

## Capitolo 3

# Popolazioni malthusiane - II (modello di Lotka-Von Foerster)

Quando le generazioni si sovrappongono (popolazioni non univoltine) e i tassi di natalità e di mortalità dipendono dall'età  $x$ , i modelli di popolazione, a tempo continuo o a tempo discreto, devono descrivere come evolve nel tempo  $t$  la distribuzione degli individui nelle varie età  $x$  e costituiranno l'oggetto di questo capitolo e del successivo.

Limitandoci al caso in cui l'età  $x$  è vista come una variabile continua<sup>1</sup>, torna utile premettere la definizione e le proprietà di alcune grandezze<sup>2</sup> che si derivano dai tassi di mortalità  $\mu(x)$  e di natalità  $\nu(x)$  e che saranno impiegate nell'analisi del comportamento dinamico delle popolazioni.

### 3.1 $\mu(x)$ , $\nu(x)$ e grandezze derivate

Alcune grandezze dipendono soltanto dal tasso di mortalità  $\mu(x)$

a) **Probabilità (o funzione) di sopravvivenza:  $p(x)$**

La probabilità  $p(x)$  che un nuovo nato ha di raggiungere l'età  $x$  viene chiamata "funzione (o probabilità) di sopravvivenza" e chiaramente soddisfa le condizioni  $p(0) = 1$  e  $p(\infty) = 0$ .

La differenza  $1 - p(x)$  fornisce allora la probabilità di morire in  $[0, x]$  ed è una distribuzione cumulativa<sup>3</sup>

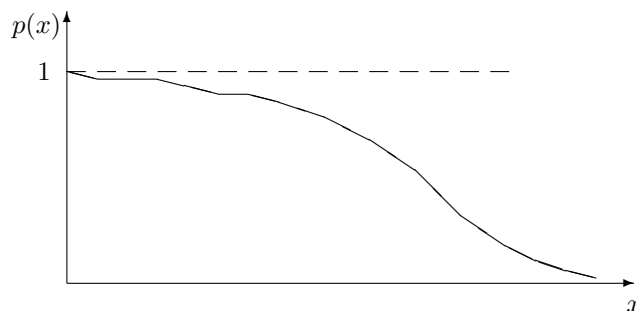


Figura 3.1.1

Il legame fra  $\mu(x)$  e  $p(x)$  si ricava facilmente:  $p(x + \Delta x)$  rappresenta la probabilità di sopravvivere fino all'età  $x + \Delta x$ , quindi di sopravvivere fino ad  $x$  e di non morire in  $[x, x + \Delta x]$ ,

<sup>1</sup>il capitolo successivo è invece dedicato al modello di Leslie, in cui  $x$  è una variabile discreta

<sup>2</sup>alcune sono già state accennate nello studio delle popolazioni univoltine

<sup>3</sup>mentre  $p(x)$  non è una densità né una distribuzione cumulativa di probabilità

da cui, a meno di infinitesimi di ordine superiore rispetto a  $\Delta x$ ,

$$\begin{aligned} p(x + \Delta x) &= p(x)(1 - \mu(x)\Delta x) = p(x) - p(x)\mu(x)\Delta x \\ \frac{p(x + \Delta x) - p(x)}{\Delta x} &= -\mu(x)p(x) \\ \frac{dp}{dx} &= -\mu(x)p(x) \end{aligned} \quad (3.1)$$

Segue allora

$$p(x) = p(0)e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} = e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} \quad (3.2)$$

La funzione di sopravvivenza è decrescente con  $x$  e per essa, in concomitanza con le caratteristiche del tasso di mortalità  $\mu(x)$ , si evidenziano i tre tipi di andamento riportati in figura 3.1.2

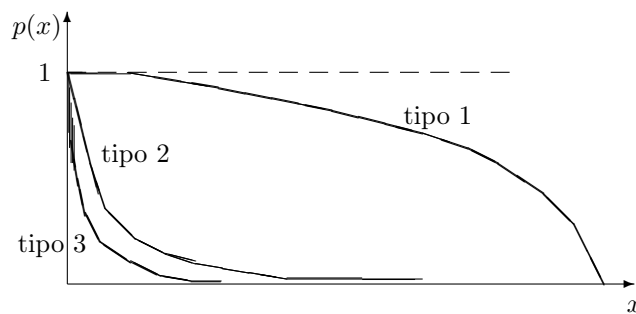


Figura 3.1.1

1.  $\mu(x)$  cresce con  $x$ ; in certi casi, inoltre, per  $x$  piccolo  $\mu(x)$  è praticamente nullo (vedi la popolazione umana nei paesi occidentali);
2.  $\mu(x) = \bar{\mu} = \text{cost}$  è indipendente dall'età (popolazioni di pesci adulti e di molti uccelli);
3.  $\mu(x)$  è molto elevato nella popolazione giovane (p.es. in animali con uno stadio larvale seguito da una metamorfosi allo stadio adulto).

OSSERVAZIONE 1 Dovendo risultare  $0 = p(\infty) = e^{-\int_0^\infty \mu(\xi) d\xi}$ , si deve avere

$$\int_0^\infty \mu(\xi) d\xi = \infty, \quad (3.3)$$

ovvero  $\mu(x)$  deve appartenere alla classe delle funzioni a valori non negativi il cui integrale, valutato su  $[0, \infty)$ , diverge. In particolare, nello studio delle popolazioni univoltine, per le quali deve risultare  $p(t) = 0 \forall t \geq T$ ,  $\mu(x)$  deve divergere almeno per qualche  $T' \leq T$ .

La scelta  $\mu(x) = \bar{\mu} = \text{cost.}$ , che dà luogo alla curva di tipo 2 in figura 3.1.2, corrisponde ad avere

$$p(x) = e^{-\bar{\mu}x}.$$

OSSERVAZIONE 2 Da (3.2) si ottiene

$$\ln p(x) = -\int_0^x \mu(\xi) d\xi,$$

Da (3.1) il tasso di mortalità dipende dalla funzione di sopravvivenza secondo la

$$\mu(x) = -\frac{1}{p(x)} \frac{dp}{dx} \quad (3.4)$$

OSSERVAZIONE 3 Se  $n(0)$  è il numero dei nuovi nati di una coorte ed  $n(x)$  il numero di individui della coorte che raggiungono l'età  $x$ , da  $n(x + dx) = n(x) - \mu(x)n(x)dx$  si ricava

$$n(x)/n(0) = e^{-\int_0^x \mu(\xi)d\xi} = p(x).$$

Identificando frequenza e probabilità,  $p(x)$  può essere allora visto come la quota di nuovi nati che raggiunge l'età  $x$ .

b) **Distribuzione di età alla morte**  $\gamma(x)$

Indichiamo con  $\gamma(x)dx$  la probabilità che al momento della nascita un individuo ha di morire nell'intervallo di età  $[x, x + dx]$ . Tale probabilità è il prodotto della probabilità di sopravvivere fino all'età  $x$  e di morire in età compresa in  $[x, x + dx]$ , ovvero  $\gamma(x)dx = p(x)\mu(x)dx$ .

