



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea in Fisica

Tesi di Laurea

Il Voter Model Cooperativo

Relatore

Dr. Samir Suweis

Laureando

Nicola Dainese

Anno Accademico 2017/2018

Indice

1	Introduzione	1
2	Voter Model	4
2.1	Mean field Voter Model	4
2.2	Voter Model con speciazione	6
3	Sistemi ecologici interagenti	8
3.1	Matrici di interazione mutualistica	9
3.2	Risultati numerici	10
4	Architettura delle reti mutualistiche	14
4.1	Risultati numerici	16
5	Conclusioni	20
	Bibliografia	22

Abstract

In questo lavoro presentiamo un'applicazione in ambito ecologico di un modello stocastico di particelle interagenti, noto come Voter Model. Tale modello fu originariamente sviluppato per descrivere la formazione e il raggiungimento del consenso in una popolazione di individui, ma negli ultimi anni è stato estensivamente utilizzato per modellare le dinamiche all'interno delle comunità ecologiche.

In particolare utilizziamo tale modello in un'approssimazione di campo medio e, introducendo delle interazioni mutualistiche fra due gruppi di specie, mostriamo come all'equilibrio coesistono molteplici specie. Analizziamo poi una particolare architettura della rete delle interazioni riscontrata in natura, facendo vedere che potrebbe emergere come conseguenza di un principio di ottimizzazione volto a massimizzare la biodiversità negli ecosistemi.

Capitolo 1

Introduzione

L'ecologia moderna nasce nella seconda metà del XIX secolo e si configura come lo studio scientifico delle relazioni tra gli organismi e l'ambiente, ovvero proprio di quelle “*leggi di natura*” che Charles Darwin introdusse nella sua celebre opera “*L'Origine delle Specie*”, pubblicata per la prima volta nel 1859. Da oltre 70 anni gli ecologi raccolgono dati sulle popolazioni di molteplici comunità, come le foreste tropicali [1], le barriere coralline [2], plancton [3], etc... Sorprendentemente, analizzando questi dati, sono emersi alcuni pattern macroecologici comuni, come la Relative Species Abundance ¹, nonostante le incredibili differenze biologiche e ambientali delle comunità ecologiche in esame. Questi pattern suggeriscono l'esistenza di alcuni meccanismi ecologici universali in grado di generarli e la loro spiegazione rappresenta una sfida affascinante per un fisico: la meccanica statistica ci ha insegnato che non è necessario conoscere tutte le variabili microscopiche di un sistema per spiegarne il comportamento macroscopico, ma è sufficiente concentrarsi su poche proprietà chiave. Proprio come la meccanica statistica fornisce una teoria per collegare le proprietà microscopiche degli atomi e delle molecole alle proprietà macroscopiche dei materiali, così l'ecologia necessita di una teoria che relazioni le proprietà biologiche al livello degli individui con le proprietà macroecologiche al livello delle comunità [4]. Tuttavia il passo da compiere è ben più di una semplice generalizzazione della meccanica statistica: infatti in ecologia si ha a che fare con entità che nascono, evolvono, mutano, muoiono e interagiscono tra loro in modi incredibilmente complessi. Dunque il problema al centro della fisica statistica dei sistemi ecologici è quello di identificare gli elementi chiave necessari a formulare un modello capace di riprodurre i comportamenti emergenti noti e magari di predirne ulteriori.

I primi tentativi di dedurre le proprietà degli ecosistemi si sono basati sul concetto di nicchia: in ecologia una nicchia – in inglese *niche* – è la “*posizione*” che una specie occupa all'interno dell'ecosistema. Agli inizi degli anni venti, il termine veniva utilizzato come sinonimo di habitat, cioè lo spazio fisico occupato da una popolazione in un ecosistema (nicchia spaziale). In seguito, il concetto venne ampliato con l'introduzione della nicchia trofica, il ruolo ecologico all'interno della comunità. Negli anni cinquanta venne, infine, coniato il termine di nicchia pluridimensionale, la quale è una sorta di ipervolume: uno spazio concettuale delineato da tutte le interazioni (biotiche ed abiotiche) che influenzano l'esistenza di una specie in un ecosistema. Secondo la visione che si è più diffusa in ecologia a partire da Darwin in poi, le specie possono

¹spesso abbreviata in RSA, è la probabilità che una specie abbia n individui in una data comunità. Se moltiplicata per il numero totale di specie nella regione, dà il numero di specie con n individui in tale regione.

coesistere stabilmente in una comunità ecologica solo se i loro tratti permettono loro di specializzarsi in un particolare set di risorse e condizioni ambientali, in cui sono superiori alle altre specie contendenti, o, in altre parole, se riescono a ritagliarsi la loro nicchia nell'ecosistema [5]. Così gli ecosistemi stabili sono visti come un insieme di specie interagenti, ciascuna racchiusa nella sua nicchia, in accordo con il principio di esclusione competitiva di Gause². Tale visione è chiamata *niche-assembly*. Il modello classico di riferimento per la visione niche-assembly è quello noto come *consumer-resource* [7], che in una sua approssimazione [8] coincide con le equazioni di Lotka-Volterra [9, 10], un set di equazioni differenziali che descrivono la dinamica preda-predatore.

Tuttavia tali modelli, che condividono l'idea che gli ecosistemi possano essere ben descritti da una dinamica deterministica basata sul concetto di nicchia, hanno una serie di limitazioni:

1. non è possibile stabilire a priori quali siano le nicchie che favoriscono la coesistenza;
2. sono principalmente deterministici e non tengono conto adeguatamente degli effetti stocastici della dinamica demografica;
3. con l'aumentare del numero di specie nel sistema, diventano analiticamente molto complessi e costosi computazionalmente;
4. hanno molti parametri che è difficile stimare dai dati ecologici o dagli esperimenti e, nonostante ciò, generalmente falliscono a riprodurre i risultati sperimentali di ecosistemi reali;
5. è veramente difficile tracciare generalizzazioni che includano gradi di libertà spaziali.

Il primo tentativo di spiegare i pattern macroecologici come frutto di un equilibrio dinamico di meccanismi ecologici semplici ed universali è stato il lavoro di MacArthur e Wilson (1967) intitolato "*Theory of island biogeography*" [11], in cui proposero che il numero di specie presenti in un'isola fosse determinato da due processi: da una parte l'immigrazione di specie terrestri sull'isola, dall'altra l'estinzione delle specie insulari. Secondo la loro teoria la dinamica delle specie è determinata da un'equazione differenziale del seguente tipo:

$$\dot{S} = I(S) - E(S) \quad (1.1)$$

Questo approccio segna una rottura con i modelli precedenti per almeno tre motivi:

1. nel loro modello gli effetti stocastici legati alla popolazione e all'ambiente giocano un ruolo nello strutturare la comunità secondo il principio di esclusione competitiva classico;
2. il numero di specie coesistenti è il risultato di un bilanciamento tra immigrazione ed estinzione, ed è quindi un equilibrio dinamico;
3. secondo la loro teoria non contano le caratteristiche delle specie in gioco, ma solo il loro numero; esse sono dunque trattate come identiche.

Proprio per quest'ultimo punto la loro teoria può essere definita neutrale a livello di specie: è il fatto stesso che tutte le specie abbiano le medesime probabilità di estinzione e immigrazione (date dalle funzioni $E(S)$ e $I(S)$, il cui unico argomento è il numero di specie S) a renderle identiche. Questo tipo di assunzioni trova una formulazione più completa e sistematica nel 2001,

²due specie non possono coesistere stabilmente se si nutrono delle stesse risorse sotto le stesse condizioni ambientali [6]

quando Hubbell pubblica *“The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography”* [12], al cui interno è esposta e applicata la Teoria Neutrale (TN). Essa è una teoria ecologica in cui organismi di una comunità ad un certo livello trofico hanno le stesse probabilità pro-capite di nascita, morte, migrazione e speciazione, indipendentemente dalla specie a cui appartengono, ossia è detta neutrale a livello di individuo.

A differenza della teoria niche-assembled e dell’approccio adottato da Lotka e Volterra, la TN punta a modellare solo specie allo stesso livello trofico (comunità monotrofiche), specie dunque che competono tra loro perché si nutrono tutte dallo stesso bacino di risorse limitate che l’ambiente fornisce loro. Ad esempio, troviamo competizione tra specie di piante differenti in una foresta perché tutte loro necessitano di risorse simili, come carbonio, luce o nitrati. Questo approccio giunge a semplificare al massimo la dinamica degli ecosistemi e per questo è stata molto criticata dagli ecologi. Tuttavia essa è significativa non per la sua verosimiglianza con la dinamica reale degli ecosistemi, ma per la quantità di informazioni che tale modello riesce a riprodurre nonostante semplificazioni così drastiche, al punto da poter essere considerata come una teoria “termodinamica” degli ecosistemi.

Capitolo 2

Voter Model

In questo capitolo presentiamo il Voter Model applicato allo studio di ecosistemi nell'approssimazione di campo medio, trattando i casi con e senza speciazione. Il Voter Model è un modello originariamente sviluppato per descrivere la formazione e il raggiungimento del consenso in una popolazione di individui. Secondo la sua formulazione classica gli individui considerati sono disposti nei siti di una griglia bidimensionale e ognuno di essi ha un'opinione iniziale q tra quelle possibili. Tuttavia ciascun individuo può cambiare la sua opinione q_i in quella di un individuo vicino q_j con una certa probabilità, pari alla frazione di individui adiacenti con opinione q_j sul totale di siti adiacenti. Il consenso viene raggiunto quando tutti i siti assumono la stessa opinione e questa è l'unica configurazione di equilibrio del sistema.

