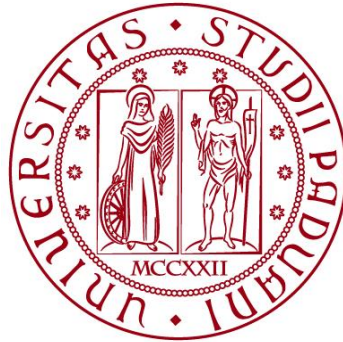


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea magistrale in Biologia Evoluzionistica



TESI DI LAUREA

Ecologia e conservazione dei Condroitti nello Stretto di Sicilia: implicazioni del grado di aggregazione delle specie in un modello di rete trofica

Relatore: Prof. Alberto Barausse

Dipartimento di Biologia – Università degli studi di Padova

Correlatore:

Dott. Davide Agnetta, Istituto Nazionale di Oceanografia e di geofisica Sperimentale - OGS

Dott. Carlo Zampieri, Dipartimento di Biologia - Università degli Studi di Padova

Laureando: Mirko Forastiere

ANNO ACCADEMICO 2021/2022

Indice

1	Introduzione	4
1.1	Modelli per la gestione	5
1.2	L'importanza ecologica dei Condroitti	5
1.3	Demografia	6
1.4	Il ripristino di un ecosistema	7
1.5	Formalizzazione di un Ecosistema	8
1.5.1	Rete Trofica	9
1.5.2	Flussi	9
1.6	Aggregazione	10
1.7	Obiettivi	10
2	Cenni di modellistica ecologica delle reti trofiche	13
2.1	Ecopath with Ecosim - EwE	13
2.1.1	Equazioni di Bilancio	13
2.1.2	Input	14
2.1.3	Produzione e Consumo	15
2.1.4	Landings e Discards	15
2.2	Modello Originale	15
2.3	Nuove Aggregazioni	16
2.4	Aggregazione nei modelli trofici	17
2.5	Indicatori	17
2.5.1	Matrice dei Flussi	17
2.5.2	Total System Throughput e Throughflow	18
2.5.3	Link Density, Connectance Index e Trophic Depth	18
2.5.4	System Omnivory Index - SOI	19
2.5.5	Indicatori di Informazione	20
2.5.6	Finn's Cycling Index - FCI	21
2.5.7	Mixed Trophic Impact - MTI	21
2.5.8	Keystoneness	23
2.5.9	Sinergismo e mutualismo	23
3	Metodi	25
3.1	Raccolta dei dati	25
3.1.1	Profondità	26
3.1.2	Temperature	26
3.1.3	Modello Ecopath originale	27
3.1.4	Diete risolte	28

3.1.5	Aspect Ratio - A	28
3.2	Trasformazione dei dati	28
3.2.1	Consumo - Q/B	30
3.2.2	Produzione - P/B	31
3.2.3	Landings e discards	32
3.2.4	Diete: correzione per FG ambigui	32
3.2.5	Diete: uniformazione	32
3.2.6	Disaggregazione dei gruppi	35
3.3	Aggregazione dei dati	35
3.3.1	Scelta dei modelli	35
3.4	Network analysis	36
3.4.1	Flussi	36
3.4.2	Ecopath	37
3.4.3	enaR	38
3.4.4	EcoNet	38
4	Risultati	41
4.1	Coerenza interna dei modelli Ecopath	41
4.2	Complessità	42
4.3	Finn's Cycling index - FCI	43
4.4	Sinergismo e mutualismo	43
4.5	Ascendency, overhead e capacity	43
4.6	Mixed trophic impact - MTI	44
4.7	Keystoneness	45
5	Discussione	47
5.1	Modelli	47
5.2	Indicatori	47
5.3	Stabilità degli indicatori	50
6	Conclusioni	51
	Bibliografia	53
A	Tabelle supplementari	59

Capitolo 1

Introduzione

Gli ecosistemi sani e ben funzionanti sono una risorsa naturale importante per la vita sulla Terra. Senza di essi non potrebbe esistere l'abbondanza e la diversità di specie che oggi possiamo osservare. La biodiversità è una caratteristica fondamentale per mantenere vitale un ambiente, ma non è banale chiedersi in che modo possa influenzare altre parti dell'ecosistema. Le prove dell'importanza della varietà di specie sono numerose [1]–[5] e mostrano che è importante conservare un ambiente tramite la corretta gestione del suo biota.