Tenendo conto di (3.4), si ricava

$$\gamma(x) = p(x)\mu(x) = -\frac{dp}{dx} = \frac{d}{dx}(1 - p(x)) \quad (3.5)$$

$\gamma(x)$  è quindi la densità di probabilità<sup>4</sup> corrispondente alla distribuzione cumulativa  $1 - p(x)$  che fornisce la probabilità di morire prima dell'età  $x$ . L'integrale

$$\int_{x_1}^{x_2} \gamma(\xi)d\xi = \int_{x_1}^{x_2} \frac{d}{d\xi}(1 - p(\xi))d\xi = 1 - p(x_2) - (1 - p(x_1)) = p(x_1) - p(x_2)$$

rappresenta la probabilità di morire in età compresa nell'intervallo  $[x_1, x_2]$ .

c) **Vita media (o aspettativa di vita) alla nascita:**  $\tilde{e}(0)$

È la durata media della vita che un individuo può attendersi al momento della nascita, ossia il valor medio della età di morte:

$$\tilde{e}(0) = \int_0^{\infty} x\gamma(x) dx$$

Nell'ipotesi che  $p(x)$  sia un infinitesimo di ordine superiore a  $1/x$  quando  $x \rightarrow \infty$  si ottiene, integrando per parti,

$$\begin{aligned} \tilde{e}(0) &= -\int_0^{\infty} x \frac{dp}{dx} dx = -\int_0^{\infty} \frac{d}{dx}(xp(x)) dx + \int_0^{\infty} p(x) dx \\ &= -xp(x)|_0^{\infty} + \int_0^{\infty} p(x) dx = \int_0^{\infty} p(x) dx \end{aligned} \quad (3.6)$$

OSSERVAZIONE Nel caso particolare in cui  $\mu(x) = \bar{\mu}$  è costante, si ottiene una aspettativa di vita eguale al reciproco del tasso  $\bar{\mu}$ :

$$\tilde{e}(0) = \int_0^{\infty} e^{-\bar{\mu}x} dx = -\frac{1}{\bar{\mu}}e^{-\bar{\mu}x} \Big|_0^{\infty} = \frac{1}{\bar{\mu}}. \quad (3.7)$$

- ESERCIZIO 3.1.1 Si verifichi che, se esiste una costante  $k > 0$  tale che  $\mu(x) \geq k$  per ogni  $x \geq 0$  (o almeno per ogni  $x$  abbastanza grande), allora  $\lim_{x \rightarrow \infty} xp(x) = 0$ .

‡ Suggestivo. Chiaramente  $\lim_{x \rightarrow \infty} e^{-\int_0^x \mu(\xi)d\xi} = 0$ , quindi  $\lim_{x \rightarrow \infty} x/e^{\int_0^x \mu(\xi)d\xi}$  è della forma  $\infty/\infty$ , quindi coincide con

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \frac{1}{e^{\int_0^x \mu(\xi)d\xi} \mu(x)} = \lim_{x \rightarrow \infty} \frac{e^{-\int_0^x \mu(\xi)d\xi}}{\mu(x)} = 0$$

<sup>4</sup>A riprova, ricorrendo a (3.5),

$$\int_0^{\infty} \gamma(x) dx = \int_0^{\infty} \frac{d}{dx}(1 - p(x)) dx = (1 - p(x))|_0^{\infty} = 1 - p(\infty) - 1 + p(0) = 1.$$

Si noti che, invece,  $\mu(x)$  non è una densità di probabilità: basti pensare che  $\mu(x)$  può essere una costante positiva  $\bar{\mu}$  e quindi  $\int_0^{\infty} \bar{\mu} dx = \infty$ .

d) **Vita media (o aspettativa di vita) all'età  $x$ :**  $\tilde{e}(x)$

È il tempo che un individuo di età  $x$  si attende di vivere oltre l'età  $x$ .

Per determinarne il valore, valutiamo preliminarmente la probabilità di morire nell'intervallo di età  $[x + u, x + u + du]$ , condizionata dall'essere vissuti fino all'età  $x$ . Essa vale

$$\frac{p(x+u)\mu(x+u)du}{p(x)} = \frac{\gamma(x+u)}{p(x)} du.$$

L'aspettativa di vita all'età  $x$  è allora esprimibile come

$$\tilde{e}(x) = \int_0^\infty u \frac{\gamma(x+u)}{p(x)} du = \frac{1}{p(x)} \int_0^\infty u \gamma(x+u) du$$

ed essendo  $\gamma(x) = -\frac{dp}{dx}$  si ricava, integrando per parti,

$$\begin{aligned} \tilde{e}(x) &= \frac{1}{p(x)} \int_0^\infty u \left( -\frac{dp(x+u)}{du} \right) du = \frac{1}{p(x)} \left( \int_0^\infty p(x+u) du + up(x+u) \Big|_0^\infty \right) \\ &= \frac{1}{p(x)} \int_x^\infty p(\xi) d\xi \end{aligned} \quad (3.8)$$

OSSERVAZIONE Se in particolare  $\mu(x) = \bar{\mu} = \text{costante}$ , si ha  $p(x) = e^{-\bar{\mu}x}$  e da

$$\tilde{e}(x) = \frac{1}{e^{-\bar{\mu}x}} \int_x^\infty e^{-\bar{\mu}\sigma} d\sigma = \frac{1}{e^{-\bar{\mu}x}} \left( -\frac{1}{\bar{\mu}} e^{-\bar{\mu}\sigma} \right) \Big|_0^\infty = \frac{1}{e^{-\bar{\mu}x}} \frac{1}{\bar{\mu}} e^{-\bar{\mu}x} = \frac{1}{\bar{\mu}}. \quad (3.9)$$

Possiamo concludere che, ad ogni età  $x$ , l'aspettativa di "vita rimanente" vale sempre  $\frac{1}{\bar{\mu}}$ .

**Esempio 3.1.1** Supponiamo che nei primissimi istanti di vita muoia metà della popolazione, mentre successivamente il tasso di mortalità sia espresso dalla funzione "regolare"  $\mu(x)$ . Dunque, quando  $\varepsilon \rightarrow 0^+$  la probabilità di sopravvivenza è

$$p(\varepsilon) = \frac{n(\varepsilon)}{n(0)} = \frac{1}{2} = 1 - p(\varepsilon)$$

La funzione  $1 - p(x)$  ha una discontinuità pari a  $1/2$  in  $x = 0$  e la sua derivata  $\gamma(x) = p(x)\mu(x)$  ha nell'origine un impulso di ampiezza  $1/2$ :

$$\gamma(0) = p(0)\mu(0) = \mu(0) = \frac{1}{2} \delta$$

Per quanto riguarda l'aspettativa di vita all'istante della nascita oppure dopo il brevissimo intervallo  $[0, \varepsilon]$  di mortalità perinatale, troviamo

$$\begin{aligned} \tilde{e}(0) &= \int_0^\infty p(u) du \approx \int_\varepsilon^\infty p(u) du \\ \tilde{e}(\varepsilon) &= \frac{1}{p(\varepsilon)} \int_\varepsilon^\infty p(u) du = 2 \int_\varepsilon^\infty p(u) du \end{aligned}$$

La speranza di vita raddoppia dopo il periodo perinatale.

Consideriamo ora alcune grandezze che dipendono sia dal tasso di natalità  $\nu(x)$  che da quello di mortalità  $\mu(x)$ .

e) **funzione netta di maternità:**  $\phi(x)$

$\nu(x)dx$  denota il numero di figlie che una femmina di età  $x$  genera in  $[x, x+dx]$ . Quindi  $\phi(x)dx = p(x)\nu(x)dx$  è il numero di figlie femmine che una femmina, alla nascita, si attende di generare quando avrà età in  $[x, x+dx]$ .