Questo modello può essere applicato in ecologia facendo una semplice analogia: le opinioni degli individui possono essere viste come le specie a cui essi appartengono e i siti in cui si trovano come le posizioni spaziali nelle quali un individuo della comunità ecologica si trova (e a cui sono associate quindi delle risorse). Così la dinamica per il raggiungimento del consenso diventa la lotta per la sopravvivenza tra gli individui delle specie.

Notiamo inoltre come il Voter Model rappresenti una teoria neutrale a livello di individuo, in quanto la dinamica del sistema è determinata solo dalle abbondanze delle varie opinioni/specie e della loro distribuzione spaziale, mentre non è presente alcun meccanismo che distingua qualitativamente le opinioni/specie tra loro.

2.1 Mean field Voter Model

Da questa sezione in poi ci poniamo in un'approssimazione di campo medio - in inglese *mean field* - in cui la probabilità per un individuo appartenente alla specie S_i di essere sostituito da un individuo della specie S_j è data dalla abbondanza relativa della specie j - *esima* sul totale di individui, ovvero si considerano tutti i siti come se fossero vicini tra loro.

Questo approccio ha il vantaggio di rendere trattabile analiticamente il sistema, oltre che a semplificare anche le simulazioni numeriche ed è una buona approssimazione per sistemi in cui gli individui sono ben mischiati tra loro. In questa approssimazione si perde quindi la dipendenza dalle posizioni degli individui nel sistema; possiamo dunque immaginarci tali individui equivalentemente come gli elementi di un vettore lungo N (il numero totale di individui) e il cui valore (intero) indica la specie a cui appartengono.

La dinamica che studiamo si svolge fissando il numero totale di individui, il che corrisponde al caso fisico dell'*ensamble microcanonico*. Indicato con $\vec{n} = \{n_1, n_2, \dots, n_S\}$ il vettore delle abbondanze delle S specie presenti nel sistema, si avrà dunque:

$$N = \sum_{i=1}^S n_i \quad (2.1)$$

Data una configurazione del sistema al tempo t , la configurazione al tempo $t + 1$ si ottiene implementando la seguente mossa: un individuo selezionato casualmente muore e viene sostituito con probabilità $1 - \nu$ dalla copia di un secondo individuo scelto casualmente tra i rimanenti, mentre con una probabilità ν viene sostituito da un individuo appartenente a una specie non ancora presente nel sistema (tale evento viene chiamato *speciazione* o *immigrazione* da un meta-comunità).

Il parametro ν è detto parametro di speciazione, sebbene in certi casi possa includere anche gli effetti dell'immigrazione, e riveste una grande importanza nel determinare la dinamica del sistema, in particolare a seconda che sia nullo o meno. Nel primo caso si parla di Voter Model senza speciazione, che presenta uno stato assorbente in cui una unica specie domina tutta la comunità ecologica, come si può vedere in figura 2.1(a). Nel secondo caso si parla invece di Voter Model con speciazione e tipicamente per parametri ν dell'ordine $\sim \frac{1}{N}$ ciò che si osserva è un equilibrio dinamico delle specie, analogo a quello presentato nel lavoro di MacArthur e Wilson, i.e. nel sistema è possibile una coesistenza dinamica di più specie.

Visto che il numero di individui è fissato, si preferisce misurare il tempo in termini di generazione, i.e. il tempo necessario per cui in media tutti gli N individui sono stati rimpiazzati. Si definisce perciò un tempo $\tau = \frac{t}{N}$, che può essere interpretato come il tempo di una generazione e quindi dà una scala di misura utile per confrontare tra loro anche sistemi con dimensioni (N) diverse.

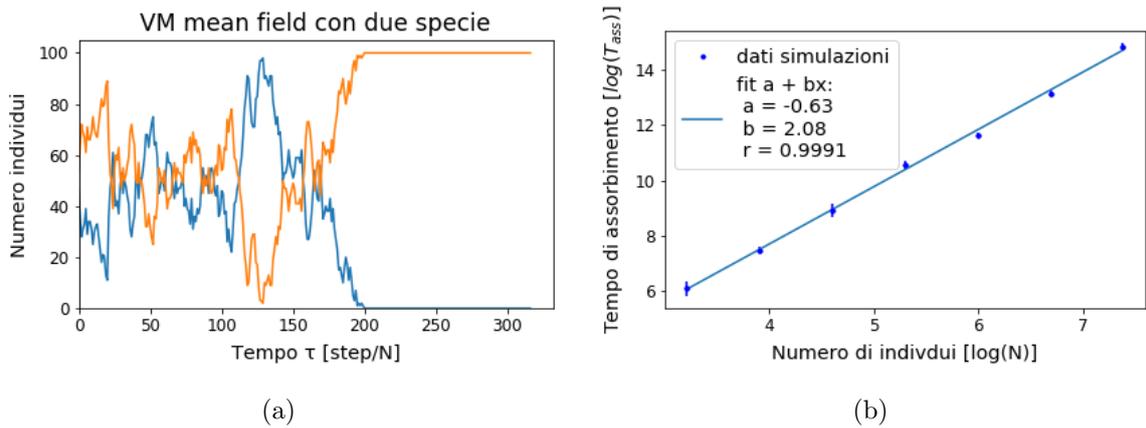


Figura 2.1: Nella figura (a) si può vedere il fenomeno di assorbimento e corrispondente *monodominanza* nel caso di VM senza speciazione per $S=2$ (in $t=0$) e $N = 100$. La figura (b) mostra un plot del tempo di assorbimento medio T_{ass} in funzione del numero totale di individui N , con entrambi gli assi logaritmici. I dati sono ottenuti facendo variare N da 25 fino a 1600 (raddoppiando di volta in volta) e compiendo 10 realizzazioni per ogni N ; le barre d'errore rappresentano una standard deviation della media sulle 10 realizzazioni. Il coefficiente angolare della retta è compatibile con 2, si ha quindi che $T_{ass} \approx N^2$. Definendo $\tau = \frac{step}{N}$, troviamo $\tau_{ass} \approx kN$, ovvero il tempo di assorbimento (misurato in generazioni) scala linearmente con il numero di individui.

2.2 Voter Model con speciazione

Vogliamo ora dare una breve trattazione analitica dei processi stocastici che regolano la dinamica del nostro sistema nel caso $\nu \neq 0$ e integrare il risultato teorico principale con quelli forniti dalle simulazioni numeriche.

Notiamo innanzitutto che, nell'ambito della Teoria Neutrale, la dinamica dell'abbondanza degli individui di una specie è la stessa per ciascuna specie, dunque possiamo concentrarci sulla probabilità $P(n)$ che una data specie abbia n individui una volta raggiunta la stazionarietà. Definiamo i tassi di nascita $b(n)$ - *birth rate* - e di morte $d(n)$ - *death rate* - come segue:

$$b(n) = (1 - \nu) \cdot \frac{N - n}{N} \frac{n}{N - 1} \quad (2.2)$$

$$d(n) = (1 - \nu) \cdot \frac{n}{N} \frac{N - n}{N - 1} + \nu \cdot \frac{n}{N} \quad (2.3)$$

Tali tassi rappresentano la probabilità per step unitario che la specie data con abbondanza n allo step successivo rispettivamente aumenti o riduca di un individuo la propria abbondanza. Osserviamo come entrambi i rate siano dati dal prodotto di due eventi conseguenti:

- per quello di nascita si ha con probabilità $\frac{N-n}{N}$ la morte di un individuo di una qualsiasi altra specie seguita dalla nascita e colonizzazione di un individuo della specie data con probabilità $(1 - \nu) \cdot \frac{n}{N-1}$;
- per quello di morte si ha che con probabilità $\frac{n}{N}$ avviene la morte di un individuo della specie data, seguita o dalla nascita e colonizzazione di un individuo di una delle specie già presenti nel sistema con probabilità $(1 - \nu) \cdot \frac{N-n}{N-1}$, oppure dalla speciazione o immigrazione di un individuo di una nuova specie con probabilità ν .

Si ricava così la *birth-death master equation* [13, 14], che descrive l'evoluzione nel tempo della probabilità $P(n, t)$ per una data specie di avere n individui al tempo t

$$\frac{\partial P(n, t)}{\partial t} = P(n - 1, t)b(n - 1) + P(n + 1, t)d(n + 1) + [b(n) + d(n)]P(n, t) \quad (2.4)$$

La soluzione stazionaria $P_s(n)$, ricavata ponendo $\frac{\partial P(n, t)}{\partial t} = 0$, è data da [13, 14]:

$$P_s(n) = P_0 \prod_{z=1}^n \frac{b(z - 1)}{d(z)} \quad (2.5)$$

dove P_0 può essere dedotta dalla condizione di normalizzazione $\sum_n P_s(n) = 1$, e assumendo che tutti i rate siano positivi. In particolare $b(0) > 0$ e $d(0) = 0$.

