{\mathbf{A}^i n^{(0)}}{\lambda_1^i} = \frac{1}{\lambda_1^i} \mathbf{X} \begin{bmatrix} \lambda_1^i & & \\ & \dots & \\ & & \lambda_n^i \end{bmatrix} \underbrace{\mathbf{X}^{-1} n^{(0)}}_{=: \xi} = \mathbf{X} \begin{bmatrix} 1 & & \\ & \frac{\lambda_2^i}{\lambda_1^i} & \\ & & \dots & \\ & & & \frac{\lambda_n^i}{\lambda_1^i} \end{bmatrix} \xi \\ &= (\xi)_1 \mathbf{w}_1 + \sum_{j=2}^n \frac{\lambda_j^i}{\lambda_1^i} (\xi)_j \mathbf{w}_j \longrightarrow (\xi)_1 \mathbf{w}_1 \quad \text{per } i \longrightarrow \infty \end{aligned}$$

dove  $(x)_i$  indica la  $i$ -esima componente del vettore  $x$ .

Affinchè il metodo converga, l'autovalore dominante deve essere semplice e reale: se esso avesse molteplicità maggiore di 1, il metodo converge, ma ad un qualsiasi vettore dell'autospazio associato.

Tale condizione risulta soddisfatta, per il Teorema di Perron-Frobenius, per tutte le matrici di Leslie.

Nel caso in cui la matrice di Leslie non fosse diagonalizzabile, basterà utilizzare la sua decomposizione di Jordan, cioè  $\mathbf{A} = \mathbf{X} \mathbf{J} \mathbf{X}^{-1}$ .

Abbiamo dunque mostrato che, considerato un vettore popolazione iniziale  $n(0)$ , di una data matrice di Leslie  $\mathbf{A}$ , la popolazione crescerà alla velocità  $\lambda_1$  (autovalore dominante) e proporzionalmente a  $\mathbf{w}_1$  (relativo autovettore destro).

In altri termini, considerando il vettore  $n(t)$  nella forma

$$n(t) = c_1 \lambda_1^t w_1 + c_2 \lambda_2^t w_2 + \dots = c_1 \lambda_1^t \left( w_1 + \sum_{i=2}^n \frac{c_i}{c_1} \left( \frac{\lambda_i}{\lambda_1} \right)^t w_i \right),$$

esso tende ad essere parallelo all'autovettore  $w_1$ .

La dinamica della popolazione è completamente determinata dall'autovalore di modulo massimo  $\lambda_1$  di  $\mathbf{A}$ , mentre la distribuzione degli individui nei differenti intervalli di età a normalizzati rispetto all'intera popolazione è determinata dall'autovettore destro relativo a  $\lambda_1$ .

### 3.5.1 Velocità di convergenza e dinamiche transitorie

I risultati appena visti, noti anche come *Teorema ergodico forte*, sulla velocità di crescita demografica e sulla struttura della popolazione dipendono dalle condizioni ambientali, che in natura difficilmente sono costanti nel tempo, ma non dai dati iniziali.

La convergenza del metodo delle potenze per matrici di Leslie dimostra, inoltre, il comportamento della stabilizzazione delle frequenze relative delle classi di età, che avevamo lasciato in sospeso nel capitolo 1.

Nello studio di un modello di popolazione risulta, tuttavia, significativo mostrare anche in che modo le condizioni iniziali incidono sulla dinamica di una popolazione.

#### Rapporto di smorzamento e convergenza

Un'altra applicazione del Metodo delle Potenze ai modelli di popolazione considerati riguarda la velocità di convergenza ad una popolazione di struttura stabile. In particolare, con il seguente teorema, mostriamo che tale velocità di convergenza dipende dagli autovalori di secondo modulo maggiore.

**Definizione 3.14.** *Consideriamo l'insieme degli autovalori, lo spettro, di una matrice  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$   $\text{spec}(\mathbf{A}) = \{\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n\} \subset \mathbb{C}$  ordinando i suoi elementi in ordine decrescente in modulo. Il **rapporto di smorzamento** è definito come*

$$\rho = \left| \frac{\lambda_1}{\lambda_2} \right|$$

**Teorema 3.5.2.** *Sia  $|\lambda_1| > |\lambda_2|$ , con  $|\lambda_1|$  semplice. Se  $\xi_1 \neq 0$  allora esiste una costante  $C$ ,  $C > 0$ , tale che*

$$\|n^{(t)} - \mathbf{w}_1\|_2 \leq C\rho^{-t} = Ce^{-t \ln \rho}, \quad \text{con } t \geq 1$$

con  $\|\cdot\|_2$  norma vettoriale euclidea definita in  $\mathbb{R}^n$ .

Equivalentemente, utilizzando la notazione della sezione 3.2

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left( \frac{n^{(t)}}{\lambda_1^t} - c_1 w_1 \right) = c_2 \rho^{-t} w_2,$$

da cui  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \left\| \frac{n^{(t)}}{\lambda_1^t} - c_1 w_1 \right\|_2 \leq k\rho^{-t} = ke^{-t \ln \rho}$ , per una costante  $k$ .

Ciò significa che la convergenza della successione  $\{n^{(t)}\}_{t \in \mathbb{N}}$  all'autovettore  $\mathbf{w}_1$  è lineare rispetto a  $\rho$ , è veloce almeno come  $\ln \rho$  e sarà più rapida quanto più  $\lambda_1$  è distaccato dallo spettro.

Nel caso in cui  $c_2=0$ , la convergenza è più veloce (almeno come  $\ln \left| \frac{\lambda_1}{\lambda_3} \right|$ ).

Il tempo  $t_x$  richiesto affinché  $\lambda_1$  sia  $x$  volte più grande che  $\lambda_2$  può essere stimato da

$$(\lambda_1/|\lambda_2|)^{t_x} = x, \quad \text{da cui } t_x = \ln x / \ln \rho$$

### Una popolazione strutturata in classi di età: valore riproduttivo

**Definizione 3.15.** *Il valore riproduttivo di una popolazione misura il contributo di un individuo come seme per la crescita futura ed è rappresentato dall'autovettore sinistro relativo all'autovalore dominante.*

Considerando più popolazioni con stesso ciclo vitale, con dato iniziale differente, sappiamo che, per il teorema precedente, asintoticamente, esse cresceranno alla stessa velocità, avendo la stessa matrice di Leslie, indipendentemente dal dato iniziale.

Invece, le loro taglie (o, in generale, i loro stadi), essendo proporzionali al coefficiente  $c_1$ , dipenderanno dal dato iniziale.

Se la popolazione iniziale fosse concentrata nelle classi di valore riproduttivo maggiore, allora la popolazione futura risulterebbe maggiore in ogni momento rispetto a quella che evolverebbe da un dato iniziale sbilanciato verso le classi a valore riproduttivo minore.

**Esempio 5.** *Consideriamo una popolazione divisa in tre classi di età, e poniamo  $v_1=1$ . Si voglia determinare il valore riproduttivo  $v$  della matrice di transizione. Scriviamo il valore riproduttivo come segue:*

$$\mathbf{v}^T A = \lambda \mathbf{v}^T$$

Più esplicitamente,

$$(1 \quad v_2 \quad v_3) \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{pmatrix} = \lambda (1 \quad v_2 \quad v_3) \quad (3.6)$$

Oppure, scrivendo ciascuna equazione,

$$\begin{aligned} F_1 + v_2 P_1 &= \lambda \\ F_2 + v_3 P_3 &= \lambda v_2 \\ F_3 &= \lambda v_3 \end{aligned}$$

Risolvendo dall'ultima equazione,  $v_3 = F_3 \lambda^{-1}$ .

Sostituendo,  $v_2 = F_2 \lambda^{-1} + P_2 F_3 \lambda^{-2}$ .

In generale, (**Formula di Fisher**) utilizzeremo la seguente

$$v_i = \sum_{j=1}^{i-1} \left( \prod_{h=1}^{j-1} P_h \right) F_j \lambda^{i-j-1} \quad (3.7)$$

Infine, otteniamo la cosiddetta **Equazione caratteristica**

$$1 = F_1 \lambda^{-1} + P_1 F_2 \lambda^{-2} + P_1 P_2 F_3 \lambda^{-3} \quad (3.8)$$

## 3.6 Calcolo degli autovalori di una matrice di Leslie.

Come visto nell'esempio 4 di questo capitolo, risulta utile il calcolo di tutti gli autovalori e autovettori associati di una matrice di Leslie.

Un metodo per la determinazione degli autovalori di un matrice di Leslie  $L$  di dimensione  $n$  è il calcolo esplicito del determinante  $\det(L - \lambda I) = 0$ , ovvero determinando le radici del polinomio caratteristico:<sup>3</sup>

$$p_n(L) = (-1)^n (\lambda^n - L_{11}\lambda^{n-1} - L_{12}L_{21}\lambda^{n-2} - L_{13}L_{21}L_{22}\lambda^{n-3} - \dots - L_{1n}L_{21}L_{32}\dots L_{n,n-1}).$$

Un metodo ben più veloce, soprattutto se le radici sono distinte, in grado di calcolare tutti gli autovalori e, se la matrice è normale, anche tutti gli autovettori di  $L$  è il metodo QR, una generalizzazione del metodo delle potenze visto, utilizzato in questa trattazione nelle figure e negli esempi proposti tramite il comando `eig` di MATLAB.