Il prodotto

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

si chiama "funzione netta di maternità".

OSSERVAZIONE La funzione netta di maternità  $\phi(x)$  non è una densità di probabilità. Perché?

- ESERCIZIO 3.1.2 Se  $\nu(x) = \bar{\nu}$  e  $\mu(x) = \bar{\mu}$  sono costanti, si ha  $\phi(x) = e^{-\bar{\mu}x}\bar{\nu}$ .

f) **Tasso netto di riproduzione:**  $R_0$

È il numero medio di figlie che una femmina genererà nell'arco della sua vita.

Esso è la somma delle "proli elementari femminili" che una femmina genera nei successivi intervalli elementari  $[x, x + dx]$ : in ciascuno essa genera  $p(x)\nu(x)dx = \phi(x)dx$  femmine, quindi

$$R_0 = \int_0^{\infty} \phi(x) dx \quad (3.10)$$

Se  $R_0 > 1$ , ogni femmina della popolazione prima della sua morte viene più che rimpiazzata, perché nell'arco della sua vita lascia un numero complessivo di figlie maggiore di uno.

- ESERCIZIO 3.1.3 Se  $\nu(x) = \bar{\nu}$  e  $\mu(x) = \bar{\mu}$  sono costanti, si verifichi che  $R_0 = \frac{\bar{\nu}}{\bar{\mu}}$

‡ Soluzione  $\int_0^{\infty} \bar{\nu}e^{-\bar{\mu}x} dx = \bar{\nu} \int_0^{\infty} e^{-\bar{\mu}x} dx = \bar{\nu}\bar{e}(0) = \frac{\bar{\nu}}{\bar{\mu}}$

g) **età media della madre alla nascita delle figlie:**  $T_c$

Poiché  $R_0 = \int_0^{\infty} \phi(x) dx$  è il numero totale delle figlie che una madre genererà nell'arco della sua vita, il rapporto

$$\frac{\int_0^{\infty} x\phi(x) dx}{\int_0^{\infty} \phi(x) dx} \quad (3.11)$$

rappresenta la quota di figlie che genererà all'età  $[x, x + dx]$  rispetto al totale delle figlie generate sull'intero arco di vita della madre,

Pertanto (3.11) è la probabilità, valutata al momento della sua nascita, che una madre ha di generare una figlia quando l'età della madre è compresa in  $[x, x + dx]$ , ovvero è la probabilità che, alla nascita di una figlia, la madre abbia età compresa in  $[x, x + dx]$ . Tenendo conto di quest'ultima interpretazione,

$$T_c = \int_0^{\infty} x \frac{\phi(x)}{\int_0^{\infty} \phi(x) dx} dx = \frac{\int_0^{\infty} x\phi(x) dx}{R_0}$$

è il valor medio dell'età alla quale vengono generate le figlie,

$T_c$  si assume spesso come la quantità che definisce la **durata di una generazione**. Una diversa definizione per la durata di una generazione sarà considerata alla fine del capitolo.

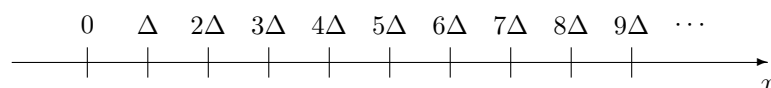
- ESERCIZIO 3.1.4 Se  $\nu(x) = \bar{\nu}$  e  $\mu(x) = \bar{\mu}$  sono costanti, si verifichi che  $T_c = \frac{1}{\bar{\mu}}$

‡ Soluzione Essendo  $\phi(x) = \bar{\nu}e^{-\bar{\mu}x}$  e  $R_0 = \frac{\bar{\nu}}{\bar{\mu}}$ , si ottiene

$$T_c = \frac{\int_0^{\infty} \phi(x)x dx}{R_0} = \frac{\bar{\mu}}{\bar{\nu}} \int_0^{\infty} \bar{\nu}e^{-\bar{\mu}x} x dx = \bar{\mu} \int_0^{\infty} xe^{-\bar{\mu}x} dx = \frac{1}{\bar{\mu}}$$

## 3.2 La funzione densità (per età) $n(t, x)$

Consideriamo una popolazione suddivisa, all'istante  $t$ , in classi di età di ampiezza  $\Delta$ .



La possibilità di definire il concetto di *densità di popolazione (per classi di età)* dipende dall'aver scelto  $\Delta$  in modo tale che le classi di età siano

- abbastanza ampie da contenere ciascuna un numero di individui rispetto al quale sono trascurabili le fluttuazioni dovute alla stocasticità demografica,

- sufficientemente ristrette da poter considerare grandezze continue le variazioni di popolazione fra classi adiacenti.

Implicita nelle considerazioni precedenti è quindi l'ipotesi che la popolazione complessiva abbia una numerosità  $N(t)$  molto grande.

Possiamo allora definire la densità  $n(t, x)$  della popolazione di età  $x$  e al tempo  $t$  come

$$n(t, x) = \frac{1}{\Delta} \times \{\text{la popolazione contenuta al tempo } t \text{ nella classe di età } [x, x + \Delta)\} \quad (3.12)$$

Assimilandola ad una funzione continua di  $x$ , da  $n(t, x)$  si recupera la popolazione totale al tempo  $t$  come

$$N(t) = \int_0^{\infty} n(t, x) dx \quad (3.13)$$

Se esiste (come accade di norma) un'età massima  $\omega$  che non può essere superata dagli individui della popolazione, (3.13) diventa

$$N(t) = \int_0^{\omega} n(t, x) dx.$$

### 3.3 Le equazioni del modello

Cerchiamo di costruire un modello matematico che ci permetta di valutare la densità  $n(t, x)$  per ogni valore di  $t \geq 0$  e di  $x \geq 0$  quando ne siano noti i valori all'istante  $t = 0$ .

Il modello, come vedremo, consta di due equazioni "accoppiate":

- un'equazione alle derivate parziali, basata sul processo di morte,
- un'equazione integrale, detta equazione di rinnovamento, che rende conto di come il processo di nascita fornisca i "livelli di partenza" delle nuove classi di età e quindi i valori di  $n(t, 0)$ .

Si suppongono assegnati per ogni valore di  $x$

- $\mu(x)dx$ : la probabilità che un individuo di età  $x$  muoia in età compresa in  $[x, x + dx]$  (tasso di mortalità all'età  $x$ );
- $\nu(x)dx$ : il numero di figlie che una femmina di età  $x$  genera in  $[x, x + dx]$

L'equazione alle derivate parziali descrive come evolve la densità della popolazione  $n(t, x)$  quando  $x$  è maggiore di zero.

Consideriamo infatti all'istante  $t$  una *coorte elementare*  $n(t, x) dx$ , ovvero l'insieme di individui della popolazione che al tempo  $t$  condividono l'intervallo infinitesimo di età<sup>5</sup>  $[x, x + dx]$ .