Un pattern macroecologico di particolare importanza che può essere ricavato dalla soluzione stazionaria è la *Relative Species Abundance* (RSA), ossia la probabilità di avere una specie nella comunità ecologica con n individui. Ma poiché tutte le specie sono descritte dall'equazione (2.4), qualunque specie estratta all'equilibrio avrà una $P(n)$ data dall'equazione (2.5). Ponendoci nel limite $N \gg n$, e per ν dell'ordine $\frac{1}{N}$, possiamo sviluppare le equazioni per i tassi di nascita e

di morte all'ordine $\frac{1}{N}$ ottenendo

$$b(n) = (1 - \nu) \cdot \frac{N - n}{N} \frac{n}{N - 1} \approx (1 - \nu) \cdot \frac{n}{N} \quad (2.6)$$

$$d(n) = (1 - \nu) \cdot \frac{n}{N} \frac{N - n}{N - 1} + \nu \cdot \frac{n}{N} \approx \frac{n}{N} \quad (2.7)$$

che sostituite nella (2.5) portano a

$$\begin{aligned} P_s(n) &= P_0 \prod_{z=1}^n \frac{b(z-1)}{d(z)} \\ &\approx P_0 [b(0)N] \prod_{z=2}^n (1 - \nu) \frac{z-1}{z} \\ &= P_0 \nu N (1 - \nu)^{n-1} \cdot \frac{1}{n}, \end{aligned}$$

dove $b(0) = \nu$, in quanto è proprio la probabilità che l'individuo di una nuova specie (e quindi con 0 individui in quanto prima non era presente) nasca. Si può infine ricavare il coefficiente P_0 dalla condizione di normalizzazione $\sum_n P_s(n) = 1$, trovando $P_0 = -\frac{(1-\nu)}{\nu N \log(\nu)}$ e la forma analitica finale per la RSA:

$$P_s(n) = -\frac{(1 - \nu)^n}{n \log(\nu)} \quad (2.8)$$

In figura 2.2(b) si può vedere come il risultato analitico appena ottenuto nella (2.8) sia in ottimo accordo con i dati ottenuti tramite simulazione numerica. Sempre nella figura 2.2 sono riportati i principali risultati ottenuti tramite le simulazioni:

1. La speciazione fa sì che alla stazionarietà il sistema si trovi in un equilibrio dinamico. In tale configurazione i contributi della speciazione e dell'estinzione si bilanciano e il numero di specie rimane mediamente uguale, sebbene le identità delle specie singole cambino nel tempo;
2. Maggiore è la probabilità di speciazione e maggiore è il numero di specie che mediamente coesistono all'equilibrio.

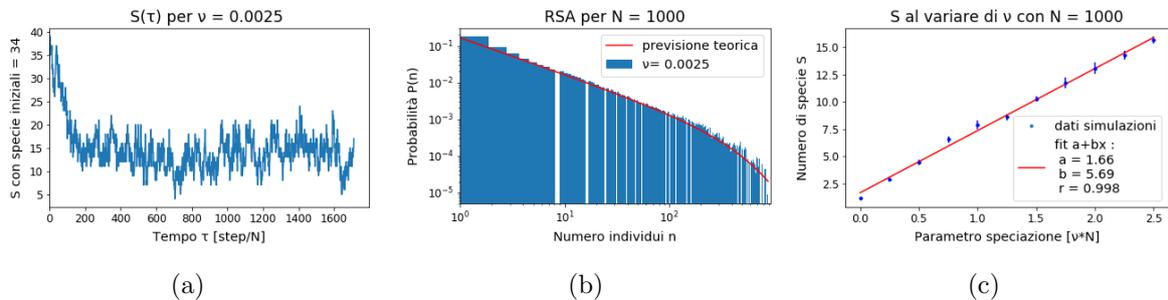


Figura 2.2: (a) Esempio di andamento temporale del numero di specie S per $N = 1000$; si può notare come il valore di S inizialmente cala e poi si stabilizza fluttuando attorno ad un valore asintotico $S_\infty > 1$. (b) Esempio di *Relative Species Abundance* con entrambi gli assi logaritmici e curva teorica a confronto. (c) Studio della dipendenza di S_∞ dal parametro ν , con valori scelti tra 0 e 2.5 volte $\frac{1}{N}$, che mostra come la relazione tra le due variabili in questo regime sia lineare.

Capitolo 3

Sistemi ecologici interagenti

Ci accingiamo ora a presentare un modello di ecosistema senza speciazione in cui vengono introdotte delle interazioni mutualistiche (+/+) interspecifiche tra due gruppi di specie.

Vi sono varie motivazioni per implementare delle interazioni interspecifiche in un modello; le principali sono:

1. Negli ecosistemi le interazioni tra specie sono pervasive e giocano un ruolo fondamentale nella coesistenza tra specie. Nel VM classico le specie non interagiscono *esplicitamente*, ma solo in modo "effettivo" e competitivo in quanto N è fissato;
2. Le comunità osservate in natura hanno un numero incredibilmente alto di specie coesistenti. Il Voter Model riesce a simulare la dinamica di un sistema con più specie coesistenti all'equilibrio solo per il caso con speciazione e al prezzo di un alto tasso di estinzione;
3. In natura si osservano numerosi esempi di stretta interdipendenza tra coppie di specie (ad esempio tra piante e animali impollinatori), confermata anche dal fatto che si trovano tratti genetici specifici volti a promuovere tali interazioni interspecifiche (come le varietà di colori e profumi nelle piante, nonché la produzione di nettare, tutto al fine di attrarre gli animali impollinatori).

Consideriamo dunque un sistema composto da N_1 individui, suddivisi tra S_1 specie di animali impollinatori, e N_2 individui, suddivisi tra S_2 specie di piante; in pratica il sistema è dato dall'accostamento di due Voter Models separati tra loro. Le forze che determinano la dinamica del sistema sono la competizione ($-/-$) tra specie dello stesso gruppo ($A-A$ e $P-P$), modellata nuovamente fissando N_1 ed N_2 , e la cooperazione ($+/+$) esclusivamente tra piante e animali. Quest'ultima viene modellata nel seguente modo:

1. secondo un certo criterio (che può essere casuale o più elaborato) si sceglie ogni specie $s_i^{(1)} \in \{1, \dots, S_1\}$ con quante e quali specie di S_2 interagisce;
2. si assume che le interazioni siano simmetriche, nel senso che se $s_i^{(1)}$ interagisce con $s_j^{(2)}$, quest'ultima interagisce con $s_i^{(1)}$ e lo fa con la stessa intensità;
3. si assume che *tutte* le interazioni del sistema abbiano di base la stessa intensità;
4. si costruisce una matrice M , detta matrice di interazione mutualistica, di dimensioni $S_1 \times S_2$, i cui elementi M_{ij} sono dati dall'intensità delle interazioni mutualistiche tra le specie $s_i^{(1)}$ ed $s_j^{(2)}$, ovvero valgono 1 se esse interagiscono, 0 altrimenti;

5. si assume che la specie $s_i^{(1)}$ tragga beneficio dall'interazione con $s_j^{(2)}$ proporzionalmente¹ all'abbondanza relativa di individui di tale specie, $x_j^{(2)} = \frac{n_j^{(2)}}{N_2}$, purché $s_i^{(1)}$ non si sia estinta; si assume ovviamente lo stesso anche con gli indici 1 e 2 scambiati.

Di conseguenza la dinamica del sistema sarà quella di due Voter Models senza speciazione che co-evolvono, con i tassi di nascita delle varie specie modificati (positivamente) dalla cooperazione. In particolare ogni step t del sistema sarà suddiviso in due sotto-steps, uno per la popolazione degli animali e uno per quella delle piante, in cui muore un individuo scelto casualmente dalla popolazione in esame e viene sostituito dalla specie i -esima con un *rate* (nel caso degli animali) data da

$$T_i^{(1)} = k^{(1)}[x_i^{(1)} + \varepsilon \sum_{j=1}^{S_2} M_{ij} x_j^{(2)} \theta(x_i^{(1)})], \quad (3.1)$$

o, nel caso delle piante, con *rate*

$$T_i^{(2)} = k^{(2)}[x_i^{(2)} + \varepsilon \sum_{j=1}^{S_1} M_{ij}^T x_j^{(1)} \theta(x_i^{(2)})] \quad (3.2)$$

dove $k^{(a)}$, $a \in \{1, 2\}$, è una costante di normalizzazione data ad ogni step da $\sum_i T_i^{(a)} = 1$, ε è il parametro di intensità di mutualismo e tutte le variabili x sono le abbondanze relative, calcolate nella configurazione del sistema aggiornato *dopo* la morte dell'individuo da sostituire e quindi normalizzate dividendo per $N - 1$.

3.1 Matrici di interazione mutualistica

Prima di procedere a illustrare i risultati ottenuti tramite le simulazioni numeriche, introduciamo brevemente una discussione sulle possibili forme delle matrici di interazione mutualistica.

Innanzitutto facciamo ricorso alla terminologia della teoria dei grafi: un grafo è un insieme di elementi detti nodi o vertici che possono essere collegati fra loro da linee chiamate lati o spigoli. Consideriamo in particolare un grafo bipartito, ossia un grafo in cui l'insieme dei suoi vertici si può partizionare in due sottoinsiemi, tali che ogni vertice di una di queste due parti è collegato solo a vertici dell'altra. In pratica i vertici rappresentano le singole specie, gli spigoli le interazioni fra due specie e i due sottoinsiemi in cui è diviso il grafo sono quello degli animali e quello delle piante; il grafico è bipartito perché si ha interazione esplicita (cooperativa) solo tra piante e animali e non tra specie dello stesso sottoinsieme.

La teoria dei grafi è utile per i seguenti motivi:

1. Fornisce un formalismo per descrivere in modo matematicamente preciso delle reti di interazione;
2. Permette di visualizzare in maniera grafica ed intuitiva tali reti;
3. Rende maneggevole l'analisi di proprietà delle reti, quali il grado (*degree*) dei vertici (ossia il numero di vertici con cui un vertice è connesso), che vedremo gioca un ruolo chiave nella previsione delle abbondanze relative all'equilibrio;

¹si veda [15] per una giustificazione del contributo lineare in x al tasso di nascita nel caso di un'interazione mutualistica.

4. Può modellare interazioni più complicate di quelle qui trattate, che possono tuttavia avere riscontro e rivestire importanza in ecologia, come le relazioni di predazione, parassitismo e sfruttamento.

Si possono vedere in Figura 3.1 degli esempi di grafi.