La perdita di biodiversità e degli ecosistemi incontaminati è un problema equamente etico e pratico [6], e in quanto tale deve essere affrontato sia incentivando l'interesse alla salvaguardia dell'ambiente sia migliorando le tecniche che permettono di quantificare il beneficio che deriva dalla conservazione di un'area, non limitatamente all'aspetto economico ma tenendo in considerazione anche altre categorie di vantaggi.

Particolare importanza è affidata ai predatori apicali che rivestono un ruolo fondamentale nel funzionamento della struttura dell'ecosistema, tramite vari processi come ad esempio quello derivante dalle cascate trofiche, oppure tramite gli effetti diretti che provocano sulle loro prede, tra i quali la modifica del comportamento [7]. È noto che la rimozione di un predatore apicale può avere conseguenze profonde sulla conformazione dell'ecosistema e sui rapporti che sussistono fra le specie.

In campo marino il ruolo di predatore apicale è generalmente ricoperto dai Condroititi, che perciò diventano una categoria importantissima nella gestione e nella protezione degli ecosistemi marini. La perdita di queste specie in passato ha già portato a conseguenze disastrose per l'ambiente [8]. L'epoca attuale è stata battezzata Antropocene ed è caratterizzata da alterazioni marcate sull'ambiente che colpiscono tutte le parti costituenti di un ecosistema, dall'ambiente al singolo esemplare. I cambiamenti climatici insieme alle altre pressioni umane porteranno al rapido declino di molte popolazioni animali e vegetali. Perciò è necessario anticipare le conseguenze ed eventualmente agire in modo da limitare il deterioramento della biosfera.

Per farlo sono necessari strumenti teorici robusti che permettano di esaminare analiticamente il ruolo delle diverse specie e le caratteristiche olistiche degli ecosistemi, che sono le proprietà derivanti dall'interazione delle specie fra loro e con l'ambiente.

1.1 Modelli per la gestione

Un modello è una rappresentazione della realtà, ottenuta da un processo di parametrizzazione delle componenti che la costituiscono. Nel caso degli ecosistemi i modelli diventano rapidamente molto complessi a causa della fitta rete di relazioni che li caratterizzano. Una volta ottenuto un modello è, almeno teoricamente, possibile simulare gli effetti dovuti alla variazione di tutti i parametri che lo descrivono. Tuttavia la complessità degli ecosistemi non permette generalmente al modello di avere una tale capacità predittiva.

Estes *et al.* (2011) [9] sottolineano che spesso non è possibile prevedere inequivocabilmente gli effetti della rimozione di un predatore, almeno finché questo non è stato completamente rimosso dall'ecosistema. A questo punto però, anche la capacità di recupero del sistema è intaccata e spesso non è più possibile tornare allo stato originario. Si parla anche di *phase shift*, cioè un cambiamento repentino della struttura ecosistemica, regolato da uno o pochi fattori.

Un modo per applicare i modelli ecologici in campo gestionale è integrare le informazioni che derivano dall'osservazione diretta dello stato di un ecosistema e quelle che invece provengono da calcoli sul modello. Trovando le correlazioni giuste fra i dati e gli indicatori del modello si possono evidenziare caratteristiche importanti degli ecosistemi e si può capire quali elementi occupano un ruolo importante nel sistema.

1.2 L'importanza ecologica dei Condroitti

In ambito marino a causa della maggiore difficoltà delle misurazioni e dei costi più elevati per sondare integralmente un ecosistema, i dati raccolti sono spesso poco dettagliati e solo recentemente si è manifestato un maggiore interesse per collezionare dati spazialmente e temporalmente espliciti, che potrebbero portare alla luce nuove caratteristiche e *driver* di un ecosistema.