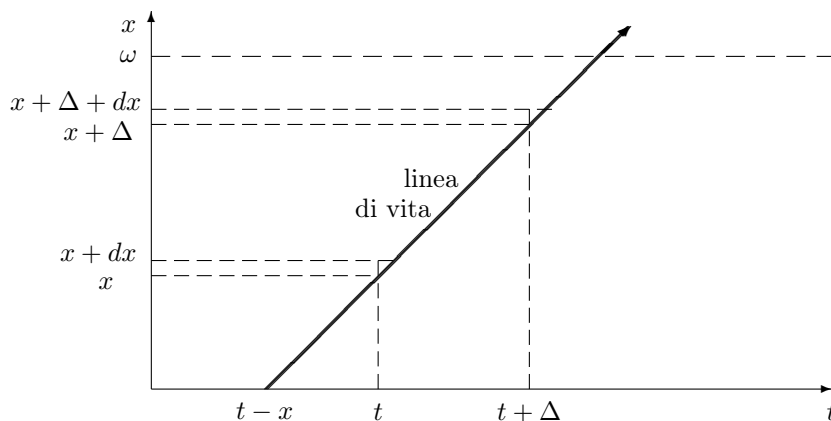


Figura 3.2.1

<sup>5</sup>e quindi la data di nascita in  $[t - x, t - x + dx]$

Al tempo  $t + \Delta$ , la coorte consta di  $n(t + \Delta, x + \Delta) dx$  individui, che hanno età in  $[x + \Delta, x + \Delta + dx]$  e il suo numero coincide con il valore precedente  $n(t, x) dx$  diminuito del numero dei morti della coorte durante l'intervallo di tempo di ampiezza  $\Delta$ . Il numero dei morti, se  $dx$  e  $\Delta$  sono piccoli, è  $\Delta\mu(x)n(t, x) dx$ , da cui segue

$$\begin{aligned} n(t + \Delta, x + \Delta) dx &\sim n(t, x) dx - \Delta\mu(x)n(t, x) dx \\ n(t + \Delta, x + \Delta) &\sim n(t, x) - \Delta\mu(x)n(t, x) \\ \frac{n(t + \Delta, x + \Delta) - n(t, x)}{\Delta} &\sim -\mu(x)n(t, x) \\ \frac{n(t + \Delta, x + \Delta) - n(t + \Delta, x)}{\Delta} + \frac{n(t + \Delta, x) - n(t, x)}{\Delta} &\sim -\mu(x)n(t, x) \end{aligned}$$

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

$$\frac{\partial n}{\partial x} + \frac{\partial n}{\partial t} = -\mu(x)n(x, t) \quad (3.14)$$

La (3.14) va sotto il nome di **equazione di Lotka - Von Foerster**<sup>6</sup>.

Essa non descrive compiutamente la dinamica della popolazione (come si può intuire dal fatto che in essa non gioca alcun ruolo il tasso di natalità  $\nu(x)$ ).

Questo entra in gioco quando si considera, al variare di  $t$ , la numerosità iniziale della varie coorti, ossia qual è il numero di nuovi nati in un intervallo infinitesimo  $[t, t + \Delta]$ .

In una popolazione chiusa (cioè priva di immigrazione) le numerosità iniziali non possono essere assegnate arbitrariamente. Infatti, fissato l'intervallo di tempo  $[t, t + \Delta]$ , la coorte infinitesima  $n(t, x)$  costituita dagli individui in età  $[x, x + dx]$  nell'intervallo  $[t, t + \Delta]$  genera  $\nu(x)n(t, x) dx\Delta$  nuovi individui.

Al variare dell'età  $x$  in  $(0, \infty)$ <sup>7</sup>, si ottiene il numero complessivo  $n(t, 0)\Delta$  dei nuovi nati in  $[t, t + \Delta]$  come funzione dalla numerosità di tutte le coorti presenti al tempo  $t$

$$n(t, 0)\Delta := b(t)\Delta = \int_0^\infty \nu(x)n(t, x) dx \Delta \quad (3.15)$$

Eliminato il fattore comune  $\Delta$ , l'equazione risultante da (3.15) è detta **equazione di rinnovamento**.

### 3.4 Soluzione lungo le linee di vita

Vogliamo ottenere la soluzione dell'equazione (3.14) quando si suppongano noti i valori di  $n(t, x)$  sulla frontiera del quadrante positivo del piano  $t, x$ , ossia quando si conoscano  $n(0, x)$  e  $n(t, 0)$ .

Consideriamo dapprima la coorte elementare di individui che all'istante 0 hanno età in  $[0, dx]$  e indichiamone con  $\tilde{n}(x) = \tilde{n}(t) dx$  la numerosità al generico tempo  $t \geq 0$ ,

Tale insieme di individui dà luogo, al netto delle morti intervenute in  $[0, t]$ , all'insieme di  $\tilde{n}(t)dx$  individui che al tempo  $t$  hanno età nell'intervallo  $[t, t + dx]$ .

Nel piano  $t, x$  la dinamica della coorte si svolge quindi lungo una *una linea di vita*, ossia lungo una semiretta inclinata di 45 gradi, con origine nel punto  $(0, 0)$ .

Ci attendiamo che le coppie tempo/età rappresentate dai punti della semiretta siano il dominio al quale restringere lo studio della funzione densità  $n(t, x)$  quando si analizza l'evoluzione della coorte, perché, grazie all'ipotesi di malthusianità, nessun valore di  $n(t, x)$  relativo a punti  $(t, x)$  fuori dalla semiretta influenza la dinamica della coorte.

<sup>6</sup>che indicheremo con l'acronimo LVF

<sup>7</sup> l'estremo superiore  $\infty$  può essere sostituito dal confine superiore  $\omega$  all'età raggiungibile

Identificando il tempo  $t$  con l'età  $x$  dei componenti della coorte, si ottiene

$$\begin{aligned} \tilde{n}(t + \Delta t)dx &= n(t)dx - \mu(t)\tilde{n}(t) dx\Delta t \\ \frac{\tilde{n}(t + \Delta t) - \tilde{n}(t)}{\Delta t}dx &= -\mu(t)\tilde{n}(t)dx \\ \frac{d\tilde{n}(t)}{dt} &= -\mu(t)\tilde{n}(t) \\ \tilde{n}(x) = \tilde{n}(t) &= \tilde{n}(0)e^{-\int_0^t \mu(\xi) d\xi} = \tilde{n}(0)p(x) \end{aligned} \quad (3.16)$$

Si conclude che nella coorte che inizia con  $\tilde{n}(0) dx$  nuovi nati, l'età  $x$  è raggiunta da  $\tilde{n}(0)p(x) dx$  individui. Se inoltre  $0 < \bar{x} < x$ , da (3.16) e da  $\tilde{n}(x) = \tilde{n}(0)p(\bar{x})$  segue

$$\tilde{n}(x) = \tilde{n}(\bar{x}) \frac{p(x)}{p(\bar{x})} \quad (3.17)$$

che individua la numerosità della coorte al raggiungimento dell'età  $x$  in funzione della numerosità della stessa coorte quando i suoi componenti avevano età  $\bar{x}$ .

Il ragionamento che abbiamo applicato alla coorte con origine della linea di vita coincidente con l'origine del piano  $t, x$  si applica ad ogni altra coorte la cui linea di vita passi per un generico punto  $(t, x)$  con  $t > 0$  e  $x > 0$ .