Definiamo ora la connettività C di una matrice come la frazione dei suoi elementi non-nulli sul totale, dunque $C \in [0,1]$. Osserviamo poi sempre in Figura 3.1 le due configurazioni di principale interesse per la nostra analisi:

1. Configurazione casuale (o *random*): è quella in cui tutti gli spigoli sono scelti in maniera casuale;
2. Configurazione nidificata (o *nested*): caratterizzata dal fatto che le interazioni seguono una disposizione "gerarchica", ossia per entrambi i sottoinsiemi di vertici il primo vertice (facendo riferimento alla Figura 3.1(b)) ha grado massimo e poi il grado dei vertici decresce fino a diventare 1 per l'ultimo vertice di ogni sottoinsieme.

Vedremo nel Capitolo 4 come molte reti osservate in natura presentino una configurazione simile a quella *nested*, che per questo rappresenta una configurazione chiave nello studio delle reti mutualistiche.

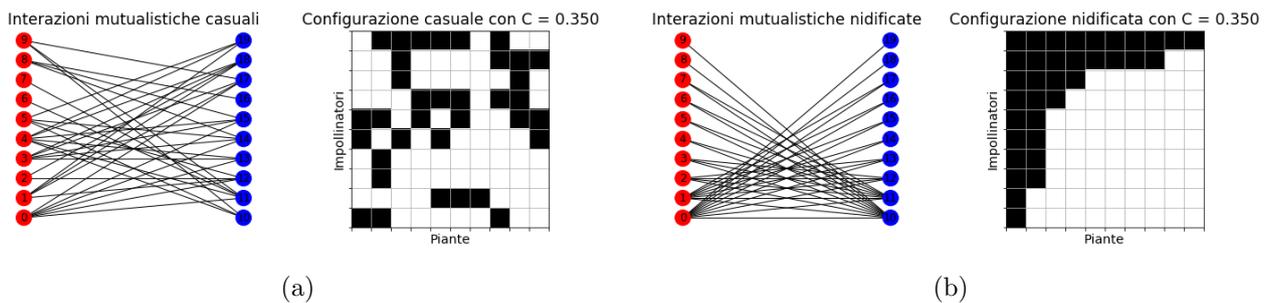


Figura 3.1: Esempi di grafi di interazioni mutualistiche e corrispettive matrici di cooperazione nei casi con architettura (a) casuale (o *random*) e (b) nidificata (o *nested*) per un valore di connettanza C pari a 0.35.

3.2 Risultati numerici

Nello studiare il sistema sopra descritto, in questo lavoro risponderemo alle seguenti domande che definiscono la linea di ricerca che vorremmo perseguire:

- Nel Voter Model cooperativo (senza speciazione) qui proposto c'è *coesistenza* tra le specie all'equilibrio?
- Come varia la *biodiversità*² del sistema in funzione dell'intensità di mutualismo ε e della densità di interazioni mutualistiche C ?

²il numero totale di specie coesistenti all'equilibrio

- Che influenza ha sull'abbondanza di una specie la *quantità di legami cooperativi* che essa intreccia?
- In cosa si differenziano i casi *random* e *nested*? Perché quest'ultimo è preferito in natura? Questo punto sarà affrontato ampiamente nel prossimo capitolo.

Possiamo vedere la risposta alla prima domanda nella Figura 3.2, in cui sono presentati, per la stessa simulazione, (a) gli andamenti temporali del numero di specie e (b) delle loro abbondanze. Notiamo come all'equilibrio del sistema coesistano più specie anche senza speciazione; Nonostante ciò, le varie abbondanze sono soggette a fenomeni di stocasticità demografica e dunque nulla esclude che a lungo andare una specie si estingua per fluttuazioni statistiche.

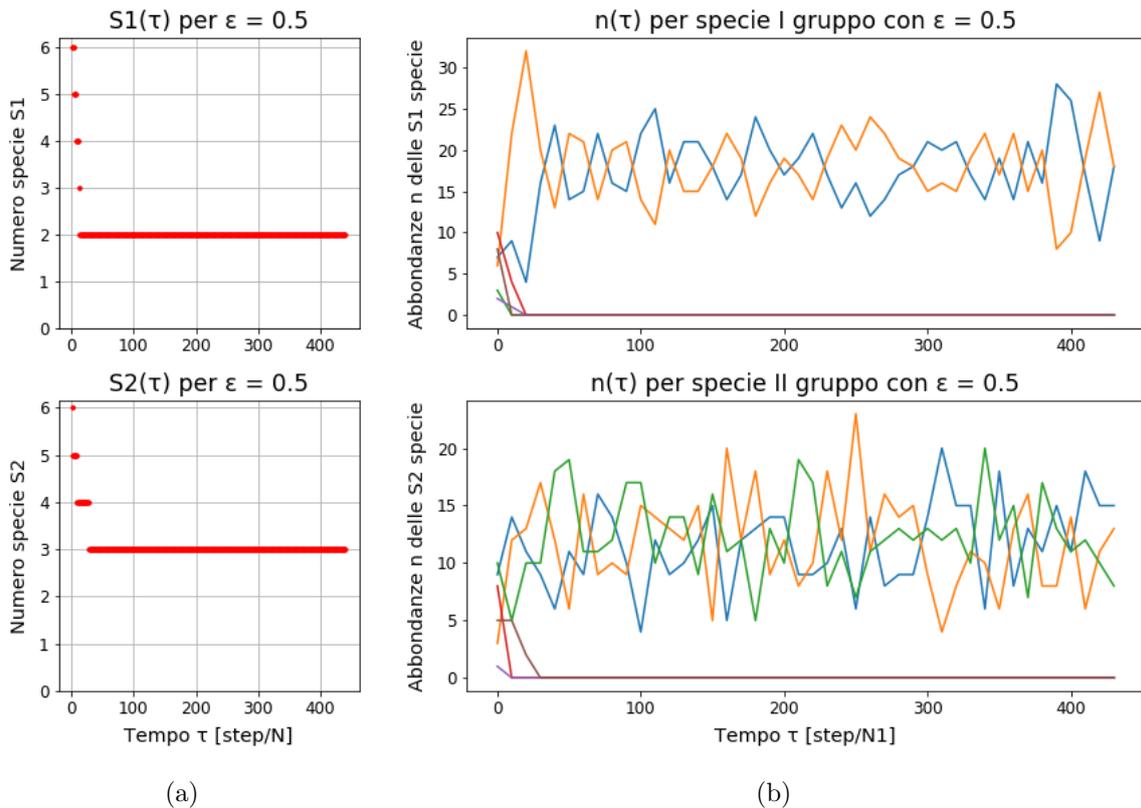


Figura 3.2: Esempi di andamenti temporali simulati tramite il VM cooperativo di (a) il numero di specie e (b) del numero di individui delle singole specie per intensità di mutualismo $\varepsilon = 0.5$, partendo da $S_1 = S_2 = 6$. Possiamo vedere in (a) come per $\tau > 50$ in questa *realizzazione* sopravvivono rispettivamente 2 specie per il primo gruppo (impollinatori) e 3 specie per il secondo (piante) e in (b) come il numero di individui delle specie che coesistono all'equilibrio fluttuano per via della dinamica stocastica del sistema. Si sono scelte 6 specie per gruppo per rendere più facile visualizzarne le abbondanze nei grafici (b), tuttavia nel resto delle simulazioni utilizzeremo $S_1 = S_2 = 10$.

Per studiare la biodiversità in funzione di ε e C , abbiamo fissato uno dei due parametri e campionato la relazione tra la biodiversità e l'altro parametro con una serie di simulazioni (ciascuna *realizzata* 100 volte, per ottenere una statistica significativa). La scelta del valore a cui fissare un parametro ha molta importanza, poiché identifica un *regime* in cui la serie di simulazioni si svolgono. In particolare abbiamo scelto:

- $\varepsilon = 1$ per studiare gli effetti della connettività, poiché è un valore in cui i rate delle equazioni 3.1 e 3.2 sono determinati principalmente dai termini di interazione e quindi gli

effetti ricercati sono ben visibili;

- $C = 0.35$ poiché in base ai dati sperimentali a nostra disposizione sulle reti di interazioni mutualistiche si trova che³ $C \approx 4/S_0^{0.8} \approx 0.36$, dove $S_0 = S_1 + S_2$ è la dimensione della comunità, che nel nostro caso è stata scelta uguale a 20 (10 specie animali e 10 vegetali).

Ogni simulazione è stata inoltre lanciata sia per una architettura della matrice M completamente casuale (caso random), che per una architettura annidata (caso nested). In tutte le simulazioni la biodiversità S è stata stimata come la somma delle medie sulle realizzazioni di S_1 ed S_2 all'equilibrio.

In questo capitolo presentiamo solo i risultati ottenuti per il primo, in quanto nei due casi si sono trovati qualitativamente gli stessi risultati, segno che gli andamenti studiati non dipendano dall'architettura scelta, in accordo con i più recenti risultati in letteratura a riguardo ([20]).

Abbiamo trovato che sia $S(\varepsilon; C = 0.35)$ che $S(\varepsilon = 1; C)$ sono funzioni crescenti, come si può vedere nelle figure 3.3 e 3.4, segno che una maggior cooperazione, per intensità o quantità, promuove la biodiversità. Si noti come $S(\varepsilon)$ satura verso un valore asintotico S_∞ , che rappresenta la biodiversità in un sistema in cui la dinamica è completamente determinata dalle interazioni mutualistiche. Infine in figura 3.5 si vede come anche l'abbondanza media relativa della singola specie all'equilibrio sia funzione crescente del numero di legami (*degree* del vertice) che essa ha con altre specie, risultato che conferma quanto trovato in letteratura [16].