L'algoritmo determina una successione di matrici  $\{\mathbf{T}_k\}_{k \in \mathbb{N}}$  tale che

$$\mathbf{T}_k := \mathbf{U}_k^H \mathbf{L} \mathbf{U}_k \rightarrow \mathbf{T}, \quad k \rightarrow \infty,$$

con  $\mathbf{T}$  matrice triangolare superiore (diagonale se  $\mathbf{L}$  è normale) avente come elementi diagonali gli autovalori di  $\mathbf{L}$  e  $\mathbf{U}$  matrice unitaria. Esso procede nel modo seguente:

$$\mathbf{T}_0 = \mathbf{L}$$

Per  $k=0,1,\dots$ ,

$$\mathbf{T}_k = \mathbf{Q}_k \mathbf{R}_k$$

$$\mathbf{T}_{k+1} := \mathbf{R}_k \mathbf{Q}_k$$

end

Osserviamo che

- $\mathbf{T}_k$  viene fattorizzata tramite fattorizzazione QR, cioè come prodotto di una matrice ortogonale  $\mathbf{Q}$  e una triangolare superiore  $\mathbf{R}$ ;
- $\mathbf{T}_{k+1}$  è una nuova matrice definita come prodotto dei due fattori  $\mathbf{R}_k$  e  $\mathbf{Q}_k$  in ordine scambiato;
- tutte le matrici  $\mathbf{T}_k$  sono simili tra loro poichè  $\mathbf{T}_{k+1} = \mathbf{Q}_k^H \mathbf{T}_k \mathbf{Q}_k$ , essendo  $\mathbf{Q}_k^H \mathbf{T}_k = \mathbf{R}_k$ , dove  $\mathbf{Q}_k$  è unitaria;
- gli autovalori di  $\mathbf{L}$  al passo  $k$  sono gli stessi di quelli di  $\mathbf{T}_k$  poichè queste matrici risultano simili:

$$\mathbf{T}_k = \mathbf{Q}_k^H \mathbf{Q}_{k-1}^H \mathbf{T}_{k-1} \mathbf{Q}_{k-1} \mathbf{Q}_k = \dots = \underbrace{\mathbf{Q}_k^H \mathbf{Q}_{k-1}^H \dots \mathbf{Q}_0^H}_{=: \mathbf{U}_k^H} \mathbf{T}_0 \mathbf{Q}_0 \dots \mathbf{Q}_{k-1} \mathbf{Q}_k =: \mathbf{U}_k^H \mathbf{L} \mathbf{U}_k$$

Si osserva che tale iterazione tende ad ottenere la decomposizione di Schur di  $\mathbf{L}$ :  $\mathbf{L} = \mathbf{U}_\infty \mathbf{T} \mathbf{U}_\infty^H$ .

---

<sup>3</sup>si dimostra per induzione sulla dimensione a partire da  $n = 2$  di verifica immediata. Sia dunque  $n > 2$  e sia l'asserto vero per  $n-1$ . Si espande  $\det(L - \lambda I)$  secondo la formula di Laplace per l'ultima colonna ottenendo:  $\det(L - \lambda I) = -\lambda \det(L(n-1, n-1)) - \lambda I(n-1, n-1) + (-1)^{n-1} L_{1n} \det(B)$ , dove  $L(n-1, n-1)$  è la sottomatrice principale  $(n-1)$ -esima di  $L$  e  $B$  è una matrice di ordine  $n-1$  triangolare superiore con elementi diagonali  $L_{i+1,i}$ ,  $i=1,\dots,n-1$  (sottodiagonale principale di  $L$ ). Infine si applica l'ipotesi induttiva a  $\det(L(n-1, n-1) - \lambda I(n-1, n-1))$  ottenendo la conclusione.

**Teorema 3.6.1** (ipotesi restrittive per matrici diagonalizzabili). *Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$  con  $|\lambda_1| > |\lambda_2| > \dots > |\lambda_n| > 0$ , con  $\lambda_i, \forall i = 1, \dots, n$ . autovalore di  $\mathbf{A}$ . Allora*

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbf{T}_k = \mathbf{T},$$

dove  $\mathbf{T}$  è triangolare superiore (diagonale se  $\mathbf{A}$  normale) avente come elementi diagonali gli autovalori di  $\mathbf{A}$ , non necessariamente ordinati.

Se fosse  $|\lambda_r| = |\lambda_{r+1}|$  per un qualche  $r$ , allora  $\mathbf{A}$  non convergerà ad una matrice triangolare superiore ma ad una matrice che ha qualche elemento nella prima sottodiagonale, cioè ad una matrice triangolare a blocchi, con blocchi  $1 \times 1$  o  $2 \times 2$ , del tipo  $\Gamma = \begin{bmatrix} \delta_1 & \delta_2 \\ \delta_3 & \delta_4 \end{bmatrix}$ , dove  $\delta_i \neq 0 \forall i = 1, \dots, 4$  e  $\text{spec}(\Gamma) = \{\lambda_r, \lambda_{r+1}\}$ .

### Caso di matrici di Hessenberg

Considerando che la matrice di Leslie è un caso particolare di matrice di Hessenberg superiore, cioè una matrice dagli elementi sotto la prima sottodiagonale nulli, l'algoritmo di iterazione QR è particolarmente vantaggioso, in termini di costo computazionale.

La fattorizzazione QR, in questi casi infatti, consiste nell'azzerare soltanto gli  $n-1$  elementi sottodiagonali, tramite le rotazioni di Givens, particolari matrici ortogonali  $\mathbf{G}^{(l)}$   $2 \times 2$  che effettuano una rotazione di un vettore nel piano, in modo da portarlo sull'asse delle ascisse (azzerando, così, una componente).

La prima operazione dell'algoritmo di base ( $\mathbf{T}_k = \mathbf{Q}_k \mathbf{R}_k$ ) viene semplificata definendo le matrici

$$\mathbf{G}_l = \begin{bmatrix} \mathbf{I}_{l-1} & & & & \\ & \mathbf{G}^{(l)} & & & \\ & & & & \\ & & & & \mathbf{I}_{n-l-1} \end{bmatrix} \in \mathbb{R}^{n \times n},$$

dove  $\mathbf{G}^{(l)} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$  è tale che  $\mathbf{G}^{(l)}(\mathbf{L}_{l,l}, \mathbf{L}_{l+1,l})^T = (\widehat{\mathbf{L}}_{ll}, 0)^T$ , e una successione  $\mathbf{L}_l$ , con  $l=1, \dots, n-1$  e  $\mathbf{L}_1 = \mathbf{L}$ , dove ad ogni passo viene azzerato l'elemento della sottodiagonale di colonna  $k$  con il prodotto di matrici  $\mathbf{G}_l \mathbf{L}_l$  il cui costo è di  $6(n-l)$  operazioni compiute dalla macchina (o flops) per passo.

Dopo  $n-1$  rotazioni si ottiene

$$\mathbf{Q}_0^H \mathbf{L} = \mathbf{G}_{n-1} \mathbf{G}_{n-2} \dots \mathbf{G}_1 \mathbf{L} = \begin{bmatrix} * & * & \dots & \dots & * \\ & * & * & \dots & * \\ & & \ddots & & \vdots \\ & & & \ddots & \vdots \\ & & & & * \end{bmatrix} =: \mathbf{R}_1,$$

ed essendo  $\mathbf{Q}_0$  unitaria si ha  $\mathbf{L} = \mathbf{Q}_0 \mathbf{R}_0$  e il costo della fattorizzazione è di  $\sum_{l=1}^{n-1} 6(n-l) = 6n(n-1) - 6 \sum_{l=1}^{n-1} l = 3n^2 - 3n$  operazioni.

La seconda operazione dell'algoritmo semplificato  $\mathbf{T}_1 := \mathbf{R}_0 \mathbf{Q}_0 = \mathbf{R}_0 \mathbf{G}^{(1)T} \dots \mathbf{G}^{(n-1)T}$  ha un costo di  $O(3n^2)$  flops. Si verifica che  $\mathbf{T}_1$  è ancora di Hessenberg superiore. All'iterazione successiva verranno quindi applicate da sinistra  $n-1$  rotazioni di Givens per ottenere la fattorizzazione di  $\mathbf{T}_1$ , a cui si applicano altre  $n-1$  rotazioni a destra per ottenere  $\mathbf{T}_2$ , e così via.

Questo procedimento si applica fino a convergenza, quando gli elementi sottodisegnali sono abbastanza piccoli, solitamente sotto l'epsilon di macchina, un valore che indica la precisione della macchina (in MATLAB  $\text{eps} = 2.2204\text{e-}16$ ).

Per ogni iterazione QR il costo risulta dunque essere  $O(6n^2)$  operazioni.

L'iterazione QR per matrici di Leslie risulta dunque essere della forma:

$$\mathbf{T}_0 = \mathbf{L}$$

Per  $k=0,1,\dots$ ,

$$\mathbf{T}_k = \mathbf{Q}_k \mathbf{R}_k \text{ (QR con rotazioni di Givens)}$$

$$\mathbf{T}_{k+1} := \mathbf{R}_k \mathbf{Q}_k$$

$$\text{se } \max_j \frac{|(\mathbf{T}_{k+1})_{j+1,j}|}{|(\mathbf{T}_{k+1})_{j+1,j+1}| + |(\mathbf{T}_{k+1})_{j,j}|} < \epsilon \text{ Stop, altrimenti Continua}$$

end

Le condizioni restrittive del Teorema 3.6.1 rivelano che in metodo QR non converge necessariamente alla decomposizione reale di Schur di una matrice reale, o comunque, l'iterazione può essere molto lenta. Affinchè ciò avvenga è necessario applicare una tecnica al metodo di base QR detta con *shift*, dove lo shift è uno scalare reale  $\mu$ .

- Il metodo QR con singolo shift consente di accelerare la convergenza rispetto al metodo base QR, quando la matrice  $\mathbf{L}$  presenta autovalori vicini in modulo;
- Il metodo QR con doppio shift consente di accelerare la convergenza rispetto al metodo base QR alla decomposizione reale di Schur. Questa tecnica è il metodo implementato nella funzione `eig` di MATLAB.

Nel metodo QR con singolo shift,  $\mu$  viene aggiornato man mano che si converge:

Data  $\mathbf{T}_0 = \mathbf{L}$  e  $\mu$  shift,

Per  $k=0,1,\dots$ ,

$$\mathbf{T}_k - \mu \mathbf{I} = \mathbf{Q}_k \mathbf{R}_k \text{ (fattorizzazione QR con rotazioni di Givens)}$$

$$\mathbf{T}_{k+1} = \mathbf{R}_k \mathbf{Q}_k + \mu \mathbf{I}$$

$$\text{se } \max_j \frac{|(\mathbf{T}_{k+1})_{j+1,j}|}{|(\mathbf{T}_{k+1})_{j+1,j+1}| + |(\mathbf{T}_{k+1})_{j,j}|} < \epsilon \text{ Stop, altrimenti Continua}$$

end

La scelta usuale dello shift è  $\mu = \mathbf{T}_{k-1}(n, n)$  nelle prime iterazioni finchè, ad un certo  $\hat{k}$ ,  $\mathbf{T}_{\hat{k}-1}(n, n-1) \approx 0$ . A questo punto si sceglie  $\mu = \mathbf{T}_{k-1}(n-1, n-1)$  finchè, ad un certo  $\hat{\hat{k}}$ ,  $\mathbf{T}_{\hat{\hat{k}}-1}(n-1, n-2) \approx 0$  e così via.