**a)** Se è  $t > x$ , la coorte di  $n(t, x)dx$  individui con età  $[x, x + dx]$  al tempo  $t$  provengono dalla coorte di nuovi nati al tempo  $t - x$ , che al momento della nascita aveva numerosità  $n(t - x, 0)dx$ . Se sono noti i valori di  $n(\cdot, 0)$  (condizioni "al contorno"), allora  $n(t - x, 0)$  è noto e si ha

$$n(t, x) = n(t - x, 0)p(x) = n(t - x, 0)e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} \quad (3.18)$$

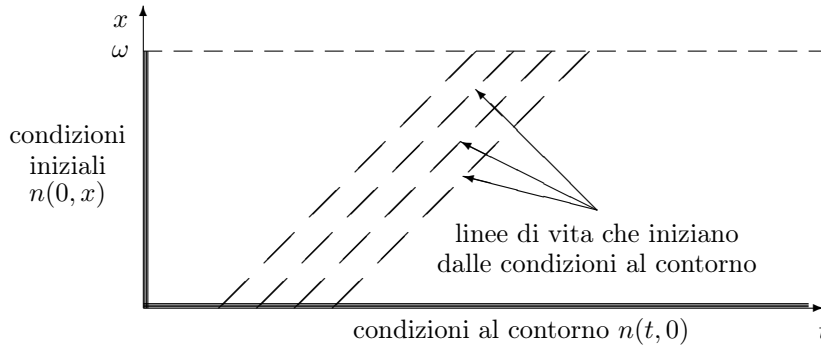


Figura 3.4.1

**b)** Se è  $x > t$ , la coorte elementare che al tempo  $t$  ha numerosità  $n(t, x) dx$  proviene dalla coorte costituita da  $n(0, x - t) dx$  individui che al tempo 0 avevano età  $[x - t, x - t + dx]$ . Se sono noti i valori di  $n(0, \cdot)$  (condizioni "iniziali"), allora è noto  $n(0, x - t)$  e basta applicare (3.17) per ottenere

$$n(t, x) = n(0, x - t) \frac{p(x)}{p(x - t)} = n(0, x - t)e^{-\int_{x-t}^x \mu(\xi) d\xi} \quad (3.19)$$

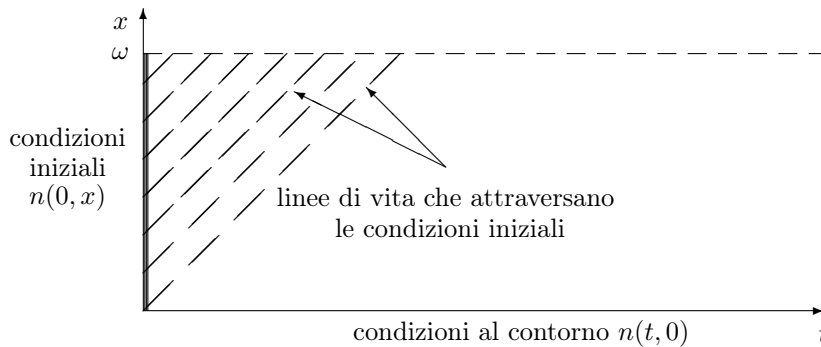


Figura 3.4.2

- ESERCIZIO 3.4.1 Si verifichi che le funzioni (3.18) e (3.19) soddisfano l'equazione (3.14)



### 3.5 Soluzione con distribuzione di età tempo-invariante

Mentre le condizioni iniziali, che consentono di ottenere la soluzione dell'equazione LVF nelle posizioni  $x \geq t$  del quadrante positivo<sup>8</sup> si possono assegnare liberamente, perché i loro valori non sono a loro volta funzione dei valori di  $n(t, x)$  in punti interni al primo quadrante, le condizioni al contorno non possono essere assegnate liberamente. Infatti, per ogni fissato valore  $t = \bar{t} > 0$ , la densità al contorno  $n(\bar{t}, 0)$  è funzione, tramite l'equazione di rinnovamento

$$n(\bar{t}, 0) = \int_0^\infty \nu(x)n(\bar{t}, x) dx,$$

dei valori  $n(\bar{t}, x)$ ,  $x > 0$ . Ma l'integrazione richiede di conoscere tutti i valori di  $n(\bar{t}, x)$ , mentre dalle condizioni iniziali sono direttamente calcolabili con LVF soltanto quelli relativi alle età  $x > \bar{t}$ .

In conclusione (3.15) e (3.14) per  $t > x$  non possono essere risolte separatamente, e la procedura da seguire per ottenere la soluzione simultanea delle due equazioni è piuttosto ostica.

In questo paragrafo cercheremo di determinare una soluzione dell'equazione di LVF particolare, ma, come vedremo, di grande interesse. Essa non si ottiene imponendo specifiche condizioni iniziali, ma richiedendo che, per ogni fissata coppia di istanti  $t_1$  e  $t_2$ , le funzioni dell'età  $n(t_1, x)$  e  $n(t_2, x)$  differiscano fra loro per una costante moltiplicativa.

Una soluzione siffatta ha il pregio di rappresentare il comportamento per  $t \rightarrow \infty$  di ogni altra soluzione di LVF, e quindi la dinamica asintotica della popolazione allo studio, qualunque ne siano le condizioni iniziali.

#### 3.5.1 Distribuzione di età

Se indichiamo con  $n(t, x) dx$  il numero di individui che al tempo  $t$  hanno età in  $[x, x + dx]$  e con  $N(t) = \int_0^\infty n(t, x) dx$  la popolazione totale al tempo  $t$ , per ogni fissato valore di  $t$  la funzione di  $x$

$$\pi(t, x) = \frac{n(t, x)}{N(t)} = \frac{n(t, x)}{\int_0^\infty n(t, x) dx} \quad (3.20)$$

è detta la *distribuzione per età (o di età) al tempo  $t$* . Si noti che, risultando

$$\int_0^\infty \pi(t, x) dx = \frac{\int_0^\infty n(t, x) dx}{\int_0^\infty n(t, x) dx} = 1,$$

$\pi(t, x) dx$  è rappresentata la frequenza relativa (ovvero la probabilità) secondo la quale al tempo  $t$  un individuo estratto dalla popolazione ha età compresa in  $[x, x + dx]$ .

Ovviamente, la densità di popolazione  $n(t, x)$  si recupera dalla distribuzione per età moltiplicandola per la popolazione totale:

$$n(t, x) = N(t)\pi(t, x). \quad (3.21)$$

Una distribuzione per età  $\pi(t, x)$  è *invariante (nel tempo)* se i suoi valori non dipendono da  $t$ , ovvero se soddisfa

$$\pi(t, x) = \pi(x), \quad \forall t.$$

In corrispondenza a una distribuzione invariante di età  $\pi(x)$ , la densità di popolazione

$$n(t, x) = N(t)\pi(t, x) = N(t)\pi(x) \quad (3.22)$$

è una funzione "separabile" delle variabili  $x$  e  $t$ . Per trovare una distribuzione invariante dovremo quindi cercare una soluzione separabile dell'equazione di LVF, ovvero una soluzione

<sup>8</sup> In realtà basta riferirsi al triangolo  $\{(t, x) : \omega \geq x \geq t, t \geq 0\}$ , dal momento che, per  $x > \omega$ , è certamente  $p(x) = 0 = n(t, x)$

in cui i rapporti <sup>9</sup> di numerosità fra le varie classi di età rimangono i medesimi ad ogni istante di tempo  $t$ .