L'importanza di alcune specie chiave, tra cui i grandi predatori marini, è stata ipotizzata e verificata in passato [7]. Lo stato di conservazione dei Condroitti però non è migliorato, e la richiesta di dati accurati da parte delle organizzazioni regionali di gestione della pesca non ha portato ad una migliore chiarezza sulla condizione di queste specie [10].

La storia evolutiva dei Condroitti li ha portati a sviluppare tratti di *life history* che li rendono molto suscettibili anche a piccoli sforzi di pesca. L'età di maturità è elevata e le risorse vengono investite sulla crescita di pochi giovani esemplari piuttosto che sulla fecondità. Teoricamente la selezione associata alla pesca potrebbe portare ad una diminuzione della soglia di maturità e ad un aumento di fecondità, tuttavia non ci sono abbastanza evidenze di tali risposte compensatorie [11]. Tutte queste proprietà peculiari diventano di particolare rilevanza in ottica gestionale, proprio perché il rischio di un rapido declino delle popolazioni è elevato, e in alcuni casi è già accaduto portando alla conseguente perdita dell'ecosistema originario (documentato per il caso delle Bermuda [8]).

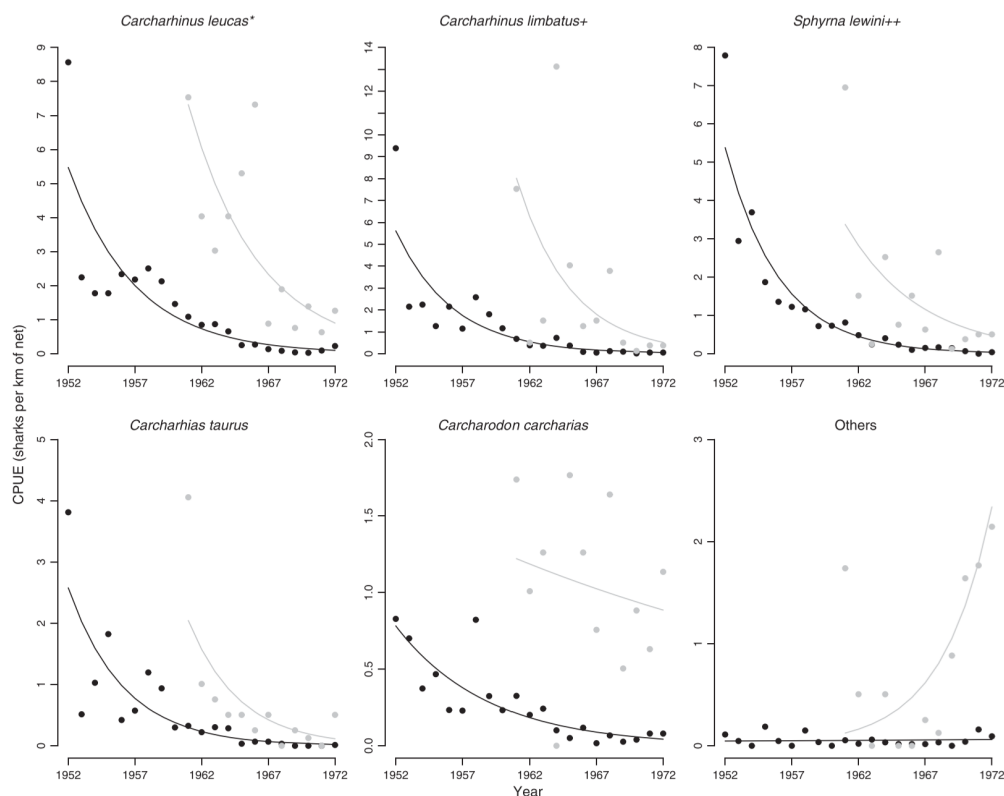


Figura 1.1: CPUE (Catches per unit effort) per alcune specie di squali interessate dal programma di netting in Main Beach (in nero) e Brighton Beach (in grigio) a Durban, Sud Africa, fino al 1972. Il gruppo 'Others' include specie pelagiche come *Isurus oxyrinchus*, *Prionace glauca*, *Galeocerdo cuvier*.