Considerando che le matrici  $\mathbf{T}_k$  sono simili alla matrice originaria  $\mathbf{L}$  poichè per ogni  $k \geq 1$ :  $\mathbf{T}_{k+1} = \mathbf{R}_{k+1} \mathbf{Q}_{k+1} + \mu \mathbf{I} = \mathbf{Q}_k^T (\mathbf{T}_k - \mu \mathbf{I}) \mathbf{Q}_k + \mu \mathbf{I} = \mathbf{Q}_k^T \mathbf{T}_k \mathbf{Q}_k$ , supponendo  $\mu$  fissato e che gli autovalori di  $\mathbf{L}$  siano ordinati in modo che  $|\lambda_1 - \mu| \geq \dots \geq |\lambda_n - \mu|$ , si dimostra che la velocità di convergenza degli elementi sottodisegnali  $\mathbf{T}_k(j, j-1)$

per  $1 < j \leq n$  a zero è proporzionale al rapporto  $\left| \frac{(\lambda_j - \mu)}{(\lambda_{j-1} - \mu)} \right|^k$ , con convergenza in generale quadratica.

Rispetto al metodo con il singolo shift, in quello con il doppio shift, la convergenza ad una configurazione di Schur si ha anche nel caso in cui  $\lambda_j = \lambda_{j-1}$ .

In conclusione queste tecniche permettono di determinare buone approssimazioni degli autovalori con una o due iterazioni.

## Conclusione

Nel capitolo 3 abbiamo dunque mostrato che il vettore popolazione  $n(t)$  cresce esponenzialmente con parametro  $\ln \rho$  e la struttura della popolazione è proporzionale all'autovettore relativo all'autovalore dominante  $\lambda_1$ .

Non è, così, sempre necessario conoscere lo spettro di  $\mathbf{A}$  e spesso ci si può limitare ad individuare gli autovalori estremi, cioè nel nostro caso di modulo massimo.

# Capitolo 4

## Analisi della sensibilità

Il risultato dell'analisi di una matrice di popolazione è un set di statistiche demografiche (velocità di crescita, raggio di convergenza,..). Queste statistiche dipendono dal livello di natalità, dal tasso di mortalità e da altri fattori ambientali (come le immigrazioni, ad esempio).

In questo capitolo si analizzano le perturbazioni delle grandezze coinvolte in un modello di popolazione.

Ci si domanda, in particolare, che cosa succederebbe alle variabili dipendenti che descrivono la popolazione, se una o più variabili indipendenti fossero soggette a variazione.

Inoltre verranno esposti vari esempi con relative procedure di calcolo, distinguendoli a seconda del ciclo di vita considerato.

### 4.1 Analisi delle perturbazioni

L'analisi delle perturbazioni è utilizzata in diversi contesti:

- Previsione dei cambiamenti dei parametri vitali (nascita, morte,..), dovuti a cambiamenti naturali nell'ambiente o a scelte di governo per tutelare delle specie a rischio o per controllare epidemie.
- Quantificazione degli effetti dei cambiamenti passati. Noti i dati di differenti ambienti, ci si chiede quanto sia incisivo il cambiamento di grandezze come la sopravvivenza o la riproduzione per una variabile  $\lambda$ .
- Previsione dell'azione della selezione naturale. Essa favorisce cambiamenti nel fenotipo che aumentano il benessere, inteso in termini demografici come la velocità con cui un genotipo si propaga. Una parte essenziale della teoria della selezione naturale è comprendere come i cambiamenti nel fenotipo influiscono su  $\lambda$ .
- Progettazione di schemi di campionamento. Poichè gli errori nella stima dei parametri vitali producono errori nella stima di  $\lambda$ , allora si cercherà di concentrarsi su stime più precise.

## 4.2 Sensibilità degli autovalori

**Definizione 4.1.** Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$  non singolare e  $\|\cdot\|$  una norma di matrice. Si dice numero di condizionamento di  $\mathbf{A}$  il numero reale

$$\kappa(\mathbf{A}) = \|\mathbf{A}\| \|\mathbf{A}^{-1}\|.$$

Vale  $\kappa(\mathbf{A}) \geq 1$ .

### 4.2.1 Perturbazione degli elementi di una matrice

In questa sezione, ci occuperemo di analizzare la sensibilità degli autovalori di una matrice alla perturbazione dei suoi elementi.

Sia  $\mathbf{A}$  una matrice di Leslie-Lefkovich di elementi  $a_{ij}$  e sia  $\mathbf{E}$  una matrice di perturbazione.

Con il prossimo teorema stimiamo la minima distanza tra un autovalore di  $\mathbf{A}$  e quelli della matrice  $\mathbf{A}+\mathbf{E}$ , supponendo  $\mathbf{A}$  diagonalizzabile.

**Teorema 4.2.1** (di Bauer-Fike). Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$  diagonalizzabile, cioè  $\mathbf{A} = \mathbf{X}\mathbf{\Lambda}\mathbf{X}^{-1}$ , con  $\mathbf{\Lambda}$  matrice diagonale e  $\mathbf{X}$  matrice che ha per colonne gli autovettori di  $\mathbf{A}$  e sia  $\lambda(\mathbf{A})$  un generico autovalore di  $\mathbf{A}$ . Se  $\mathbf{A}+\mathbf{E}$  è una perturbazione di  $\mathbf{A}$ , allora per ogni autovalore  $\lambda(\mathbf{A}+\mathbf{E})$  esiste almeno un autovalore di  $\mathbf{A}$ ,  $\lambda(\mathbf{A})$ , tale che

$$|\lambda(\mathbf{A}+\mathbf{E}) - \lambda(\mathbf{A})| \leq \kappa_2(\mathbf{X}) \|\mathbf{E}\|_2$$

dove  $\kappa_2(\mathbf{X})$  è il numero di condizionamento della matrice degli autovettori, con la norma indotta Euclidea.

*Dimostrazione.* Sia  $(\xi, y)$  un'autocoppia di  $\mathbf{A}+\mathbf{E}$  con  $\|y\|_2 = 1$ . Si ha quindi che  $(\mathbf{A}+\mathbf{E})y = \xi y$ , cioè  $\mathbf{E}y = (\xi\mathbf{I} - \mathbf{A})y$ .

Se  $\xi \in \text{spec}(\mathbf{A})$  allora non c'è nulla da dimostrare: basterà prendere  $\lambda(\mathbf{A}) = \xi$  e la tesi è banalmente verificata in quanto  $\|\mathbf{X}\|_2 \|\mathbf{X}\|_2^{-1} \|\mathbf{E}\|_2 \geq 0$ .

Se  $\xi \notin \text{spec}(\mathbf{A})$ , allora  $(\xi\mathbf{I} - \mathbf{A})$  è non singolare, in quanto  $\det(\mathbf{A} - \xi\mathbf{I}) \neq 0$ , e si ha

$$y = (\xi\mathbf{I} - \mathbf{A})^{-1}\mathbf{E}y,$$

da cui

$$\begin{aligned} 1 = \|y\|_2 &\leq \|(\xi\mathbf{I} - \mathbf{A})^{-1}\mathbf{E}\|_2 \|y\|_2 = \|\mathbf{X}^{-1}(\xi\mathbf{I} - \mathbf{\Lambda})^{-1}\mathbf{X}\mathbf{E}\|_2 \leq \\ &\leq \|\mathbf{X}\|_2 \|\mathbf{X}^{-1}\|_2 \|(\xi\mathbf{I} - \mathbf{\Lambda})^{-1}\|_2 \|\mathbf{E}\|_2 = \kappa_2(\mathbf{X}) \frac{1}{\min_{\lambda \in \text{spec}(\mathbf{A})} |\xi - \lambda|} \|\mathbf{E}\|_2, \end{aligned}$$

dove l'ultima uguaglianza segue da

$$\|(\xi\mathbf{I} - \mathbf{\Lambda})^{-1}\|_2 = \max_{\lambda_i \in \text{spec}(\mathbf{A})} \frac{1}{|\xi - \lambda_i|} = \frac{1}{\min_{\lambda \in \text{spec}(\mathbf{A})} |\xi - \lambda|},$$

essendo  $(\xi\mathbf{I} - \mathbf{\Lambda})^{-1} = \text{diag}\left(\frac{1}{\xi - \lambda_1}, \dots, \frac{1}{\xi - \lambda_n}\right)$ .  $\square$

Il teorema mostra quindi che perturbando gli elementi della matrice  $\mathbf{A}$ , gli autovalori cambiano proporzionalmente all'entità della perturbazione  $\mathbf{E}$ , cioè in funzione

di  $\|\mathbf{E}\|_2$ .

Tuttavia, la perturbazione può essere amplificata dal numero di condizionamento, nel caso in cui  $\mathbf{X}$  fosse mal condizionata, cioè quando  $\kappa_2(\mathbf{X}) \gg 1$  e gli autovettori sono *quasi* linearmente dipendenti.

Il prossimo risultato descrive la perturbazione di un autovalore, mediante l'uso dello sviluppo di Taylor in un intorno dell'origine, cioè in corrispondenza di una perturbazione di  $\mathbf{A}$  nulla.