### 3.5.2 Soluzioni con distribuzione invariante

Se la densità  $n(t, x)$  fattorizza nella forma (3.22), imponendo che essa risolva l'equazione di LVF si ricava<sup>10</sup>

$$N(t)\pi'(x) + \pi(x)\dot{N}(t) = -\mu(x)\pi(x)N(t)$$

ovvero, dividendo per  $\pi(x)N(t)$ ,

$$\frac{\pi'(x)}{\pi(x)} + \frac{\dot{N}(t)}{N(t)} = -\mu(x). \quad (3.23)$$

Il secondo membro dipende solo da  $x$ , quindi lo stesso vale per il primo membro e ciò implica che sia costante rispetto a  $t$  il termine  $\dot{N}(t)/N(t)$ , ovvero che si abbia

$$\dot{N}(t) = kN(t) \quad (3.24)$$

per qualche  $k \in \mathbb{R}$ . La popolazione totale evolve quindi nel tempo con legge esponenziale, conformemente a un modello malthusiano con tasso istantaneo di accrescimento pari a  $k$

$$N(t) = N(0)e^{kt}$$

Riservandoci di ricorrere in un secondo momento all'equazione di rinnovamento per precisare il valore della costante  $k$ , in (3.23) sostituiamo  $k$  al rapporto  $\dot{N}(t)/N(t)$  e risolviamo l'equazione alle derivate ordinarie

$$\frac{d\pi}{dx} = -[k + \mu(x)]\pi(x). \quad (3.25)$$

La sua soluzione generale è

$$\pi(x) = \pi(0)e^{-\int_0^x (k + \mu(\xi)) d\xi} = \pi(0)e^{-kx} e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} = \pi(0)e^{-kx} p(x).$$

in cui il valore di  $\pi(0)$  si ricava imponendo la condizione  $\int_0^\infty \pi(x) dx = 1$ :

$$1 = \int_0^\infty \pi(x) dx = \pi(0) \int_0^\infty p(x)e^{-kx} dx \quad \Rightarrow \quad \pi(0) = \frac{1}{\int_0^\infty p(x)e^{-kx} dx} \quad (3.26)$$

Quindi la distribuzione stazionaria per età dipende dal valore (da determinare) di  $k$  e dalla funzione di sopravvivenza  $p(x)$  secondo la formula

$$\pi(x) = \frac{p(x)e^{-kx}}{\int_0^\infty p(x)e^{-kx} dx} \quad (3.27)$$

### 3.5.3 Equazione di Lotka e determinazione del tasso intrinseco

Per conoscere completamente  $\pi(x)$  rimane da determinare la costante  $k$  e ciò si fa introducendo nella equazione di rinnovamento

$$n(t, 0) = \int_0^\infty \nu(x)n(t, x) dx$$

<sup>9</sup>Si noti bene: non si chiede che le numerosità siano costanti nel tempo, ma che siano costanti nel tempo i rapporti fra le numerosità delle classi di età

<sup>10</sup>con l'apice denotiamo la derivata rispetto a  $x$ , con il punto la derivata rispetto al tempo

la condizione  $n(t, x) = N(t)\pi(x)$ . Da

$$N(t)\pi(0) = \int_0^\infty \nu(x)N(t)\pi(x) dx = \int_0^\infty \nu(x)N(t)\pi(0)e^{-kx}p(x) dx$$

cancellando nel primo e nell'ultimo membro il fattore  $N(t)\pi(0)$  e tenuto conto che  $\nu(x)p(x)$  coincide con la funzione netta di maternità  $\phi(x)$ , si ottiene l'equazione di Lotka

$$1 = \int_0^\infty \phi(x)e^{-kx} dx \quad (3.28)$$

nell'incognita  $k \in \mathbb{R}$ . Per risolverla, introduciamo la funzione:

$$\psi : \mathbb{R} \longrightarrow \mathbb{R}_+ : k \longmapsto \int_0^\infty \phi(x)e^{-kx} dx$$

Dalla definizione del tasso netto di riproduzione  $R_0$ , si ha  $\psi(0) = R_0$ . Inoltre  $\psi$  è una funzione continua di  $k$ , strettamente decrescente e soddisfacente le condizioni  $\psi(-\infty) = +\infty$  e  $\psi(+\infty) = 0$ . Tali proprietà discendono dal fatto che la funzione netta di maternità  $\phi(\cdot)$  è non negativa, assume valori positivi su un insieme di misura positiva ed è definita tramite un integrale.

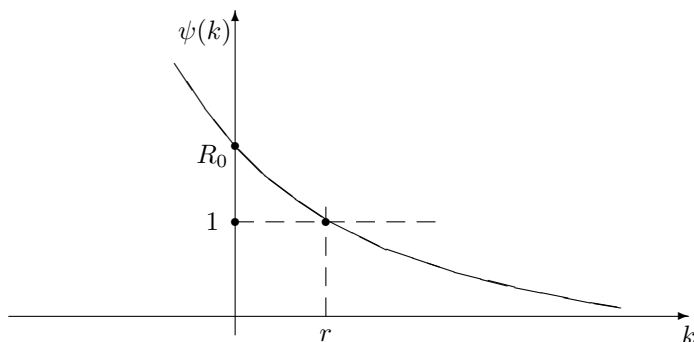


Figura 3.5.1

Esiste allora un unico valore  $k = r$ , detto *tasso intrinseco di crescita*, in corrispondenza al quale l'equazione di Lotka è soddisfatta, e quindi un'unica distribuzione di età invariante

$$\pi(x) = \frac{e^{-rx}p(x)}{\int_0^\infty e^{-rx}p(x) dx} \quad (3.29)$$

La popolazione totale  $N(t)$  evolve secondo l'equazione (3.24), nella quale il parametro incognito  $k$  è sostituito ora dal tasso intrinseco  $r$ ,

$$\dot{N}(t) = rN(t) \Rightarrow N(t) = N(0)e^{rt}$$

e la soluzione dell'equazione di LVF corrispondente alla distribuzione invariante è

$$n(t, x) = N(t)\pi(x) = N(0)e^{rt} \frac{e^{-rx}p(x)}{\int_0^\infty e^{-rx}p(x) dx} = N(0)e^{r(t-x)} \frac{p(x)}{\int_0^\infty e^{-rx}p(x) dx} \quad (3.30)$$

È chiaro che la popolazione totale cresce se  $r > 0$ . Ciò richiede che sia positivo il valore di  $k$  in corrispondenza al quale si ha  $\psi(k) = 1$ , ovvero, essendo  $\psi(\cdot)$  strettamente decrescente, che si abbia la situazione rappresentata in figura 3.5.1

$$1 < \psi(0) = \int_0^\infty \phi(x)e^{-kx} dx \Big|_{k=0} = \int_0^\infty \phi(x) dx = R_0$$

Ritroviamo così la condizione sul tasso netto di riproduzione  $R_0 = \int_0^\infty \phi(x) dx$  che, su base intuitiva, avevamo affermato dovesse essere maggiore di 1 per garantire un accrescimento della popolazione globale.

### 3.5.4 Stabilità asintotica della distribuzione invariante

Si può dimostrare che la distribuzione invariante (3.29) è stabile asintoticamente. Più precisamente, data un'arbitraria distribuzione iniziale  $\pi(0, x)$  della popolazione<sup>11</sup>, si verifica che

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \pi(t, x) = \pi(x) = \frac{e^{-rx} p(x)}{\int_0^{\infty} e^{-rx} p(x) dx}$$

nel senso che

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left\{ \sup_x |\pi(t, x) - \pi(x)| \right\} = 0. \quad (3.31)$$

In altri termini, qualunque sia la distribuzione per età della popolazione al tempo  $t = 0$ , al divergere di  $t$  la distribuzione tende a  $\pi(x)$ : ciò giustifica l'appellativo di “*distribuzione stabile*” per età che viene attribuito a  $\pi(x)$ .