Grafico riprodotto su licenza da: [7]

1.3 Demografia

Alcune popolazioni marine sono già altamente sfruttate e in quanto tali contano un numero di esemplari minore a quello prevedibile in assenza di perturbazioni esterne. Inoltre, l'andamento demografico delle popolazioni di queste specie è altamente influenzato dalle fluttuazioni stocastiche e questo può provocare la scomparsa della popolazione e in seguito della specie, portando a conseguenze a volte irreversibili [9]. In passato è stata giustificata la diminuzione fino al 70% di una popolazione, in quanto in linea con l'obiettivo di massimizzare l'estrazione di risorse e mantenere le popolazioni al rendimento massimo sostenibile (MSY). Diminuire la densità delle specie può infatti aumentarne temporaneamente la produzione, ad esempio per rilascio dai predatori o per ridotta competizione per le risorse. Tuttavia questo tipo di ragionamento potrebbe provocare gravi perdite in termini ecologici poiché il MSY è un punto di equilibrio instabile e perciò fluttuazioni demografiche considerevoli potrebbero indurre l'estinzione delle popolazioni più sfruttate [12]. Altri possibili bias che si potrebbero nascondere nella gestione delle catture sono la scarsa precisione delle misurazioni e l'applicazione di modelli di popolazione, i quali non possono catturare la realtà molto più complessa di un ecosistema e, pur essendo

importanti per spiegare i rapporti di causalità fra i suoi elementi, non vanno intesi come strumenti predittivi in campo gestionale [12].

Gli squali, in particolare, stanno subendo gli effetti più intensi della pesca, infatti la loro densità ha raggiunto minimi storici [12]. In parte ciò è dovuto alle loro caratteristiche di life history e alla mancanza di compensazione *density-dependent* [7], [13], ma a questo si aggiungono pratiche di controllo letale che aggravano le condizioni di queste specie. Un esempio rilevante si trova nei dati ricavati dalle operazioni di *netting* (Figura 1.1) eseguite in Sud Africa e Australia per proteggere i bagnanti. Nel giro di circa 20 anni a causa delle reti di protezione installate, la popolazione di molte specie di squali è diminuita drasticamente. Sulla base di queste informazioni è evidente la suscettibilità alla pesca per queste specie, in particolare per quelle costiere (Figura 1.1).

Una caratteristica notevole degli effetti dell'attività umana sulle specie ittiche è che dal 1992 in poi mentre il tasso di declino per la maggior parte dei teleostei è diminuito, per i Condroidi è aumentato significativamente, indicando quindi l'urgenza di pratiche volte alla loro protezione. [12], [13].

Alcuni metodi disponibili per salvaguardare queste specie comprendono la creazione di un'area marine protetta e l'utilizzo di reintroduzioni degli esemplari. La protezione dell'habitat è spesso l'alternativa preferita alle reintroduzioni o altre pratiche più invasive: a suo favore ci sono argomentazioni di tipo sia economico che biologico, in quanto è un'operazione che costa relativamente poco e non presenta alcune problematiche legate al restocking. Al contrario programmi di reintroduzione, se non opportunamente strutturati, possono portare a ibridizzazione e introggressione [14], minacciando potenzialmente la diversità genetica e la resilienza dell'ecosistema. Tuttavia gli studi che hanno analizzato gli effetti delle aree marine protette sulle popolazioni di pesci sono ancora relativamente pochi con risultati promettenti ma molto dipendenti dal contesto. In entrambi i casi è essenziale informare correttamente la gestione delle aree con dei modelli ecologici capaci di prevedere le conseguenze in modo adeguatamente preciso e adatti a fornire indicazioni su una scala temporale ragionevolmente verificabile [15].