**Teorema 4.2.2.** *Sia  $\mathbf{A} \in \mathbb{C}^{n \times n}$ . Siano  $\lambda$  un suo autovalore semplice e  $\mathbf{w}$  e  $\mathbf{v}$  i relativi autovettori destro e sinistro di norma unitaria. Allora esiste un intorno dell'origine in cui sono definite le funzioni  $\lambda(\epsilon)$  e  $x(\epsilon)$  tali che*

- $(\mathbf{A} + \epsilon \mathbf{E})x(\epsilon) = \lambda(\epsilon)x(\epsilon)$ , con  $\mathbf{E} \in \mathbb{C}^{n \times n}$ ,  $\|\mathbf{E}\|_2 = 1$  e  $\lambda(\epsilon)$  semplice;
- $\lambda(0) = \lambda$  e  $x(0) = x$ ;
- $\lambda'(0) = \frac{\mathbf{v}^H \mathbf{E} \mathbf{w}}{\mathbf{v}^H \mathbf{w}}$  da cui  $\lambda(\epsilon) = \lambda + \epsilon \frac{\mathbf{v}^H \mathbf{E} \mathbf{w}}{\mathbf{v}^H \mathbf{w}} + O(\|\epsilon \mathbf{E}\|_2^2)$  per  $\epsilon \rightarrow 0$ .

Il teorema 4.4.2. indica che la variazione dell'autovalore  $\lambda$  dovuta alla perturbazione  $\epsilon \mathbf{E}$  di  $\mathbf{A}$  è data, con un'approssimazione al primo ordine, da:  $\lambda(\epsilon) - \lambda(0) \approx \frac{\mathbf{v}^H \mathbf{E} \mathbf{w}}{\mathbf{v}^H \mathbf{w}} \epsilon$ .

In particolare, si ha

$$|\lambda'(0)| = \left| \frac{\mathbf{v}^H \mathbf{E} \mathbf{w}}{\mathbf{v}^H \mathbf{w}} \right| \leq \frac{1}{|\mathbf{v}^H \mathbf{w}|},$$

dove la quantità  $\frac{1}{|\mathbf{v}^H \mathbf{w}|}$  è detta *numero di condizionamento* dell'autovalore  $\lambda$ .

Abbiamo così analizzato come varia  $\lambda$ , che nel nostro modello rappresenta la velocità di crescita di una popolazione, perturbando gli elementi della matrice  $\mathbf{A}$ : tale variazione risulta proporzionale al prodotto scalare del valore riproduttivo (l'autovalore sinistro  $\mathbf{v}$ ) con il vettore rappresentativo della struttura della popolazione (l'autovettore destro  $\mathbf{w}$ ).

Notando la matrice di perturbazione  $\mathbf{E} := d\mathbf{A} = (da_{ij})$ , la sensibilità dell'autovalore dominante di rispetto alla perturbazione di un parametro della matrice di Leslie indica, dunque, come varia  $\lambda$  in funzione di  $da_{ij}$ , cioè il coefficiente angolare della retta tangente nel punto  $(da_{ij}, \lambda(da_{ij}))$ .

Visualizziamo la sensibilità di  $\lambda$  alla perturbazione di ciascun elemento della matrice  $\mathbf{A}$  attraverso la *matrice delle sensibilità*  $\mathbf{S}$ , definita da:

$$\mathbf{S} := \left( \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right) = \frac{\bar{\mathbf{v}} \mathbf{w}^T}{\mathbf{v}^H \mathbf{w}} \quad (4.1)$$

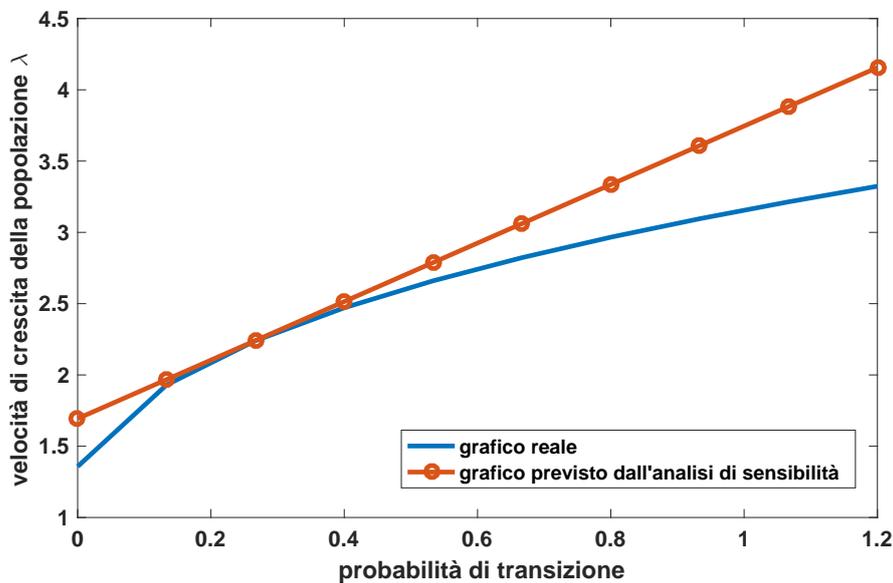
### Esempio 6. Analisi della sensibilità del Modello di popolazione del cardo: velocità di crescita della popolazione di *Dipsacus sylvestris* al variare di un parametro

Si consideri la matrice di Leslie-Lefkovich in figura (2.6) relativa al *Dipsacus sylvestris*. Sia  $\lambda$  l'autovalore dominante rappresentativo della velocità di crescita della

popolazione e siano  $a_{ij}$  gli elementi della matrice  $A_2$  al variare di  $i$  e  $j$ .  
 In particolare, consideriamo l'elemento  $a_{54}$  che esprime la probabilità di passaggio dalle medie alle grandi rosette.  
 Supponendo  $a_{ij}$  con  $i \neq 5$  e  $j \neq 4$  costanti nel tempo, studiamo  $\lambda$  come funzione di  $a_{54}$  e analizziamo la sensibilità di  $\lambda$  al variare di tale parametro.

La matrice delle sensibilità  $S$ , a partire dalla matrice  $A_2$  è

$$S = \begin{bmatrix} 0.0184 & 0.0081 & 0.0003 & 0.0020 & 0.0003 & 0.0001 \\ 0.0008 & 0.0004 & 0.000 & 0.0001 & 0.0000 & 0.0000 \\ 0.1775 & 0.0781 & 0.0025 & 0.0194 & 0.0029 & 0.0012 \\ 2.9415 & 1.2936 & 0.0414 & 0.3219 & 0.0488 & 0.0200 \\ 18.7501 & 8.2463 & 0.2642 & 2.0519 & 0.3112 & 0.1277 \\ 50.7366 & 22.3139 & 0.7150 & 5.5522 & 0.8421 & 0.3457 \end{bmatrix}$$



**Figura 4.1:** Velocità di crescita della popolazione del *Dipsacus sylvestris* in funzione del parametro  $a_{54}$ .

In blu, il grafico di  $\lambda$  calcolato dalla matrice perturbata di transizione; in arancio, il grafico di  $\lambda$  calcolato dalla matrice delle sensibilità.

I valori di  $\lambda$  nel grafico in arancio sono stati calcolati dalla seguente relazione:  
 $\lambda(x) = \lambda_0 + \frac{\partial \lambda}{\partial a_{54}} \Delta a_{54}$ , con  $\lambda_0$  autovalore dominante della matrice iniziale e  $\Delta a_{54} = a_{54} - x$ . Nonostante il parametro  $a_{54}$  sia una probabilità ( $a_{54} \in [0, 1]$ ), è stato considerato un intervallo più ampio per sottolineare come l'analisi della sensibilità preveda i risultati di una perturbazione.

## 4.2.2 Sensibilità ed età

La sensibilità di  $\lambda$  ai cambiamenti dei parametri di sopravvivenza nelle diverse classi di età e di fertilità trova delle interessanti applicazioni nella *teoria della senescenza* (Medwar 1952, Williams 1957, Hamilton 1966, Rose 1984, Gleeson 1984). Nella seguente sezione analizziamo la sensibilità di  $\lambda$  rispetto alla perturbazione dei parametri di fertilità e di probabilità di sopravvivenza come funzione dell'età.

Tali proprietà derivano direttamente dal teorema 4.2.2., esprimendo gli autovettori destro e sinistro in funzione di  $\lambda$ ,  $P_i$  e  $F_i$ .

Gli autovettori  $\mathbf{w}$  e  $\mathbf{v}$  nei modelli strutturati in classi di età sono ricavati a partire dalle seguenti:

$$\begin{aligned} \mathbf{A}\mathbf{w} &= \lambda\mathbf{w} \\ e \quad \mathbf{v}^T \mathbf{A} &= \lambda\mathbf{v}^T \end{aligned}$$

e riscalando opportunamente  $\mathbf{w}$  e  $\mathbf{v}$  in modo che sia  $v_1 = w_1 = 1$ .

Avremo

$$\begin{aligned} w_1 &= 1, & w_i &= P_1 P_2 \dots P_{i-1} \lambda^{-i+1}, \text{ per } i > 1 \\ v_1 &= 1, & v_i &= F_i \lambda^{-1} + P_i \lambda^{-1} v_{i+1}, \text{ per } i > 1 \end{aligned}$$

## Sensibilità rispetto alla fertilità

Supponiamo di variare soltanto i parametri di fertilità.

Considerando il teorema 4.2.2. segue che

$$\frac{\frac{\partial \lambda}{\partial F_j}}{\frac{\partial \lambda}{\partial F_{j+1}}} = \frac{w_j}{w_{j+1}} = \frac{\lambda}{P_j}. \quad (4.2)$$

Osserviamo che la sensibilità di  $\lambda$  alla fertilità è una funzione dell'età strettamente decrescente se  $\lambda > 1$ .

Se  $P_j$  è costante, allora la funzione decresce esponenzialmente.

La sensibilità di  $\lambda$  alla fertilità diminuisce con l'età tanto velocemente quanto grande è il valore di  $\lambda$ .

## Sensibilità rispetto alla sopravvivenza

Supponiamo di variare soltanto i parametri di sopravvivenza.