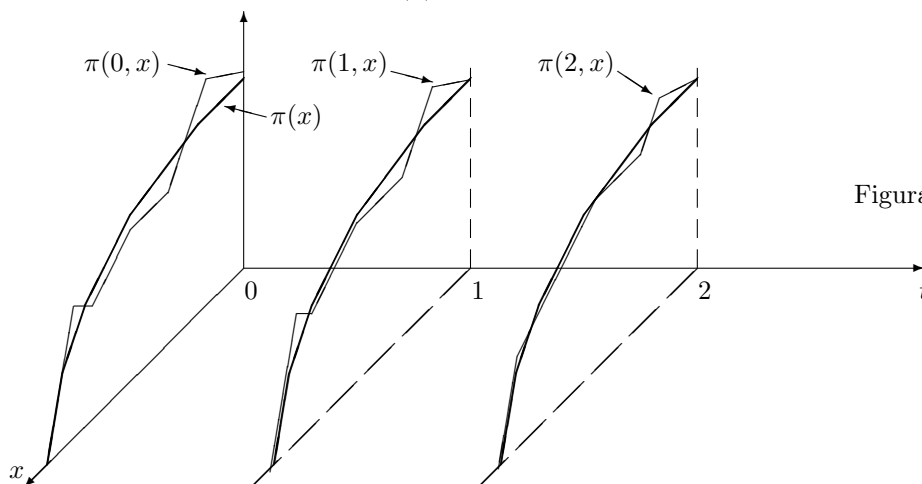


Figura 3.5.3

OSSERVAZIONE (3.31) equivale alla condizione

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left\{ \sup_x \left| \frac{n(t, x) - \pi(x)N(t)}{N(t)} \right| \right\} \rightarrow 0$$

che **non** implica (perché?) che al divergere di  $t$  si abbia anche

$$\sup_x |n(t, x) - \pi(x)N(t)| \rightarrow 0$$

## 3.6 Considerazioni conclusive

### 3.6.1 Sul tasso intrinseco di crescita $r$

IN QUALI CONDIZIONI POSSIAMO UTILIZZARLO

Come si è visto, il tasso intrinseco di crescita è la soluzione (che di solito si ottiene per via numerica) dell'equazione di Lotka nell'incognita  $k$

$$1 = \int_0^{\infty} \phi(x) e^{-kx} dx.$$

L'attendibilità, e la conseguente utilizzabilità, del tasso  $r$  così ottenuto sono subordinate alla permanenza delle condizioni “ambientali” che determinano la crescita della popolazione (stesso cibo, stessa temperatura, stessa umidità, stessa illuminazione, ...), in modo da poter ritenere indipendenti dal tempo  $p(x)$ ,  $\nu(x)$  e

<sup>11</sup>non si considerano le situazioni in cui, avendo  $\phi(x)$  e  $n(0, x)$  carattere impulsivo, risulti applicabile la modellistica di Leslie del capitolo successivo

quindi  $\phi(x)$ . Se Itali condizioni possono variare, importante la determinazione sperimentale di  $r$  in corrispondenza a diversi valori dei parametri che influenzano  $p(x)$  e  $\nu(x)$ .

I valori di  $r$  ottenuti dalle tabelle di vita (e quindi dai valori di  $p(x)$  e  $\nu(x)$ ) basate su dati di laboratorio possono non essere del tutto attendibili, non essendo riproducibili in laboratorio le interazioni di tipo biologico (ad esempio quelle con i nemici naturali della popolazione). I dati tuttavia forniscono interessanti indicazioni di tipo qualitativo circa la direzione di cambiamento di  $r$  quando vengano variati singoli fattori ambientali abiotici (p.es., la temperatura, l'illuminazione, il tipo di dieta, etc.)

Anche per popolazioni non malthusiane, in qualche caso è possibile utilizzare il tasso  $r$  ottenuto risolvendo l'equazione di Lotka. Ciò si verifica se esiste un periodo durante il quale i tassi  $\mu$  e  $\nu$  dipendono soltanto dall'età. Se esso è sufficientemente lungo, la popolazione raggiunge la configurazione stabile

$$\pi(x) = \frac{p(x)e^{-rx}}{\int_0^\infty p(x)e^{-rx} dx},$$

cui corrisponde un accrescimento della popolazione globale dato da

$$N(t) = N(0)e^{rt}. \quad (3.32)$$

Si noti che, se la popolazione si accresce secondo una relazione del tipo  $N(t) = N(0)e^{rt}$  con  $r > 0$  come conseguenza di una distribuzione stabile  $\pi(x)$ , quest'ultima deve essere una funzione decrescente di  $x$ . Se ciò non succede, come nella seconda "piramide di età" di figura 3.6.1, si deve concludere che la popolazione non ha raggiunto una distribuzione stabile (ad esempio perché il periodo "malthusiano" non è abbastanza lungo) e il parametro  $r$  di (3.32) non può essere considerato il naturale tasso intrinseco di accrescimento della popolazione.

figura 3.6.1

Un esempio tipico è quello rappresentato da un ambiente normalmente costante e "benigno", punteggiato da eventi catastrofici che riducono grandemente le dimensioni della popolazione (un fiume spazzato dalle piene, un'alternanza estate/inverno con ambiente molto critico in una soltanto delle due stagioni, etc). In queste situazioni, le popolazioni non raggiungono mai una condizione di scarsità delle risorse pro capite (e quindi una situazione non malthusiana), perchè prima che ciò avvenga interviene una catastrofe, mentre fra una catastrofe e la successiva l'ambiente è propizio per una crescita malthusiana.

In particolare, se le catastrofi sono sincronizzate con le generazioni e distruggono gli adulti lasciando sopravvivere una quota di nuovi nati in stato di quiescenza, la situazione è descritta adeguatamente dal modello delle popolazioni univoltine visto nel capitolo precedente.

#### COME VARIA $r$ CON I PARAMETRI?

- Poiché  $r$  non dipende separatamente da  $p(x) = e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi}$  e da  $\nu(x)$ , ma dipende dal loro prodotto  $\phi(x)$ , tutto ciò che avviene nelle età pre e post riproduttiva (in cui è  $\phi(x) = 0$ ) non ha rilevanza su  $r$ .
- Qualitativamente, la "forma" di  $\phi(x)$  è quasi sempre approssimabile con quella di una *distribuzione gamma*<sup>12</sup>, riportata in figura 3.6.2. Di maggior interesse è valutare quanto il tasso intrinseco  $r$  dipenda da alcuni parametri riassuntivi del carattere di  $\phi(x)$ , e precisamente da

- $R_0 = \int_0^\infty \phi(x) dx$ , il tasso netto di riproduzione;
- $x_0$ , l'età di prima riproduzione;
- $T_c$ , l'età media delle madri alla nascita delle figlie.

L'effetto più forte è la dipendenza da  $x_0$ , che prevale sulla dipendenza da  $R_0$ , come si è verificato con la sperimentazione su popolazioni di insetti (e come pare verificarsi anche con la popolazione umana).