1.4 Il ripristino di un ecosistema

La capacità di un ecosistema nel resistere alle perturbazioni è determinata dalla sua resilienza [16]. Questa caratteristica risulta essenziale affinché anche i grandi cambiamenti, dovuti ad esempio al clima e alla presenza dell'uomo, siano almeno in parte tollerati. Il crescente interesse nel ripristino degli ecosistemi minacciati è mitigato da ragioni economiche, infatti l'investimento iniziale potrebbe scoraggiare gli stakeholder. Di conseguenza alcuni studi hanno analizzato le potenzialità economiche del ripristino di un ecosistema [17] per incentivare gli investimenti nel settore ambientale.

Secondo Groot *et al.* (2013) [17] la maggior parte degli habitat genera un ritorno economico, tuttavia gli ambienti costieri sono i più difficili da gestire e richiedono un maggiore lavoro, perciò mostrano un rapporto fra benefici e costi più basso. Questi risultati possono essere usati a sostegno dell'importanza della protezione dell'habitat rispetto ad una restaurazione dello stesso, infatti

grazie alle minori spese il rapporto fra vantaggi e costo risulta maggiore di 1 in tutti gli scenari analizzati.

Per affermare questo tipo di previsioni sono però necessari strumenti teorici robusti che permettano di stimare con elevata precisione gli effetti. In quest'ottica anche i modelli trofici diventano una risorsa importante. L'effetto delle interazioni trofiche sulla struttura di un ecosistema è innegabile ma ancora sono pochi i casi di rimodellamento e restaurazione *attraverso* la manipolazione delle popolazioni di predatori apicali. Spesso gli effetti sono dipendenti dal contesto e quindi non portano sempre al risultato atteso [18]. Inoltre la rete trofica è solo un aspetto di un sistema più ampio e complesso, che comprende anche interazioni mutualistiche, tra organismi e ambiente e la variazione del comportamento individuale.

I predatori apicali rimangono comunque un aspetto fondamentale per stabilità e maturità di un ecosistema: è appurato che ecosistemi con un forte controllo top-down subiscono meno gli effetti negativi causati da specie invasive e altri cambiamenti sistemici [18].

Nonostante questi tipi di modelli non abbiano ancora la possibilità di prevedere con esattezza lo stato nel tempo di un sistema, rimangono comunque degli ottimi strumenti da affiancare ad altre risorse. Sulla base di tutte le informazioni disponibili oggi, ci si attende lo sviluppo di nuovi strumenti teorici robusti che rispettano alcune caratteristiche finora trascurate ma che potrebbero essere rilevanti per una migliore gestione. McMahan (2011) [19] afferma che nuovi modelli dovrebbero includere la quantificazione degli errori, le risposte evolutive delle specie e gli effetti sulla variabilità. L'aspetto negativo di questo tipo di formalizzazione è l'aumento significativo di parametri nei modelli, quindi in assenza di dati accurati c'è il rischio di ottenere risultati distorti o comunque non con scarsa confidenza e poco generalizzabili.

1.5 Formalizzazione di un Ecosistema

Gli ecosistemi sono sistemi aperti, dinamici e ad elevata complessità, dovuta sia al numero di elementi che li compongono sia alla grande varietà nelle interazioni. Per poter ottenere dei modelli ecologici verosimili risulta quindi necessario eseguire delle semplificazioni, ad esempio raggruppando gli elementi del sistema ritenuti analoghi per la loro funzione. Altri metodi per diminuire la complessità del modello consistono nel limitarne l'estensione temporale e spaziale.

Un modello di rete trofica include tutte o le principali specie presenti in un ecosistema e le rappresenta sotto forma di gruppi funzionali (FG) detti anche *box*. Ogni gruppo può essere composto da specie differenti, a patto che ci siano le condizioni necessarie per poterle raggruppare. Generalmente i gruppi funzionali sono ottenuti basandosi sui dati di dieta delle specie, in quanto questa è una buona rappresentazione della nicchia ecologica che la specie occupa [20]. Le interazioni energetiche fra membri di un sistema e con l'esterno possono essere descritte come flussi: la predazione, il parassitismo, la decomposizione e la fotosintesi sono tutti esempi di attività che generano flussi. L'insieme di questi è rappresentabile da una rete, cioè un *network* in cui i nodi corrispondono ai

FG e sono collegati da archi (detti anche link o connessioni) che rappresentano i flussi. Il network, o grafo, permette di calcolare degli indici a livello dell'intero ecosistema che possono essere utilizzati per analizzare proprietà olistiche non evidenti dalle semplici osservazioni dirette [21].