Considerando il teorema 4.2.2., segue che

$$\frac{\frac{\partial \lambda}{\partial P_j}}{\frac{\partial \lambda}{\partial P_{j+1}}} = \frac{w_j v_{j+1}}{w_{j+1} v_{j+2}} = \frac{\lambda}{P_j} \left( \frac{F_{j+1} \lambda^{-1} + P_{j+1} \lambda^{-1} v_{j+2}}{v_{j+2}} \right) = \lambda \frac{P_{j+1}}{P_j} + \frac{F_{j+1}}{P_j v_{j+2}} \geq \frac{P_{j+1}}{P_j} \text{ se } \lambda \geq 1. \quad (4.3)$$

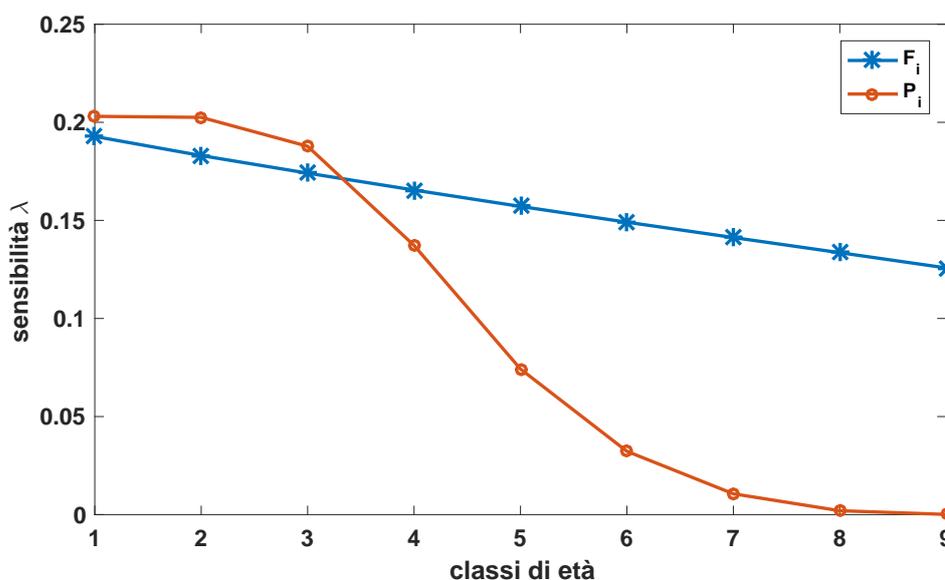
Osserviamo che la sensibilità di  $\lambda$  alla sopravvivenza è una funzione dell'età monotona decrescente purchè  $\lambda \geq 1$  e  $P_{j+1} \geq P_j$ . Se la sopravvivenza fosse indipendente dall'età, allora la sensibilità di  $\lambda$  decrescerebbe con  $\lambda > 1$ .

### Sensibilità rispetto alla sopravvivenza e alla fertilità

Supponiamo di variare i parametri di fertilità e di sopravvivenza. Le sensibilità relative a sopravvivenza e fertilità soddisfano, infine,

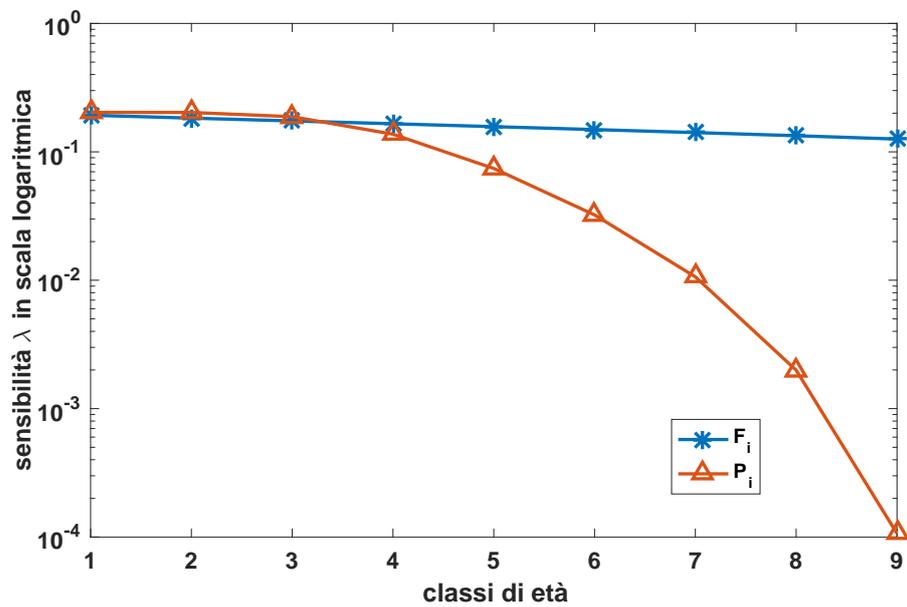
$$\frac{\frac{\partial \lambda}{\partial P_j}}{\frac{\partial \lambda}{\partial F_j}} = \frac{v_{j+1} w_j}{v_1 w_j} = \frac{v_{j+1}}{v_1} \quad (4.4)$$

In conclusione, osserviamo che  $\lambda$  risulta più sensibile alla sopravvivenza che alla fertilità se  $v_{j+1} > v_1$ , cioè fino all'età di riproduzione: infatti in questo caso risulta anche graficamente  $\frac{\partial \lambda}{\partial P_j} > \frac{\partial \lambda}{\partial F_j}$ .



**Figura 4.2:** Grafico della sensibilità di  $\lambda$  alla fertilità in blu e alla sopravvivenza in arancio.

Si osserva che nei primi anni, fino all'età riproduttiva ( $i=3$ ), la perturbazione di  $\lambda$  risulta più sensibile alla variazione della probabilità di sopravvivenza; al contrario, nella vecchiaia, la perturbazione è minore di circa 4 ordini di grandezza.



**Figura 4.3:** Sensibilità di  $\lambda$  alla variazione della fertilità e della sopravvivenza del modello strutturato in classi di età della popolazione statunitense nel 1965 (Keyfitz e Fliger, 1968). La popolazione è stata suddivisa in 10 classi di età con un intervallo di proiezione di 5 anni.

# Capitolo 5

## Analisi dell'elasticità

Le probabilità di transizione e le fertilità sono misurate in scale diverse. Questo ha spinto molti studiosi a considerare gli effetti di perturbazioni proporzionali, piuttosto che assolute (per esempio, qual è la perturbazione di  $\lambda$  ad una perturbazione del 10 % delle fertilità o della sopravvivenza?).

**Definizione 5.1.** *L'elasticità di un autovalore è il rapporto tra la variazione relativa dell'autovalore e la variazione relativa dei parametri da cui esso dipende.*

Formalmente, l'elasticità di  $\lambda$  rispetto al parametro  $a_{ij}$  è definita come

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\partial \log \lambda}{\partial \log a_{ij}} \quad (5.1)$$

L'elasticità indica come varia  $\log \lambda$  in funzione di  $\log a_{ij}$ . Essa misura la sensibilità proporzionale.

Come visto per la sensibilità, è possibile visualizzare le elasticità calcolando la *matrice delle elasticità*

$$\mathbf{E} = \left( \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right)_{ij} = \frac{1}{\lambda} \mathbf{S} \circ \mathbf{A} = \frac{1}{\lambda} (a_{ij} b_{ij})_{ij},$$

dove  $\circ$  è detto prodotto di matrici puntuale o di Hadamard.

### 5.1 Elasticità ed età

Nella seguente sezione visualizziamo l'elasticità di  $\lambda$  rispetto alla perturbazione dei parametri vitali.

#### Elasticità rispetto alla fertilità

Supponiamo di variare soltanto i parametri di fertilità con una certa proporzione. Considerando il teorema 4.2.2., segue che

$$\frac{e_{1j}}{e_{1,j+1}} = \left( \frac{F_j}{F_{j+1}} \right) \left( \frac{\lambda}{P_j} \right) \leq 1 \quad (5.2)$$

## Elasticità rispetto alla sopravvivenza

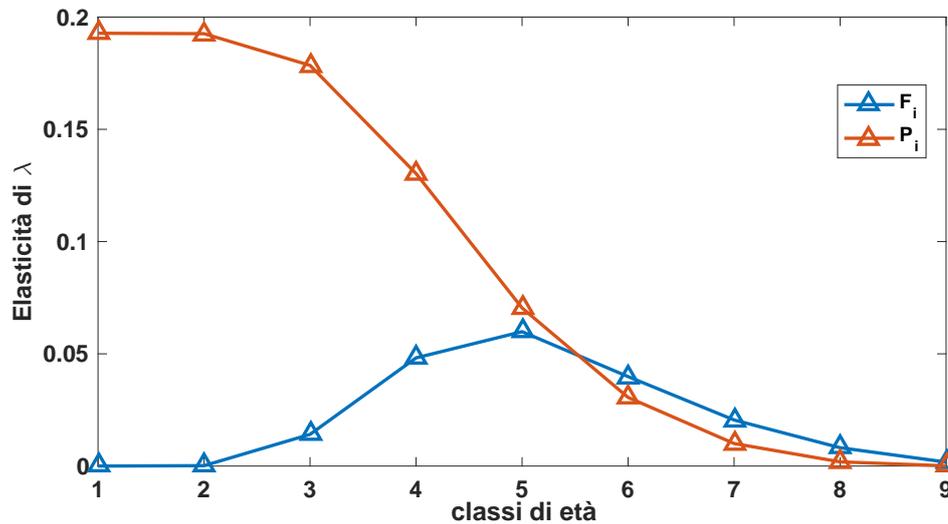
Supponendo di variare soltanto i parametri di sopravvivenza con una certa proporzione, l'elasticità soddisfa la seguente relazione

$$\frac{e_{j+1,j}}{e_{j+2,j+1}} = \frac{P_j}{P_{j+1}} \frac{\frac{\partial \lambda}{\partial P_j}}{\frac{\partial \lambda}{\partial P_{j+1}}} = \lambda + \frac{F_{j+1}}{P_{j+1}v_{j+2}} \geq 1 \text{ quando } \lambda \geq 1, \quad (5.3)$$

dove la seconda uguaglianza segue da (4.7).