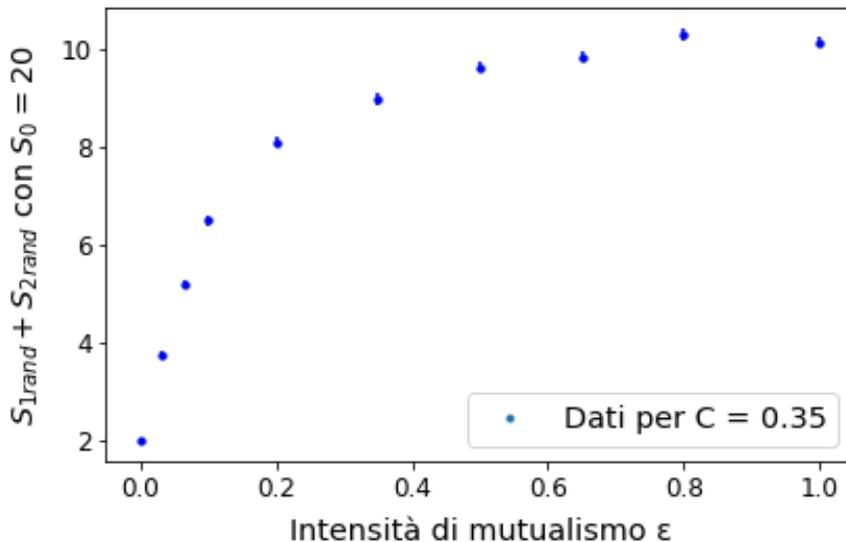


Figura 3.3: Studio della biodiversità in funzione dell'intensità di mutualismo ε per la configurazione *random* con connettanza $C = 0.35$. Si può vedere come per $\varepsilon = 0$ (ossia spegnendo le interazioni mutualistiche) sopravvivano solo due specie, in accordo con la dinamica di due Voter Models disaccoppiati senza speciazione, mentre al crescere di ε cresce la biodiversità fino a saturare ad un valore asintotico (in questo caso circa 10) che dipende parametricamente da C .

³i coefficienti a e b dell'andamento $C = aS_0^b$ sono presi da *Suweis et al.* (2013) [16]

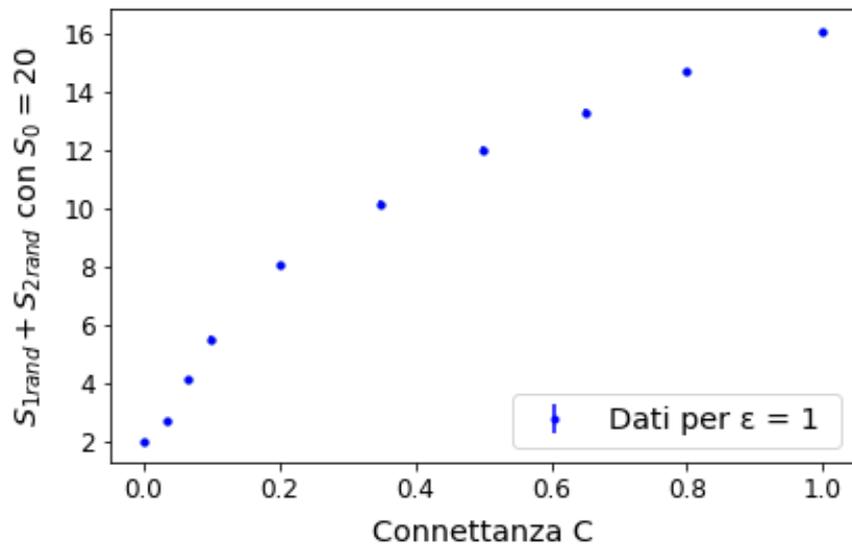


Figura 3.4: Studio della biodiversità in funzione della connettanza C (che può essere interpretata come la densità di interazioni del sistema) per la configurazione *random* con intensità di mutualismo $\varepsilon = 1$. Anche in questo caso si può vedere come rimuovendo tutte le interazioni ($C = 0$) sopravviva una sola specie per gruppo, in accordo con i VMs classici senza speciazione, mentre all'aumentare di C crescono il numero di specie coesistenti all'equilibrio. Si noti come per $C = 0.35$ si ottiene una biodiversità di circa 10, in accordo con quanto trovato in 3.3 per $\varepsilon = 1$.

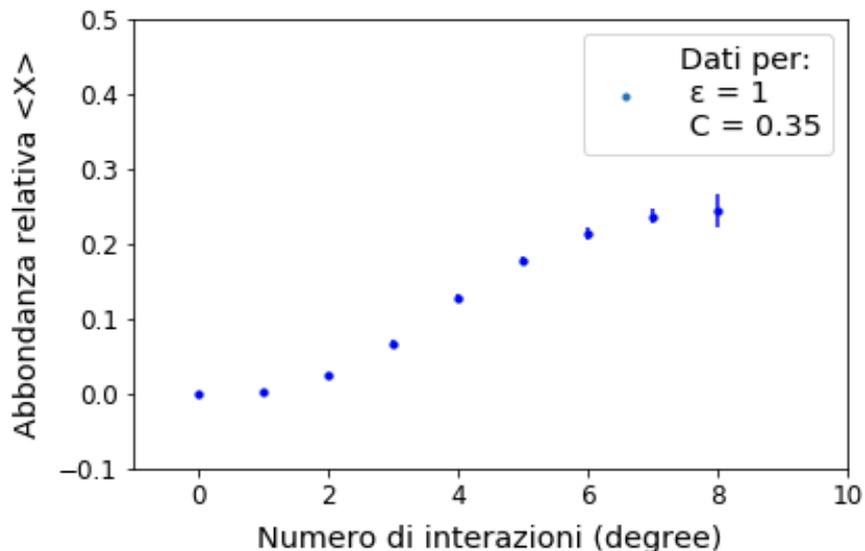


Figura 3.5: Studio dell'abbondanza media relativa di individui $\langle x \rangle$ delle singole specie in funzione del numero di interazioni (*degree* del vertice). Osserviamo come la funzione sia crescente e come questo studio predica che le specie senza legami mutualistici sono destinate ad estinguersi, in quanto hanno abbondanza relativa media $\langle x \rangle = 0$.

Capitolo 4

Architettura delle reti mutualistiche

Abbiamo menzionato nel Capitolo 3 come le reti reali osservate in natura presentino una configurazione *nested* (ovvero con alta *nestedness*). Vi sono più modi per definire matematicamente tale proprietà e la più usata in ecologia è la misura NODF (*nestedness metric based on overlap and decreasing fill* [17]), che può essere calcolata dalla matrice di cooperazione M_{ij} come segue:

- Si calcola il grado di ogni vertice $deg_i^{(a)}$, con $i \in [1, \dots, S_a]$, $a \in [1, 2]$;
- Si calcolano le matrici di sovrapposizione $o_{ij}^{(a)}$ per il sottoinsieme delle piante e per quello degli animali, i cui elementi sono dati dal numero di connessioni che hanno in comune la i -esima e la j -esima specie del sottoinsieme;
- si calcolano gli elementi $T_{ij}^{(a)}$, pari a zero se $deg_i^{(a)} = deg_j^{(a)}$ o se $o_{ij}^{(a)} = 0$ e pari a $T_{ij}^{(a)} = o_{ij}^{(a)} / \min(deg_i^{(a)}, deg_j^{(a)})$ altrimenti.

A questo punto la quantità NODF è definita come

$$NODF = \frac{\sum_{i < j, i, j \in S_1} T_{ij}^{(1)} + \sum_{i < j, i, j \in S_2} T_{ij}^{(2)}}{\left[\frac{S_1(S_1-1)}{2} \right] + \left[\frac{S_2(S_2-1)}{2} \right]} \quad (4.1)$$

Tale quantità prende valori in $[0, 1]$, dove 1 designa una rete perfettamente nidificata e invece 0 una rete senza alcuna *nestedness*.

Possiamo vedere in figura 4.1 come la *nestedness* delle reti reali sia significativamente *maggiore* delle corrispettive reti casuali. A livello ecologico ciò significa che in natura gli ecosistemi hanno evoluto una architettura tale per cui sono presenti alcune specie, dette *generaliste*, che hanno interazioni mutualistiche con un ampio insieme di specie partner, e altre, dette *specialiste*, che interagiscono solo con un sottoinsieme preciso dei partner delle specie generaliste. Il motivo per cui si osservi questa architettura e gli effetti che questa ha sul sistema sono tutt'ora al centro di un acceso dibattito nella comunità scientifica.

Nella figura 4.2 si vede la correlazione tra la misura NODF e l'eterogeneità del grado dei vertici; l'eterogeneità è stata proposta [20] come uno dei possibili fattori alla base della *nestedness* e il suo studio potrebbe quindi rivelare l'origine di entrambe.

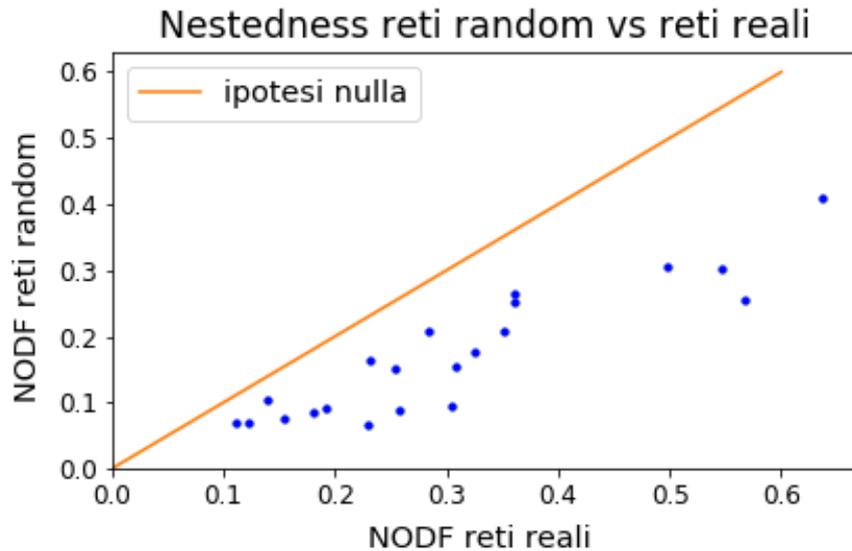


Figura 4.1: Confronto della *nestedness* delle reti reali rispetto le corrispettive reti casuali. Ogni punto raffigurato ha come ascissa la NODF calcolata per una rete reale e come ordinata la NODF media per 100 matrici casuali dalle stesse dimensioni $S1 \times S2$ e connettività C della rete reale. Se le reti osservate in natura non presentassero un'architettura nidificata vedremmo i punti del grafico disporsi attorno alla bisettrice del I quadrante (*ipotesi nulla*). Tuttavia si vede chiaramente come in *tutti* i casi le reti reali si trovino significativamente al di sotto della bisettrice, ossia nel semipiano definito da $NODF_{reale} > NODF_{casuale}$, a dimostrazione del fatto che le reti osservate sperimentalmente presentano un'architettura effettivamente annidata. I dati utilizzati per le reti reali sono stati presi dal database Web of Life (www.web-of-life.es).