1.5.1 Rete Trofica

Una rete trofica rappresenta staticamente i flussi di energia e le interazioni trofiche in un ecosistema [22]. Dalle reti trofiche è possibile analizzare gli effetti diretti e indiretti fra le specie che compongono l'ecosistema. Questi sono essenziali per capire l'importanza delle componenti e per poter avere una stima delle possibili conseguenze causate dalla rimozione o dal restauro di alcune specie chiave [23].

1.5.2 Flussi

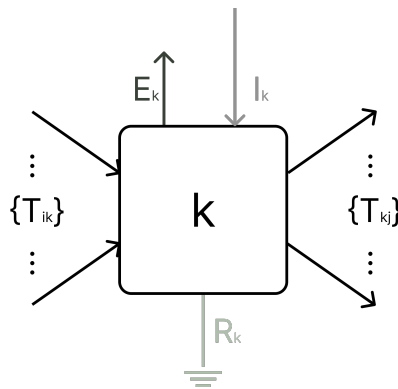


Figura 1.2: Rappresentazione grafica dei flussi relativi ad un gruppo k . $\{T_{ik}\}$ rappresenta l'insieme dei flussi entranti. $\{T_{kj}\}$ l'insieme di quelli uscenti. R_k è la dissipazione del gruppo. E_k è il flusso di export, mentre I_k è l'import

I flussi della rete sono direzionali, possono essere interni, cioè diretti a nodi componenti dell'ecosistema, oppure possono essere di *export* e di *import* cioè che escono ed entrano dal sistema, rispettivamente (Figura 1.2). I flussi interni hanno un'intensità proporzionale al grado di interazione fra le specie, quindi dipendono dal consumo di ogni predatore e dalla sua preferenza di dieta nei confronti delle altre specie. I discards dovuti alla pesca e il cibo non assimilato sono invece flussi interni che vanno al pool di detrito (i gruppi non viventi di un ecosistema).

I flussi di import/export invece comprendono lo sbarcato (detto anche *landings*), la respirazione, l'immigrazione e l'emigrazione. Si considera import anche la parte di consumo di un gruppo che si ciba di popolazioni esterne al sistema. Le richieste energetiche di un organismo che non includono la produzione di nuovo tessuto vengono racchiuse nel flusso di respirazione, presente per tutti i gruppi viventi. L'energia assorbita dagli autotrofi è invece espressa dalla loro produzione che compare come input per questi gruppi.

1.6 Aggregazione

L'effetto dell'aggregazione delle specie in poche variabili descrittive è stato oggetto di studio, in particolare per valutare l'errore associato alle stime [24], [25]. Anche in questo caso, per ottenere risultati generalizzabili, sono state fatte diverse assunzioni sul modello di partenza. Nei casi in cui queste sono valide è possibile asserire che l'errore sulle stime viene minimizzato quando le specie aggregate hanno un *turnover rate* simile, e quando si aggregano specie poco abbondanti con specie simili molto presenti.

Uno studio recente mostra che, almeno in ambito terrestre, nel caso degli *Individual-Based Models* (IBM), l'effetto dell'aggregazione porta a maggiori errori sulla stima della biomassa delle specie presenti [26]. Per gli ecosistemi marini spesso però esistono paradigmi profondamente diversi che potrebbero giustificare l'aggregazione. Ad esempio è noto che la struttura di una comunità in sistemi pelagici è dominata dal rapporto di taglia fra preda e predatore [27], mentre in sistemi terrestri ciò non è vero.

Per tutti questi motivi le pratiche di aggregazione per gruppi ittici sono spesso state condotte per similarità di dieta o similarità di taglia. La possibilità di utilizzare il turnover rate come variabile di aggregazione è avvalorata anche dal fatto che correla con la taglia di una specie [27].