La (5.3) implica che l'elasticità di  $\lambda$  alla sopravvivenza è la stessa per tutte le classi pre-riproduttive: infatti, le fertilità in queste classi sono nulle ( $F_j = F_{j+1} = 0$ ), dalla (4.5),  $v_{j+1} = P_{j+1}\lambda^{-1}v_{j+2}$  e vale

$$\frac{e_{j+1,j}}{e_{j+2,j+1}} = \left(\frac{P_j}{P_{j+1}}\right) \frac{v_{j+1}w_j}{v_{j+2}w_{j+1}} = 1. \quad (5.4)$$



**Figura 5.1:** Elasticità di  $\lambda$  alla variazione di fertilità e della sopravvivenza del modello strutturato in classi di età della popolazione statunitense nel 1965 (Keyfitz e Fliger, 1968). La popolazione è stata suddivisa in 10 classi di età con un intervallo di proiezione di 5 anni

Osserviamo che l'elasticità di  $\lambda$  alla probabilità di sopravvivenza diminuisce consistentemente all'aumentare dell'età; quella relativa alla fertilità, invece, prima aumenta e poi diminuisce.

## 5.2 Proprietà della matrice delle elasticità

### 5.2.1 Elasticità come contributo a $\lambda$

Le elasticità di  $\lambda$  rispetto ai parametri  $a_{ij}$  di una matrice di transizione  $\mathbf{A}$  sono spesso interpretate come *contributi di ciascun  $a_{ij}$  a  $\lambda$* .

Questa interpretazione è legata alla dimostrazione, elaborata da *De Kroon* nel 1986, del fatto che **la somma delle elasticità di  $\lambda$  rispetto a  $a_{ij}$ , al variare di  $i$  e  $j$ , è sempre 1**. Più tardi, nel 1993, *Mesterton-Gibbons* mostrò che tale risultato seguiva direttamente dal Teorema di Eulero sulle funzioni omogenee.

**Definizione 5.2.** Una funzione  $f(x_1, \dots, x_n)$  è detta omogenea di grado  $k$  se

$$f(cx_1, \dots, cx_n) = c^k f(x_1, \dots, x_n)$$

per un certa costante reale  $c$ .

**Teorema 5.2.1. (di Eulero)** Se  $f(x_1, \dots, x_n)$  è una funzione omogenea di grado  $k$ , allora

$$x_1 \frac{\partial f}{\partial x_1} + \dots + x_n \frac{\partial f}{\partial x_n} = kf(x_1, \dots, x_n)$$

*Mesterton-Gibbons* osserva che un autovalore è una funzione omogenea di grado uno di  $a_{ij}$ .

Infatti, poichè  $\mathbf{Aw} = \lambda \mathbf{w}$  implica

$$c\mathbf{Aw} = c\lambda \mathbf{w}$$

allora moltiplicare tutti gli  $a_{ij}$ , di cui  $\lambda$  è funzione, per  $c$  equivale a moltiplicare  $\lambda$  per  $c$ .

Segue, per il Th. di Eulero, che

$$\sum_{ij} e_{ij} = \sum_{ij} \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{1}{\lambda} \left( \sum_{ij} a_{ij} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right) = 1 \quad (5.5)$$

Quindi,  $e_{ij}$  può essere interpretato come il *contributo proporzionale di  $a_{ij}$  a  $\lambda$* . Dalla (5.5), possiamo esplicitare  $\lambda$  che risulta decomposto nella forma del tipo

$$\lambda = \sum_{i,j} a_{ij} b_{ij},$$

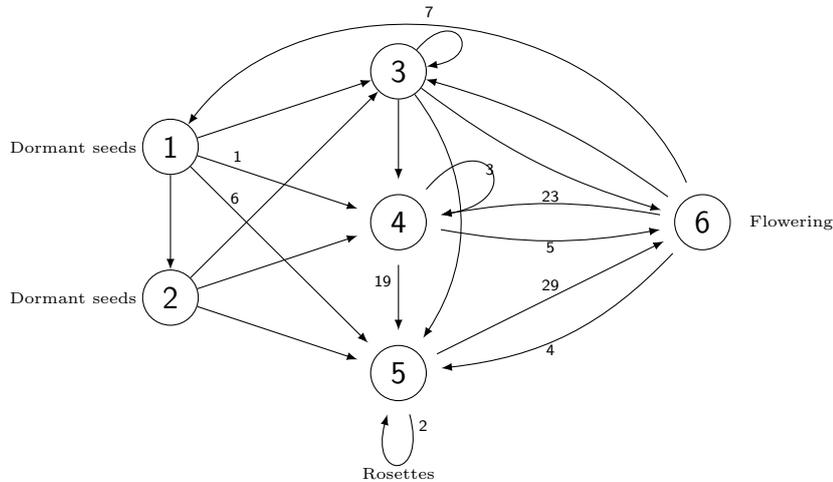
dove i contributi  $b_{ij}$  possono essere scritti come il prodotto di un termine che è funzione soltanto di  $i$  e di un termine che è funzione soltanto di  $j$ . Questo non significa che  $\lambda$  è composto di contributi proporzionali di  $a_{ij}$  indipendenti tra loro. Infatti, i contributi di parametri vitali (gli  $a_{ij}$ ) dipendono dal valore di ciascun  $a_{ij}$  e viceversa.

### Esempio 7. contributi a $\lambda$ nel modello di popolazione degli USA.

Consideriamo il modello della popolazione degli USA, in cui l'elasticità di  $\lambda$  a  $P_2$  è 0.19.

Interpretando l'elasticità come contributo proporzionale di  $P_2$ , potremmo allora dire che la sopravvivenza della classe 2 contribuisce circa del 20% nel valore di  $\lambda$ . Eliminando il passaggio [classe 2- classe 3], ponendo cioè  $P_2 = 0$  non eliminiamo soltanto il 20% di  $\lambda$ , ma il 100%, poichè nessun individuo sopravviverebbe alla riproduzione e  $\lambda = 0$ . Abbiamo così mostrato che i contributi dei parametri vitali a  $\lambda$  dipendono dai valori di  $P_2$  e viceversa.

Esempio 8. contributi a  $\lambda$  nel modello di *Dipsacus sylvestris*



**Figura 5.2:** Contributi a  $\lambda$  di ciascun parametro vitale nel ciclo di vita del *Dipsacus sylvestris*.

La figura mostra i contributi a partire da 1%. Con una buona approssimazione (73% di  $\lambda$ ), la velocità di crescita del cardo può essere descritta da sole tre transizioni: [pianta da fiore-rosette medie-grandi rosette-piante da fiore]. Aggiungendo altri passaggi [piante da fiore-semi-grandi rosette] equivale ad aggiungere il 13% di  $\lambda$

5.2.2 Somma delle righe e delle colonne di **E**.

Van Groenendael nel 1994 mostrò che nella matrice **E** la somma degli elementi di ciascuna riga è la stessa di quella della colonna corrispondente. Esplicitamente,

$$e^T E = (Ee)^T$$

dove **e** rappresenta il vettore colonna unitario.

Gli elementi nella riga  $i$  di **E** sono le elasticità di  $\lambda$  al passaggio nella classe  $i$ , mentre gli elementi della colonna  $i$  sono le elasticità di  $\lambda$  all'uscita dalla classe  $i$  verso altre classi.

Proviamo adesso che la somma di queste elasticità è la stessa.

Consideriamo le definizioni di autovettore destro e sinistro :

$$A\mathbf{w} = \lambda\mathbf{w} \quad e \quad \mathbf{v}^T A = \lambda\mathbf{v}^T$$

e supponiamo che essi siano riscaldati in modo che il loro prodotto scalare sia 1. Sarà

$$\lambda w_i = \sum_j a_{ij} w_j \tag{5.6}$$

$$\lambda v_i = \sum_j a_{ji} v_j$$

Moltiplicando la prima equazione della (5.6) per  $v_i$  e la seconda per  $w_i$ , otteniamo che

$$\begin{aligned} w_i v_i &= \sum_j \frac{a_{ij} v_i w_j}{\lambda} = \sum_j \frac{a_{ji} v_j w_i}{\lambda} \\ &= \sum_j e_{ij} = \sum_j e_{ji} \end{aligned} \tag{5.7}$$

Dall'ultima uguaglianza segue che la somma degli elementi della riga  $i$  è uguale a quella degli elementi della colonna  $i$ .

Una utile applicazione di questa proprietà è che la somma delle elasticità ai valori di fertilità (prima riga) è uguale all'elasticità a  $P_1$  ( $e_{21} = \sum_j e_{1j}$ ).

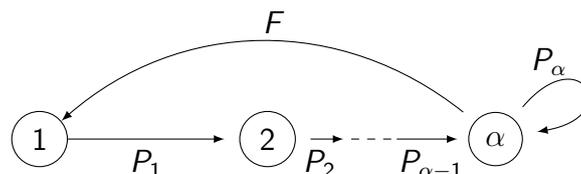
### 5.2.3 Elasticità a partire da dati minimi

Heppell utilizzò i risultati appena visti per **stimare le elasticità di  $\lambda$  in situazioni in cui si dispone soltanto di un numero esiguo di dati demografici.**

#### Stima delle elasticità di un modello strutturato in classi di età.

Supponiamo di voler studiare una popolazione il cui ciclo vitale sia descritto dai seguenti elementi :

- la maturità riproduttiva è raggiunta nella classe  $\alpha$ ;
- la probabilità di sopravvivenza nella classe  $\alpha$  è  $P_\alpha$ ;
- la fertilità nella classe  $\alpha$  è  $F$ ;
- le probabilità di sopravvivenza nelle fasi pre-riproduttive sono  $P_i$ , con  $1 \leq i \leq \alpha - 1$ .



**Figura 5.3:** Ciclo di vita per una specie strutturata in classi da 1 a  $\alpha$ .

Analizziamo adesso la matrice  $\mathbf{E}$  delle elasticità. Sappiamo che

$$e_F = e_{P_1} \quad (5.8)$$

perchè la somma degli elementi della prima riga ( $e_F$  è l'unico valore da considerare poichè  $F$  è l'unico valore di fertilità non nullo) è uguale a quello della prima colonna.