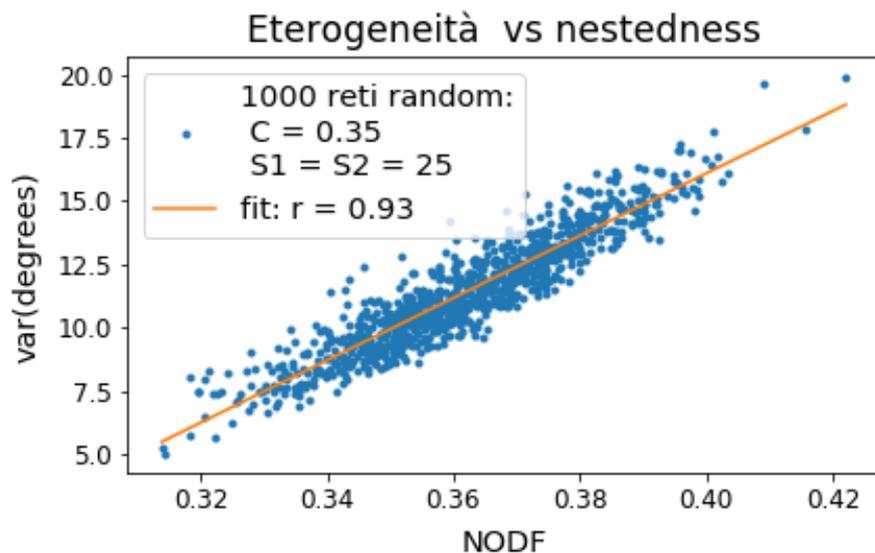


Figura 4.2: Correlazione tra la *nestedness* e l'eterogeneità del grado dei vertici ($var(degrees)$). L'eterogeneità è stimata come la somma della varianza dei gradi dei vertici delle specie animali ($var(deg_1)$) e di quella dei vertici delle specie vegetali ($var(deg_2)$). In figura sono rappresentate in ascissa la NODF e in ordinata l'eterogeneità per 1000 reti generate casualmente con dimensioni 25×25 e connettanza $C = 0.35$; è stato poi eseguito un fit lineare, ottenendo un coefficiente di correlazione lineare pari a $r = 0.93$, che conferma della forte correlazione tra le due grandezze.

4.1 Risultati numerici

Presentiamo di seguito i tentativi svolti per testare tramite simulazioni numeriche l'ipotesi secondo cui l'architettura nested minimizza la competizione tra le specie e comporta dunque un aumento della biodiversità come ipotizzato in alcuni lavori in letteratura [18].

Il primo metodo seguito consiste nello studiare le differenze relative della biodiversità tra il caso random e quello nested al variare dell'intensità di mutualismo ε e della connettanza C , in maniera analoga a quanto fatto nel Capitolo 3. Questo approccio ha il vantaggio di mettere in luce diversi e ben distinti regimi topologici, in cui le matrici di interazione hanno differenze in nestedness molto evidenti, e permette quindi di studiare in modo chiaro gli effetti dell'architettura delle interazioni sulla coesistenza.

I risultati ottenuti variando ε per $C = 0.35$ sono riportati in figura 4.3: ogni punto rappresenta la differenza tra il valore medio della biodiversità di 100 realizzazioni nested e il valore medio di 100 realizzazioni random, il tutto diviso per la biodiversità iniziale. Le barre d'errore sono calcolate dagli errori dei due valori medi tramite propagazione degli errori. Come si può vedere in (a) la differenza relativa tra le biodiversità nei due casi presenta un picco per valori piccoli di ε (regime con debole mutualismo) e poi si attesta attorno al 2% per valori maggiori. In (b) è possibile vedere un campionamento più fine del picco, il cui massimo vale circa il 6% della biodiversità iniziale¹ per $(\varepsilon, C) = (0.075, 0.35)$.

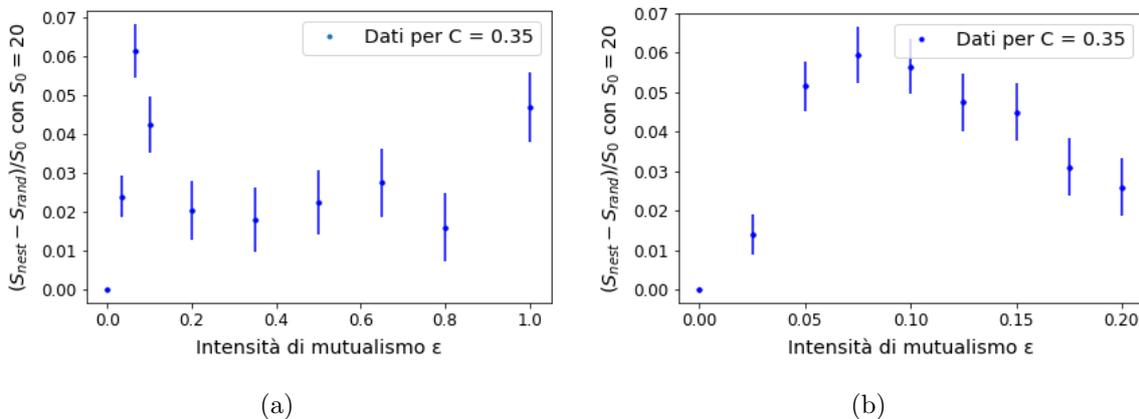


Figura 4.3: (a) Variazione relativa della biodiversità tra il caso con architettura annidata e quello con architettura casuale al variare dell'intensità di mutualismo ε . Possiamo vedere che i due casi coincidono (nessuna differenza) per $\varepsilon = 0$ (nessuna interazione mutualistica), mentre si registra una maggiore biodiversità nel caso *nested* per $\varepsilon > 0$. Ciò suggerisce che tale architettura possa essersi sviluppata in natura per favorire un aumento della biodiversità degli ecosistemi. (b) Particolare più dettagliato del picco visibile nella figura precedente per regimi di debole mutualismo ($0 < \varepsilon < 0.2$).

In figura 4.4 possiamo vedere l'andamento della variazione relativa della biodiversità $\frac{\Delta(S)}{S_0}$ tra il caso *nested* e quello *random* per $\varepsilon = 0.1$ ² al variare di C su tutto l'intervallo dei valori che può assumere ($C \in [0, 1]$). In figura 4.5 invece si possono vedere due modi differenti di "assemblare" le matrici nested, che differiscono principalmente per valori piccoli di C ; chiamiamo per maggiore chiarezza il caso superiore *nestedness di I tipo* e quello inferiore *nestedness di II tipo*.

¹ossia per $S = 20$ mediamente coesistono 1.2 specie in più nel caso *nested* rispetto a quello *random*

²che abbiamo visto (dall'analisi precedente) essere tale da amplificare al meglio le differenze

La figura 4.4 è stata realizzata studiando il caso *nestedness di II tipo* in quanto più realistico per piccole connettanze.

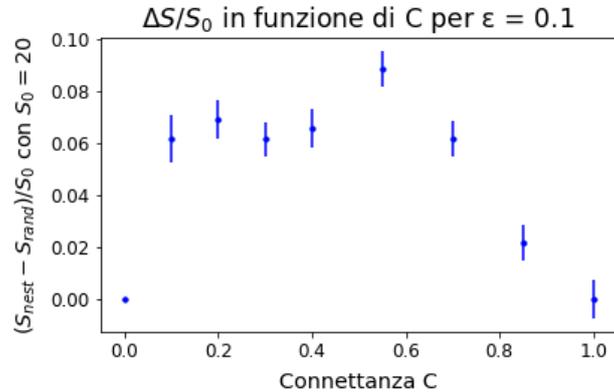


Figura 4.4: Variazione relativa della biodiversità $\frac{\Delta(S)}{S_0}$ tra il caso con *nestedness di II tipo* e quello casuale al variare della densità di interazioni C in regime di debole mutualismo ($\varepsilon = 0.1$). Essa è nulla per $C = 0$ (in quanto non vi è alcuna interazione in nessuno dei due casi), ha un massimo per $C = 0.55$ (valore in cui la matrice *nested* ha NODF massima, cioè 1) e poi si raccorda con il caso random per $C = 1$, come è naturale che sia, perché in entrambi i casi tutti gli elementi della matrice sono occupati per tale valore. I valori positivi di $\frac{\Delta(S)}{S_0}$ confermano l'ipotesi di una maggiore biodiversità nel caso dell'architettura nidificata.