### 3.6.2 Sulla distribuzione stabile di età $\pi(x)$

La distribuzione stabile di età

$$\pi(x) = \frac{p(x)e^{-rx}}{\int_0^\infty p(x)e^{-rx} dx}$$

è proporzionale alla funzione di sopravvivenza "pesata" per il fattore correttivo  $e^{-rx}$ . Esaminiamo alcune conseguenze:

<sup>12</sup> la distribuzione gamma è  $f(x) = \frac{1}{\theta^k \Gamma(k)} x^{k-1} e^{-\frac{x}{\theta}}$ , dove  $\Gamma(z)$  è la funzione gamma di Eulero, definita da  $\Gamma(z) = \int_0^\infty t^{z-1} e^{-t} dt$

## ANALISI SINCRONICA VS. ANALISI DIACRONICA

Se il tasso intrinseco di crescita  $r$  è positivo,  $e^{-rx}$  è minore di 1 ed è tanto più piccolo quanto più è elevata l'età  $x$ . Quindi, una popolazione che ha raggiunto la distribuzione stabile, il censimento per età effettuato ad un determinato istante (analisi "sincronica" della popolazione) fornisce una percentuale più alta di giovani di quella che si ottiene basandosi sulla tabella di vita di una coorte allo scorrere del tempo (analisi "diacronica").

- **Esempio 3.6.1** Si consideri una popolazione con  $\mu(x)$  costante e pari a  $\ln 2$ . Nell'unità di tempo (un anno) una coorte di età  $x$  e numerosità  $n$  transita nell'età  $x + 1$  e la sua numerosità si riduce a  $ne^{-\ln 2} = n/2$ . Quindi un censimento effettuato in anni successivi rileva che gli individui dimezzano passando da una classe alla successiva.

D'altra parte, una volta raggiunta la distribuzione stabile con tasso intrinseco  $r > 0$ , ogni anno la popolazione risulta moltiplicata per  $\alpha := e^r > 1$  e in particolare risulta moltiplicata per  $\alpha$  rispetto all'anno precedente la popolazione dei nuovi nati. La situazione è schematizzata nella tabella seguente

$\frac{\text{età}}{\text{anno}}$	[0, 1]	[1, 2]	[2, 3]	[3, 4]	[4, 5]
0	32				
1	$\alpha 32$	16			
2	$\alpha^2 32$	$\alpha 16$	8		
3	$\alpha^3 32$	$\alpha^2 16$	$\alpha 8$	4	
4	$\alpha^4 32$	$\alpha^3 16$	$\alpha^2 8$	$\alpha 4$	2

Un censimento effettuato in un particolare anno rileverà un rapporto fra classi di età successive ( $\rightarrow$ ) pari a  $2\alpha$  e quindi una prevalenza delle classi più giovani più marcata di quella rilevata seguendo nel corso degli anni (...) una singola coorte.

## DISTRIBUZIONE INVARIANTE E TASSO DI NATALITÀ

Mentre la funzione di sopravvivenza  $p(x) = e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi}$  dipende solo dal tasso di mortalità  $\mu(x)$ , la distribuzione invariante  $\pi(x)$  dipende anche, attraverso il fattore correttivo  $e^{-rx}$ , dal tasso intrinseco di crescita  $r$  e quindi dalla natalità. Se consideriamo due popolazioni con uguali curve di sopravvivenza ma con tassi di fertilità diversi, quella con tasso di natalità  $\nu(x)$  più alto ha le classi giovani percentualmente più "affollate": il tasso intrinseco  $r$  risulta più elevato, quindi  $e^{-rx}$  decresce più rapidamente, quindi la curva  $p(x)e^{-rx}$  decresce più rapidamente.

## DETERMINAZIONE DI $p(x)$ DALLA $\pi(x)$

Supponiamo che la popolazione abbia raggiunto la distribuzione invariante  $\pi(x)$ .

- Se il tasso intrinseco di crescita  $r$  è nullo, si ha

$$\pi(x) = \frac{p(x)e^{-rx}}{\int_0^\infty p(\xi)e^{-r\xi} d\xi} = \frac{p(x)}{\tilde{e}(0)}$$

e la funzione di sopravvivenza della coorte è proporzionale alla distribuzione stazionaria.

- Se  $r \neq 0$  e non si dispone della *tabella di vita di una coorte* dalla quale ricavare  $p(x)$ , si può

- costruire una *tabella di vita statica* censendo le classi di età ad un certo istante, e ottenerne  $\pi(x)$ .
- stimare  $r$  dall'andamento nel tempo della popolazione totale, che soddisfa  $N(t) = N(0)e^{rt}$ , comparando  $N(0), N(\tau), N(2\tau), \dots$

Dalla relazione di proporzionalità  $\pi(x) \sim p(x)e^{-rx}$  si ottiene

$$p(x) \sim e^{rx}\pi(x)$$

che si normalizza per avere  $p(0) = 1$ .

## ETÀ MEDIA DELLE MADRI ALLA NASCITA DELLE FIGLIE

Si è visto nel paragrafo 3.1 che l'età media delle madri alla nascita delle figlie

$$\frac{\int_0^{\infty} x\phi(x) dx}{\int_0^{\infty} \phi(x) dx} = T_c$$

viene interpretata come "lunghezza di una generazione".

In connessione con la distribuzione stabile  $\pi(x)$ , si può assumere come definizione di lunghezza di una generazione il parametro  $T_0$  ottenuto considerando l'età media delle madri di una coorte di nuovi nati.

Se all'istante di nascita di una coorte la distribuzione di età è quella stabile,

- $\pi(x)dx$  è la probabilità che una femmina della coorte di nuovi nati abbia età  $[x, x + dx)$ .
- $\pi(x)\nu(x) dx$  è proporzionale alla probabilità che una femmina della coorte di nuovi nati abbia la madre in età  $[x, x + dx)$
- tale probabilità vale

$$\frac{\pi(x)\nu(x) dx}{\int_0^{\infty} \nu(x)\pi(x)dx} = \frac{\pi(0)e^{-rx}p(x)\nu(x) dx}{\int_0^{\infty} \pi(0)e^{-rx}p(x)\nu(x)dx} = \frac{e^{-rx}\phi(x) dx}{\int_0^{\infty} e^{-rx}\phi(x)dx} = e^{-rx}\phi(x) dx$$

dal momento che  $r$  è il tasso intrinseco che risolve l'equazione di Lotka.

Poiché  $\phi(x)e^{-rx} dx$  è la probabilità che una nuova nata abbia la madre di età compresa in  $[x, x + dx)$  l'età delle madri, mediata rispetto a tale densità di probabilità,

$$\int_0^{\infty} x\phi(x)e^{-rx} dx := T_0$$

è interpretata anch'essa come età media delle madri alla nascita delle figlie.

In generale i parametri  $T_0$  e  $T_c$  non coincidono, come ci si può aspettare osservando che sono diverse le densità di probabilità rispetto alle quali si calcola il valore medio:

$$T_0 = \int_0^{\infty} x[\phi(x)e^{-rx}] dx \neq \int_0^{\infty} x \frac{\phi(x)}{\int_0^{\infty} \phi(x)dx} dx = T_c.$$

In proposito, si noti che

$\phi(x)e^{-rx} dx = \pi(x)\nu(x) dx$  è il numero di figlie generate da una madre che nella distribuzione stabile ha età in  $[x, x + dx)$ , una proprietà che dipende dalla strutturazione per classi di età dell'intera popolazione, mentre

$\frac{\phi(x) dx}{\int_0^{\infty} \phi(\sigma) d\sigma}$  è la probabilità che una madre abbia età  $x$  alla nascita delle figlie, una proprietà intrinseca della "fisiologia" della madre.