Per lo stesso motivo, la somma degli elementi della seconda riga è uguale a quella della seconda colonna e così via. Quindi sarà anche

$$e_{P_1} = e_{P_2} = \dots = e_{P_\alpha}. \quad (5.9)$$

Inoltre, poichè la somma delle elasticità è sempre 1 allora

$$\alpha e_F + e_{P_\alpha} = 1. \quad (5.10)$$

In questo caso, dunque, per determinare la matrice delle elasticità, basta determinare  $e_F$  e  $e_{P_\alpha}$ . Essi sono dati, per definizione, da

$$\begin{aligned} e_F &= \frac{F v_1 w_\alpha}{\lambda \langle w, v \rangle} \\ e_{P_\alpha} &= \frac{P_\alpha v_\alpha w_\alpha}{\lambda \langle w, v \rangle} \end{aligned} \quad (5.11)$$

Dall'analisi dei grafi di vita <sup>1</sup> possiamo esprimere  $\mathbf{w}$  e  $\mathbf{v}$  nel modo seguente

$$\begin{aligned} w_1 &= 1, & w_\alpha &= \frac{P_1 \dots P_{\alpha-1} \lambda^{-(\alpha-1)}}{1 - P_\alpha \lambda^{-1}} = \frac{\lambda}{F} \\ v_1 &= 1, & v_\alpha &= \frac{F}{\lambda - P_\alpha} \end{aligned} \quad (5.12)$$

Semplificando la (5.11),

$$\begin{aligned} e_F &= \frac{1}{\langle w, v \rangle} \\ e_{P_\alpha} &= \frac{P_\alpha}{\lambda - P_\alpha} \frac{1}{\langle w, v \rangle} \end{aligned} \quad (5.13)$$

Utilizzando la (5.10) per esplicitare il prodotto  $\langle w, v \rangle$ , arriviamo infine alle

$$\begin{aligned} e_F &= \frac{\lambda - P_\alpha}{\alpha(\lambda - P_\alpha) + P_\alpha} \\ e_{P_1} &= e_{P_2} = \dots = e_{P_{\alpha-1}} = e_F \\ e_{P_\alpha} &= \frac{P_\alpha}{\alpha(\lambda - P_\alpha) + P_\alpha}. \end{aligned} \quad (5.14)$$

Abbiamo così espresso tutti gli elementi della matrice  $\mathbf{E}$ , conoscendo l'età di maturità, la probabilità di sopravvivenza degli adulti e la velocità di crescita della popolazione.

---

<sup>1</sup>per maggiori dettagli si rimanda al capitolo 7 ' *Analysis of the life cycle graph* ' di [1]

# Conclusione

Al termine dell'esposizione del modello di Leslie-Lefkovitch e delle problematiche della Dinamica delle Popolazioni, osserviamo che, con pochi strumenti di calcolo, è possibile costruire un modello di popolazione e prevedere con una certa probabilità la sua evoluzione nel tempo.

Il supporto matematico riesce in molti casi a superare i limiti dell'ecologia, quali la dipendenza di un fenomeno dalle condizioni iniziali: ad esempio, le matrici di vita considerate, godendo di alcune buone proprietà, ci consentono di descrivere caratteristiche quali struttura o velocità di crescita di una popolazione, indipendentemente dai dati iniziali.

Tuttavia, non bisogna trascurare la componente umana, la figura e il lavoro dello scienziato sul *campo*, poichè ogni organismo è caratterizzato da un proprio ciclo vitale e non è possibile generalizzare il suo percorso evolutivo con un'unica formalizzazione matematica.

L'esempio del cardo *Dipsacus sylvestris* ci ha mostrato, infatti, che la scelta dell'intervallo di transizione è fondamentale per interpretare correttamente il modello di popolazione.

È, inoltre, grazie all'*osservazione* che il matematico seleziona e interpreta i dati necessari e minimi per stimare grandezze come l'elasticità e la sensibilità.

La modellizzazione matematica delle popolazioni ha, dunque, bisogno di una orientazione biologica che il matematico conferisce osservando la natura.

# Appendice A

## Codici MATLAB

### A.1 codice per il modello lineare indipendente dal tempo con dato iniziale

```
%dati
%fertilita''
F1=0;
F2=1;
F3=5;
a=[F1 F2 F3];

%probabilita'' di sopravvivenza
P1=0.3;
P2=0.5;
b=[P1 P2];

%MATRICE DI LESLIE (matrice di proiezione)
L = gallery('leslie',a,b);

%VETTORE INIZIALE (vettore della popolazione)
n0=[1 0 0]';
N=[n0 zeros(3,59)];
for t =2:59
    N(:,t)=L*N(:,t-1);
end

%grafico tempo-numero di individui, divisi in tre classi
t=1:15;
figure
plot(t,N(1,t))
hold on
plot(t,N(2,t))
hold on
plot(t,N(3,t))
%in scala logaritmica
t=1:59;
figure
semilogy(t,N(1,t))
hold on
semilogy(t,N(2,t))
```

```
hold on
semilogy(t,N(3,t))
```

### A.1.1 Grafico frequenze relative

```
%dati
%fertilita''
F1=0;
F2=1;
F3=5;
a=[F1 F2 F3]

%probabilita'' di sopravvivenza
P1=0.3;
P2=0.5;
b=[P1 P2]

%MATRICE DI LESLIE (matrice di proiezione)
L = gallery('leslie',a,b)

%VETTORE INIZIALE (vettore della popolazione)
n0=[1 0 0]';

N=[n0 zeros(3,59)];

for t =2:59
    N(:,t)=L*N(:,t-1);
for i=1:3
    C(i,t)=N(i,t)/sum(N(:,t));
end
end

%grafico tempo-proporzioe numero di individui, divisi in tre
%classi,rispetto alla popolazione totale
t=1:40;
figure
plot(t,C(1,t))
hold on
plot(t,C(2,t))
hold on
plot(t,C(3,t))
```

### A.1.2 codice per il modello lineare indipendente dal tempo con dato iniziale random

```
%dati
%fertilita''
F1=0;
F2=1;
F3=5;
a=[F1 F2 F3];

%probabilita'' di sopravvivenza
P1=0.3;
P2=0.5;
b=[P1 P2];
```

```

%MATRICE DI LESLIE (matrice di proiezione)
L = gallery('leslie',a,b)
%VETTORE INIZIALE RANDOM
n0=randi([0,10],1,3);

N0=n0';
N=[N0 zeros(3,59)];

for t =2:59
    N(:,t)=L*N(:,t-1);
end

%grafico tempo-numero di individui, divisi in tre classi
t=1:40

plot(t,N(1,t),'black')
hold on
plot(t,N(2,t),'r')
hold on
plot(t,N(3,t),'y')
hold on

```

### random totale

```

%esempio 2.1 random
%fertilita'
F1=0;
F2=1;
F3=5;
a=[F1 F2 F3]

%probabilita' di sopravvivenza
P1=0.3;
P2=0.5;
b=[P1 P2]

%MATRICE DI LESLIE (matrice di proiezione)
L = gallery('leslie',a,b)

%VETTORE INIZIALE (vettore della popolazione)
for j=1:10
    n0=randi([0,10],1,3);
    N0=n0'
    N=[N0 zeros(3,59)];
    for t =2:59
        N(:,t)=L*N(:,t-1);
    for i=1:3
        C(t)=sum(N(:,t));%vettore riga
    end
end

%grafico tempo-numero di individui, divisi in tre classi
t=1:59
plot(t,C(t), 'black')
hold all
end

```

## A.2 codice per visualizzazione degli effetti della perturbazione della matrice di Leslie

```

function M= es_lin_ind_t_pertur (F2,F3,P1,P2)
F1=0;
f2=0.9*F2;
f3=0.9*F3;
p1=0.9*P1;
p2=0.9*P2;

a=[F1 F2 F3];
a1=[F1 f2 F3];
a2=[F1 F2 f3];

b=[P1 P2];
b1=[p1 P2];
b2=[P1 p2];

%MATRICE DI LESLIE (matrice di proiezione) %perturbazione del 10% uno dopo
%l'altro dei coefficienti
L = gallery('leslie',a,b)
L1=gallery('leslie',a1,b)
L2=gallery('leslie',a2,b)
L3=gallery('leslie',a,b1)
L4=gallery('leslie',a,b2)
%VETTORE INIZIALE (vettore della popolazione)
n0=[1 0 0];

N0=n0';
N=[N0 zeros(3,59)];
M=1;
M1=1;
M2=1;
M3=1;
M4=1;
for t =2:59 ;
    N(:,t)=L*N(:,t-1);
    M(1,t)=sum(N(:,t));
end
for t =2:59 ;
    N(:,t)=L1*N(:,t-1);
    M1(1,t)=sum(N(:,t));
end
for t =2:59 ;
    N(:,t)=L2*N(:,t-1);
    M2(1,t)=sum(N(:,t));
end
for t =2:59 ;
    N(:,t)=L3*N(:,t-1);
    M3(1,t)=sum(N(:,t));
end
for t =2:59 ;
    N(:,t)=L4*N(:,t-1);
    M4(1,t)=sum(N(:,t));

```

```

end

%grafico tempo-numero di individui, divisi in tre classi
t=1:59;
figure
plot(t,M(t))
hold on
plot(t,M1(t))
hold on
plot(t,M2(t))
hold on
plot(t,M3(t))
hold on
plot(t,M4(t))
end

```

### A.2.1 codice per visualizzazione dell'effetto degli autovalori

```

%AUTOVALORI POSITIVI
    %EX1 >1
x=1.1;
t=0:40;
y=x.^t;
figure
plot(t,y)
xlabel('t')
ylabel('\lambda^t')
    %EX2 0<\lambda<1
x=0.9;
t=0:40;
y=x.^t;
figure
plot(t,y)
xlabel('t')
ylabel('\lambda^t')

%AUTOVALORI NEGATIVI
    %EX1 -1<\lambda<0
x=-0.9;
t=0:40;
y=x.^t;
figure
plot(t,y)
xlabel('t')
ylabel('\lambda^t')
    % EX2 -1<\lambda
x=-1.1;
t=0:40;
y=x.^t;
figure
plot(t,y)
xlabel('t')
ylabel('\lambda^t')

```

```

%AUTOVALORI COMPLESSI
%EX1
x=0.7+0.5i; %abs(x)=0.8602
t=0:40;
y=x.^t+(x').^t; %x' e' il coniugato di x
figure
plot(t,y)
xlabel('t')
ylabel('\lambda^t+(conj{\lambda})^t')

%EX2
x=0.9+0.6i; %abs(x)=1.0817;
t=0:40;
y=x.^t+(x').^t; %x' e' il coniugato di x
figure
plot(t,y)
xlabel('t')
ylabel('\lambda^t+(conj{\lambda})^t')