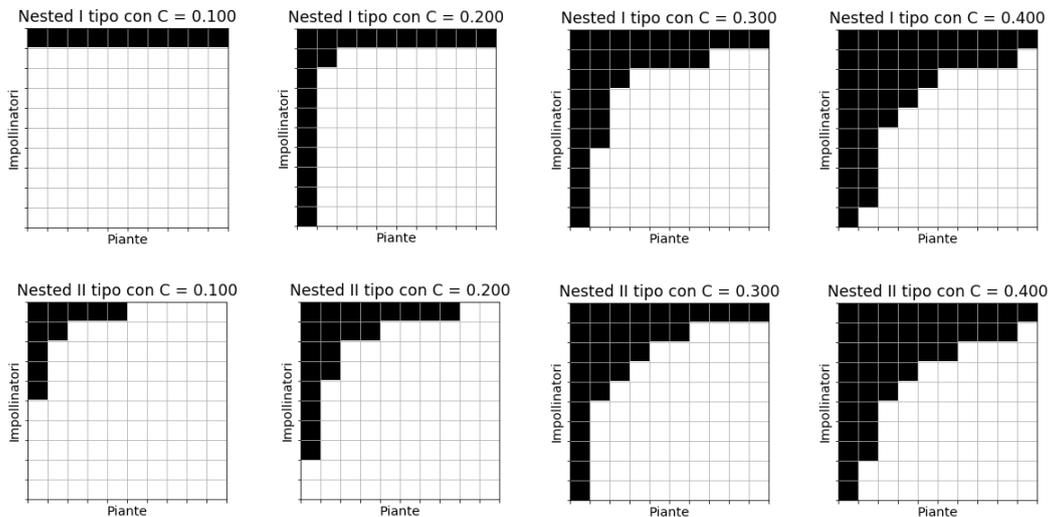


Figura 4.5: Confronto nella disposizione degli elementi di matrice tra il caso *nestedness di I tipo* (riga superiore) e *nestedness di II tipo* (riga inferiore) al crescere della connettanza C . La peculiarità del primo tipo è che connette prima (cioè per valori inferiori di C) tutti i nodi del sistema, al prezzo di una forte asimmetria iniziale e di una minore NODF. Il secondo tipo risulta più simmetrico, bilanciato e realistico per bassi valori di C , sebbene le differenze tra i due casi siano trascurabili già per $C \approx 0.4$.

Nelle figure 4.6 sono riportati: (a) gli studi della biodiversità per i due tipi di *nestedness* e anche per due possibili configurazioni casuali, una in cui la connettività è fissata per ogni matrice ($C = \text{cost}$), e l'altra in cui è fissata³ solo mediamente ($\langle C \rangle = C$); (b) le variazioni

³ovvero se per esempio $S_1 = S_2 = 10$ e $C = 0.35$ nel primo caso si genereranno sempre matrici random con 35 elementi, nel secondo saranno invece generate con una distribuzione di media 35

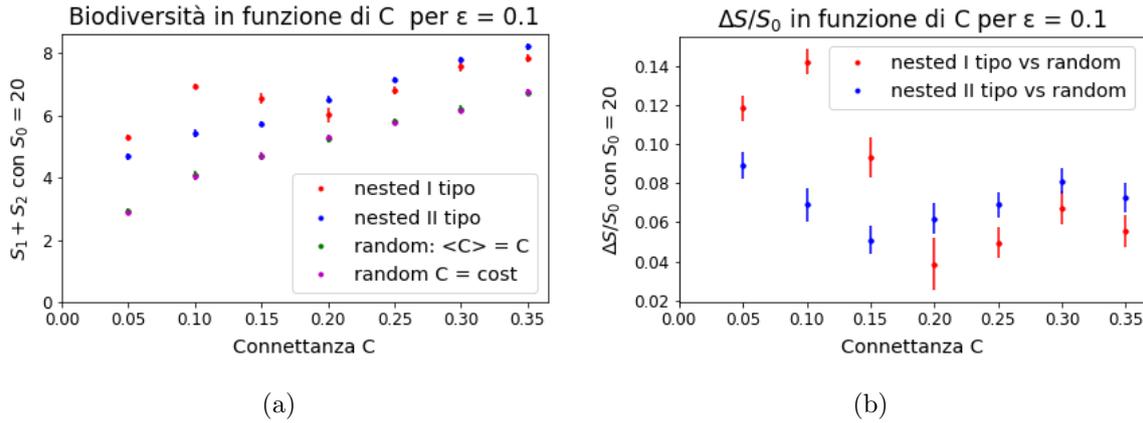


Figura 4.6: (a) Studio della biodiversità per diverse configurazioni (*nestedness di I tipo*, *nestedness di II tipo*, *random* con C fissata e *random* con $\langle C \rangle$ fissata) in regime di debole mutualismo ($\varepsilon = 0.1$) e piccole connettanze C . Si osservano valori inferiori di biodiversità nei due casi random, che risultano compatibili tra loro, rispetto a quelli nested. Si possono notare inoltre un picco per la *nestedness di I tipo* per $C < 0.2$ (dovuto all'asimmetria nell'assemblaggio della matrice discussa in figura 4.5) e la tendenza dei due tipo di *nestedness* a ricongiungersi per $C > 0.2$, con la *nestedness di secondo tipo* che presenta la maggiore biodiversità. (b) Plot delle differenze di biodiversità tra i casi nested e il caso random con C fissata divise per il numero totale di specie iniziali $S_0 = 20$. Notiamo come per $\varepsilon = 0.1$ e $C = 0.35$ si ritrova il picco del 6% riportato in figura 4.3(b), ricavato per la *nestedness di I tipo*.

relative (rispetto il numero $S_0 = 20$ di specie iniziali) della biodiversità dei casi nested rispetto a quello casuale con C fissata.

Dal nostro studio concludiamo che:

1. Non è riscontrabile alcuna differenza tra le due tipologie di casi random;
2. Il caso *nestedness di I tipo* presenta un picco "anomalo" per $C < 0.2$, dovuto all'asimmetria delle reti costruite in tal modo per piccole connettività;
3. Il caso *nestedness di II tipo* risulta la configurazione che presenta la maggiore biodiversità all'equilibrio, con un picco realistico⁴ di $\frac{\Delta(S)}{S}$ dell'8% circa per $(\varepsilon, C) = (0.1, 0.30)$, come è possibile vedere in Figura 4.6(b).

E' interessante infine notare come l'asimmetria nel I tipo per $C \leq 0.10$ rappresenti il caso in cui un solo animale impollinatore interagisce con molte piante. In tal caso il nostro modello predice che per ε abbastanza elevate la specie animale interagente sia l'unica a sopravvivere del suo gruppo, poiché riceve un "vantaggio competitivo sleale", mentre *quasi tutte* le piante che hanno legami sopravvivono (8 su 10 quando tutte interagiscono). Tutto ciò dimostra come le interazioni mutualistiche possono aumentare o diminuire la competizione delle specie allo stesso livello trofico a seconda di quanto equamente sono distribuite.

Il secondo metodo d'indagine consiste invece nel fissare sia ε e C e nello scegliere una serie di matrici con valori di NODF differenti tra loro con cui fare delle analisi sistematiche dell'effetto dell'architettura sulla biodiversità. Per far ciò abbiamo considerato in partenza una matrice nested e abbiamo poi "disordinato" la matrice, scambiandone gli elementi a coppie e misurando

⁴a differenza del picco per $C = 0.05$, di valore maggiore, ma relativo a una configurazione a connettività troppo bassa per un sistema reale

la NODF di volta in volta; è stato così possibile utilizzare per le simulazioni matrici con lo stesso numero di elementi, ma valori di nestedness noti e distanziati gradualmente tra loro.

E' possibile osservare nella figura 4.7 l'effetto dello scambio degli elementi sul valore di NODF, che ha un andamento generale decrescente, sebbene soggetto a fluttuazioni. Vediamo invece nella figura 4.8 come anche con questo metodo sia possibile rilevare un aumento significativo della biodiversità in funzione della nestedness, in perfetto accordo con quanto stimato precedentemente.

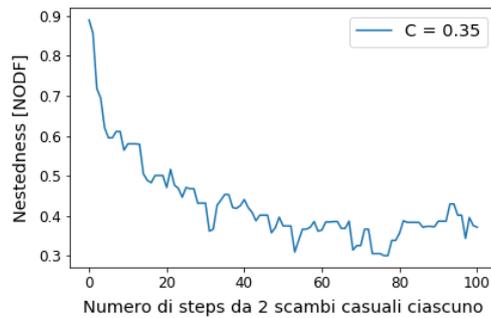


Figura 4.7: Grafico dei valori di nestedness (misurata secondo la NODF) di varie matrici, etichettate con il numero di steps utilizzati per ottenerle a partire da una matrice nested di II tipo. Ogni step consiste di 2 scambi casuali di coppie di elementi di matrice selezionati casualmente. Il rapido calo della NODF per i primi steps mette in risalto la *fragilità* della metrica NODF, che è per questo stata criticata in letteratura [20].

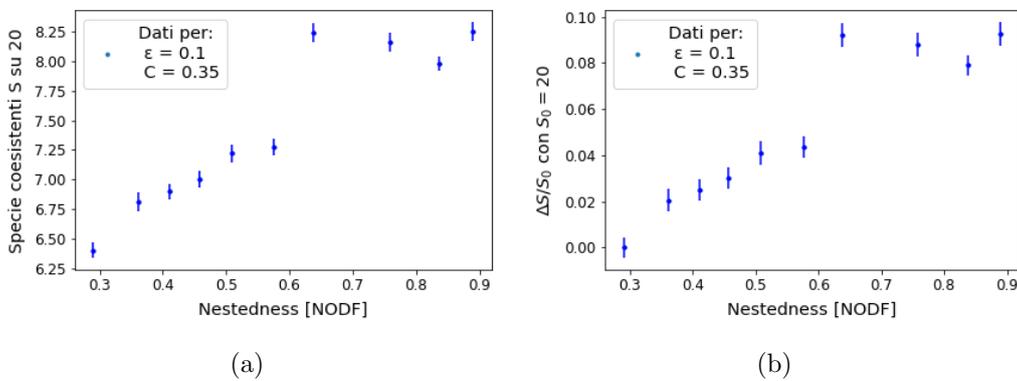


Figura 4.8: (a) Studio della biodiversità al variare della nestedness con ϵ e C fissate. Si può vedere chiaramente come la relazione tra le due grandezze sia crescente. Il cambio di tendenza per $NODF > 0.6$ è imputabile alla fragilità della metrica, come mostrato in figura 4.7: di fatto le 4 matrici considerate con NODF maggiore differiscono tra loro per lo scambio di 4 elementi al massimo. (b) Aumento di biodiversità (rispetto al caso con NODF minore) diviso per il numero di specie iniziali S_0 . Per fare un confronto con gli studi di $\frac{\Delta(S)}{S_0}$ in funzione di ϵ e di C è necessario osservare che la NODF media per le matrici random coincide con il valore asintotico di NODF della figura 4.7, ossia $NODF \approx 0.4$. Si ritrova così il risultato $\frac{(S_{nested} - S_{random})}{S_0} \approx 0.08$, presentato precedentemente per il caso *nestedness di II tipo* e per gli stessi parametri.

Concludiamo dunque che nel nostro modello l'architettura nested favorisce l'aumento della biodiversità e che il suo effetto è particolarmente importante per regimi di mutualismo debole ($\epsilon \approx 0.1$), come suggerito da alcuni lavori in letteratura [16].

Capitolo 5

Conclusioni

Ancora oggi non è completamente chiaro per quale principio o meccanismo le reti ecologiche mutualistiche si strutturino secondo un'architettura nested. Le principali soluzioni proposte per spiegare questo fenomeno si possono dividere in due categorie: quelle che cercano di mostrare come una maggiore nestedness ottimizzi alcune proprietà "statiche" fondamentali nella caratterizzazione ecosistemi e quelle che invece vogliono evidenziare possibili meccanismi evolutivi/adattativi nel processo di accrescimento delle reti che portino alla formazione di questa architettura in modo naturale.

Per la prima categoria alcuni dei risultati rivendicati sono:

- L'architettura nested si è evoluta per minimizzare la competizione interspecifica e aumentare la biodiversità. Le nuove specie hanno più probabilità di sopravvivere se si legano alle specie generaliste, che, avendo statisticamente un'abbondanza relativa maggiore, massimizzano il beneficio che una specie può ricevere da un singolo legame; ciò porterebbe naturalmente a un network nidificato. [18]
- Incrementi nei valori di connettività e nestedness aumentano la stabilità (intesa sia come persistenza¹ che come resilienza² del sistema) delle reti mutualistiche. [19]
- L'architettura nested potrebbe emergere come conseguenza di un principio di ottimizzazione volto a massimizzare la biodiversità nelle comunità mutualistiche. Tuttavia tale architettura sarebbe meno resiliente della controparte casuale. [16]
- La nestedness può essere spiegata come una conseguenza della distribuzione dei gradi dei vertici della rete ed in particolare è fortemente correlata con la loro eterogeneità (come è possibile vedere in Figura 4.2) e con la disassortatività della rete³. [20]

Per la seconda categoria invece:

- Assumendo un meccanismo di ereditarietà da parte di una nuova specie dei rapporti mutualistici della specie da cui si è evoluta, è possibile spiegare come le reti reali presentino una nestedness significativamente più alta delle loro controparti casuali. [21]
- Introducendo una competizione ulteriore tra gli animali impollinatori che condividono uno stesso legame (e quindi sfruttano una stessa risorsa) emergono strategie diverse a

¹percentuale di specie giunte all'equilibrio senza estinguersi

²velocità con la quale la comunità ritorna all'equilibrio dopo una perturbazione

³la tendenza di vertici di un certo grado ad associarsi con vertici di grado differente invece che simile

seconda dell'intensità di questa competizione; ciò si traduce in un'asimmetria tra numero di specie di piante e di animali e nella previsione di regimi in cui per le nuove specie animali può risultare sconveniente legarsi alle specie generaliste. Tutto ciò rappresenterebbe un esempio in cui la struttura *nested* *non* è la migliore scelta per massimizzare la biodiversità e/o la popolazione del sistema. [22]

Questi approcci possono essere visti come due facce della stessa medaglia, l'una volta a evidenziare qual è la tendenza nell'evolvere degli ecosistemi, l'altra nel comprendere più realmente come questa evoluzione avvenga.

In questo lavoro abbiamo voluto contribuire a tali studi, proponendo per la prima volta un modello stocastico interagente, dove abbiamo studiato l'effetto della rete di interazione mutualistica e della sua architettura sulla biodiversità. Abbiamo modellato un ecosistema composto da due gruppi di specie (piante e animali impollinatori ad esempio) accoppiando due Voter Models mean field (senza speciazione) e aggiungendo delle interazioni mutualistiche. Così facendo siamo stati in grado di mostrare tramite simulazioni numeriche che in questo caso:

1. Possono coesistere più specie anche in assenza di speciazione;
2. Una maggiore cooperazione, dovuta ad un maggior numero di interazioni o ad un aumento della loro intensità, aumenta la biodiversità del sistema;
3. L'architettura *nested* potrebbe emergere in natura dalla tendenza del processo evolutivo degli ecosistemi a massimizzare la biodiversità.

Alcuni sviluppi futuri di questo lavoro potrebbero essere:

- Testare le predizioni di questo modello su dati di ecosistemi reali;
- Implementare un meccanismo di accrescimento della rete mutualistica che mostri l'emergere naturale dell'architettura *nested*;
- Introdurre ulteriori meccanismi di interazione nel sistema, come la competizione per lo sfruttamento delle risorse ricavabili dai partner mutualistici;
- Sviluppare metodi analitici con cui fare previsioni su questo modello.

In conclusione con questa tesi abbiamo voluto mostrare come i fisici tramite la meccanica statistica possano dare il loro contributo allo studio di sistemi complessi e interagenti quali gli ecosistemi, la cui comprensione è una sfida cruciale nel contesto attuale, caratterizzato da una drastica perdita della biodiversità terrestre.

Bibliografia

- [1] I. Volkov, J.R. Banavar, S.P. Hubbel, A. Maritan, *Neutral theory and relative species abundance in ecology*, Nature, volume 424, pages 1035–1037, 28 August 2003.
- [2] I. Volkov, J.R. Banavar, S.P. Hubbel, A. Maritan, *Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs*, Nature, volume 450, pages 45–49, 01 November 2007.
- [3] P. Bork, C. Bowler, C. de Vargas, G. Gorsky, E. Karsenti, P. Wincker, *Tara Oceans studies plankton at planetary scale*, Science, Vol. 348, Issue 6237, pp. 873, 22 May 2015.
- [4] S. Azaele, S. Suweis, J. Grilli, I. Volkov, J.R. Banavar, A. Maritan, *Statistical mechanics of ecological systems: Neutral theory and beyond*, Rev. Mod. Phys. 88, 035003, 26 July 2016.
- [5] G. Hardin, *The Competitive Exclusion Principle*, Science, Vol. 131, No. 3409, pp. 1292–1297, 29 April 1960.
- [6] G.F. Gause, *The Struggle For Existence*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1934.
- [7] R.H. MacArthur, *Species packing and competitive equilibria for many species*, Theoretical Population Biology, Vol. 1, pp. 1–11, 1970.
- [8] P. Chesson, *MacArthur’s consumer-resource model*, Theoretical Population Biology, Vol. 37, pp. 26–38, 1990.
- [9] A.J. Lotka, *Elements of mathematical biology*, Dover Publications, 1956.
- [10] V. Volterra, *Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically*, Nature, volume 118, number 2972, pages 558–560, 1926.
- [11] R.H. MacArthur and E.O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, 1967.
- [12] S. Hubbell, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press, 2001.
- [13] N.V. Kampen, *Stochastic Processes in Physics and Chemistry*, Elsevier, 2006.
- [14] C. Gardiner, *Stochastic Methods: A Handbook for the Natural and Social Sciences*, Springer, 2009.
- [15] C. Tu, S. Suweis, J. Grilli, M. Formentin, A. Maritan, *Reconciling cooperation, biodiversity and stability in complex ecological communities*, arXiv:1805.03527, submitted 8 May 2018.

-
- [16] S. Suweis, F. Simini, J.R. Banavar, A. Maritan, *Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks*, Nature volume 500, pages 449–452, 22 August 2013.
- [17] M. Almeida-Neto, P. Guimarães, P.R. Guimarães Jr, R.D. Loyola, W Ulrich, *A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement*, Oikos, volume 117, issue 8, pages 1227–1239, 07 August 2008.
- [18] U. Bastolla, M.A. Fortuna, A. Pascual-García, A. Ferrera, B. Luque, J. Bascompte, *The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity*, Nature, volume 458, pages 1018–1020, 23 April 2009.
- [19] E. Thébault, C. Fontaine, *Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks*, Science, Vol. 329, Issue 5993, pp. 853–856, 13 Aug 2010.
- [20] C. Payrató Borrás, L. Hernández, Y. Moreno, *Breaking the spell of nestedness*, arXiv:1711.03134, submitted 8 Nov 2017.
- [21] K. Takemoto, M. Arita, *Nested structure acquired through simple evolutionary process*, Journal of theoretical biology, 2010.
- [22] S. E. Maeng, J.W. Lee, D.-S. Lee, *Mutualistic network maximizing species abundance under exploitative competition*, arXiv:1804.00791, submitted 3 Apr 2018.