```

### A.2.2 codice per determinare autovalori, modulo e argomento arctan (b/a)

```

%dati
F1=0;
F2=0.00102;
F3=0.08515;
F4=0.30574;
F5=0.40002;
F6=0.28061;
F7=0.15260;
F8=0.06420;
F9=0.01483;
F10=0.00089;

P1=0.99670;
P2=0.99837;
P3=0.99780;
P4=0.99672;
P5=0.99607;
P6=0.99472;
P7=0.99240;
P8=0.98867;
P9=0.98274;
a=[F1 F2 F3 F4 F5 F6 F7 F8 F9 F10];
b=[P1 P2 P3 P4 P5 P6 P7 P8 P9 ];
%matrice di leslie
A = gallery('leslie',a,b);

%autovalori di A
V=eig(A);

%modulo autovalori
v=zeros(10,1);
for i=1:10
    v(i,1)=abs(V(i,1));

```

```

end

%angolo theta/pi
c=zeros(10,1);
for i=1:10
    c(i,1)=angle(V(i,1))./pi;
end

```

### A.3 Implementazione metodo delle potenze

```

function [lambda1, x1, niter, err]=power_basic(A,z0,toll,nmax)
% INPUT:
% A : MATRICE DI CUI VOGLIAMO CALCOLARE L'AUTOVALORE DI MASSIMO MODULO.
% z0 : VETTORE INIZIALE (NON NULLO).
% toll: TOLLERANZA.
% nmax: NUMERO MASSIMO DI ITERAZIONI.
%
% OUTPUT:
% lambda1 : VETTORE DELLE APPROSSIMAZIONI DELL'AUTOVALORE DI MASSIMO MODULO.
% x1: AUTOVETTORE RELATIVO ALL'AUTOVALORE DI MASSIMO MODULO.
% niter: NUMERO DI ITERAZIONI.
% err: VETTORE DEI RESIDUI PESATI RELATIVI A "lambda1".

q=z0/norm(z0);
q2=q;
err=[];
lambda1=[];
res=toll+1;
niter=0;
z=A*q;
while (res >= toll & niter <= nmax)
q=z/norm(z);
z=A*q;
lam=q'*z;
x1=q;
z2=q2'*A;
q2=z2/norm(z2);
q2=q2';
y1=q2;
costheta=abs(y1'*x1);
niter=niter+1;
res=norm(z-lam*q)/costheta;
err=[err; res];
lambda1=[lambda1; lam];
end

```

### A.4 Implementazione metodo QR per matrici di Hessenberg

```

function [Q,R,c,s]= qrgivens(H)
% QRGIVENS fattorizzazione QR
% [Q,R,C,S]= QRGIVENS(H) fattorizzazione QR di una matrice in forma
% di Hessenberg superiore con rotazioni di Givens. I vettori C e S

```

```

% contengono rispettivamente seni e coseni delle rotazioni.
[m,n]=size(H);
for k=1:n-1
    [c(k),s(k)]=givcos(H(k,k),H(k+1,k));
    H=garow(H,c(k),s(k),k,k+1,k,n);
end
R=H; Q=prodgiv(c,s,n);
return

```

```

function Q=prodgiv(c,s,n)
n1=n-1; n2=n-2;
Q=eye(n); Q(n1,n1)=c(n1); Q(n,n)=c(n1);
Q(n1,n)=s(n1); Q(n,n1)=-s(n1);
for k=n2:-1:1,
    k1=k+1; Q(k,k)=c(k); Q(k1,k)=-s(k);
    q=Q(k1,k1:n); Q(k,k1:n)=s(k)*q;
    Q(k1,k1:n)=c(k)*q;
end
return

```

### Funzione GIVCOS per il calcolo di seni e coseni per le rotazioni di Givens

```

function [c,s]=givcos(xi, xk)
% GIVCOS calcola seni e coseni per le rotazioni di Givens.
% [C,S]=GIVCOS(XI, XK) Date le due componenti XI e XK di un vettore,
% vengono calcolati C=COS(THETA) e S=SIN(THETA) per generare una rotazione
% di Givens che annulli una delle due componenti.
if xk==0
    c=1; s=0;
else
    if abs(xk)>abs(xi)
        t=-xi/xk; s=1/sqrt(1+t^2); c=s*t;
    else
        t=-xk/xi; c=1/sqrt(1+t^2); s=c*t;
    end
end
return

```

### A.4.1 iterazione QR con shift

```

function [T,iter]=qrshift(A,tol,nmax)
% QRSHIFT iterazione QR iteration con singolo shift..
% [T,ITER]=QRSHIFT(A,TOL,NMAX) calcola dopo ITER iterazioni la decomposizione
% reale di Schur T di una matrice A con una tolleranza TOL.
% NMAX specifica il numero massimo di iterazioni.
[n,m]=size(A);
if n~=m, error('Solo matrici quadrate'); end
iter=0; [T,Q]=houshess(A);%trasforma A in matrice di Hessenberg
for k=n:-1:2
    I=eye(k);
    while abs(T(k,k-1))>tol*(abs(T(k,k))+abs(T(k-1,k-1)))
        iter=iter+1;
        if iter > nmax
            return
        end
    end
end

```

```

        mu=T(k,k); [Q,R,c,s]=qrgivens(T(1:k,1:k)-mu*I);
        T(1:k,1:k)=R*Q+mu*I;
    end
    % T(k,k-1)=0;
end
return

function [H,Q]=houshess(A)
% HOUSHESS metodo di Hessenberg-Householder.
% [H,Q]=HOUSHESS(A) calcola le matrici H e Q tali che H=Q'AQ.
[n,m]=size(A);
if n~=m; error('Solo matrici quadrate'); end
Q=eye(n); H=A;
for k=1:n-2
    [v,beta]=vhouse(H(k+1:n,k)); I=eye(k); N=zeros(k,n-k);
    m=length(v);
    R=eye(m)-beta*v*v';
    H(k+1:n,k:n)=R*H(k+1:n,k:n);
    H(1:n,k+1:n)=H(1:n,k+1:n)*R; P=[I, N; N', R]; Q=Q*P;
end
return

```

## A.5 codice per determinare la matrice delle sensibilità

```

%costruzione della matrice di sensibilita''

function S= sensmat(x)

%d e'' la matrice di diagonale gli autovalori di A
%W e'' la matrice di colonne gli autovettori destri relativi agli
%autovalori
[W,d]=eig(x);

% autovalore dominante
d=diag(d)
%imax indica l'indice dell'autovalore dominante
imax=find(d==max(d));
lambda=d(imax)

%autovettore destro relativo all'autovalore dominante
w=W(:,imax);
%autovettore sinistro relativo all'autovalore dominante
V=conj(inv(W));
v=real(V(imax,:)).';

S=v*w'
end

```

### A.5.1 codice sensibilità dell'autovalore al variare di un parametro

```

b=linspace(0,1.2,10);
k=0.2450; %A(5,4) nella matrice iniziale
k1=2.1965;%lambda nella matrice iniziale
k2=2.0519; % S(5,4) iniziale

for t=1:length(b)
    A(5,4)=b(t);
    A;
    [W,d]=eig(A);
    d=diag(d);
    imax=find(d==max(d));
    lambda(t)=d(imax);
    d(t)=b(t)-k
    lambda1(t)= k1+k2*d(t);
end

t=1:length(b);
figure
plot(b(t),lambda(t))
hold on
plot(b(t),lambda1(t),'o')

```

### A.5.2 codice sensibilità dell'autovalore come funzione dell'età nella popolazione statunitense del 1965

```

%dati popolazione USA (1965)
F1=0;
F2=0.00102;
F3=0.08515;
F4=0.30574;
F5=0.40002;
F6=0.28061;
F7=0.15260;
F8=0.06420;
F9=0.01483;
F10=0.00089;

P1=0.99670;
P2=0.99837;
P3=0.99780;
P4=0.99672;
P5=0.99607;
P6=0.99472;
P7=0.99240;
P8=0.98867;
P9=0.98274;

a=[F1 F2 F3 F4 F5 F6 F7 F8 F9 F10];
b=[P1 P2 P3 P4 P5 P6 P7 P8 P9];

%matrice di Leslie
A=gallery('leslie',a,b);

%sensmat
[W,d]=eig(A);
d=diag(d);

```

```

imax=find(d==max(d));
lambda=d(imax);
w=W(:,imax);
V=conj(inv(W));
v=real(V(imax,:)).';
S=v*w';
D=diag( S, -1 );

%sensibility of lambda to changes of fertility and survival
i=1:9;
figure
plot(i,S(1,i))

hold on
plot(i,D(i))

```

## A.6 codice elasticità dell'autovalore come funzione dell'età nella popolazione statunitense del 1965

```

%dati popolazione USA (1965)
F1=0;
F2=0.00102;
F3=0.08515;
F4=0.30574;
F5=0.40002;
F6=0.28061;
F7=0.15260;
F8=0.06420;
F9=0.01483;
F10=0.00089;

P1=0.99670;
P2=0.99837;
P3=0.99780;
P4=0.99672;
P5=0.99607;
P6=0.99472;
P7=0.99240;
P8=0.98867;
P9=0.98274;

a=[F1 F2 F3 F4 F5 F6 F7 F8 F9 F10];
b=[P1 P2 P3 P4 P5 P6 P7 P8 P9];

%matrice di Leslie
A=gallery('leslie',a,b);

%sensmat
S=sensmat(A);

%matrice delle elasticita'
emat=sensmat(A).*A/max(eig(A))
D=diag( emat, -1 );

```

```
%sensitivity of lambda to changes of fertility and survival  
i=1:9;  
figure  
plot(i,emat(1,i))  
hold on  
plot(i,D(i))
```

# Bibliografia

- [1] Caswell H.: *Matrix Population Models*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts 2001.
- [2] Gatto M., Casagrandi R.: *Dispense del corso di Ecologia*, 2003.
- [3] Salce L.: Note di Algebra Lineare Applicata
- [4] Simoncini V., Palitta D.: *Dispense del corso di Calcolo Numerico, Modulo di Algebra Lineare Numerica*, 2016.