Definire quali attributi controllare in seguito ad un'aggregazione non è un compito da banale. Diversi indicatori reagiscono in modo differente in base al tipo di aggregazione e al contesto in cui si trovano. Ad esempio *Angelini et al. (2005)* [28] hanno riportato una decisa invarianza per 2 indicatori di *informazione* del sistema (Ascendency e Overhead), Mentre *Abarca-Arenas et al. (2002)* [29] riportano un andamento meno costante, dipendente dal tipo di aggregazione scelto. Determinare quali sono le componenti più importanti e come agiscono sul valore degli indicatori dell'intero sistema è quindi un aspetto importante per la modellistica ecologica che non ha ancora trovato una descrizione completa.

1.7 Obiettivi

Sulla base di quanto descritto, è fondamentale sapere cosa comporta la diversa aggregazione delle specie nei modelli di rete trofica per migliorare la conoscenza ecologica e per una loro migliore interpretazione in chiave gestionale. Conoscere in modo approfondito i fattori che regolano i parametri e le caratteristiche di un modello permette agli ecologi di capire come rispondere con azioni mirate ed efficaci alle pressioni che possono minacciare un ecosistema. Perciò gli obiettivi principali di questo lavoro sono:

1. Determinare come il diverso grado di aggregazione in un modello di rete trofica possa influire sul ruolo chiave negli ecosistemi attribuito ai Condroititi
2. Valutare la sensibilità di alcuni indicatori al variare del tipo di aggregazione

3. Evidenziare, dove possibile, il possibile uso degli indicatori in campo gestionale

Il modello di riferimento scelto è descritto in Agnetta *et al.* (2019) [30] e rappresenta l'ecosistema marino dello Stretto di Sicilia. Il modello è stato costruito con il software *Ecopath with Ecosim* [31] e comprende 4 gruppi di Condroitti per i quali tuttavia sono disponibili dati a maggiore risoluzione. Ciò rende possibile creare i nuovi modelli a definizione ecologica variabile e quindi di comparare analiticamente i risultati dei vari modelli. Per poter eseguire l'analisi descritta in questo lavoro si assume che il modello di riferimento sia una valida descrizione dell'ecosistema scelto.

Capitolo 2

Cenni di modellistica ecologica delle reti trofiche

2.1 Ecopath with Ecosim - EwE

Il software *Ecopath with Ecosim* permette di semplificare il processo di parametrizzazione di un ecosistema implementando diverse routine automatizzate che stimano vari parametri a partire da dati misurabili.

2.1.1 Equazioni di Bilancio

In un modello Ecopath l'assunzione di base è che la massa nel sistema sia conservata, almeno nell'intervallo di tempo considerato, che è un'ipotesi meno stringente rispetto a quella di stato stazionario. EwE formalizza il bilancio del sistema tramite 2 equazioni fondamentali, che descrivono per ogni gruppo la produzione di biomassa e il bilancio energetico [31].

Bilancio di Massa La prima equazione di bilancio esprime il termine di *Produzione* di ogni gruppo i , scomponendolo in più fattori:

$$P_i = Y_i + B_i M2_i + E_i + BA_i + P_i(1 - EE_i) \quad (2.1)$$

dove per ogni gruppo i :

- P_i è la produzione totale
- Y_i è la cattura dovuta alla pesca
- B_i è la biomassa totale
- $M2_i$ è il tasso di predazione totale
- E_i è il tasso di migrazione netto, definito come tasso di emigrazione meno il tasso di immigrazione
- BA è il tasso di accumulo di biomassa

- EE_i è detta *Ecotrophic Efficiency* e definisce la proporzione di produzione utilizzata all'interno del sistema. Il termine $P_i(1 - EE_i) = M0_i \cdot B_i$ descrive quindi un tasso di 'altra mortalità' non inclusa nella pesca e nella predazione.

Applicando il bilancio su tutti i gruppi si ottiene un sistema di n equazioni lineari, dove n indica il numero di gruppi nel sistema. È importante notare che grazie alla presenza del termine BA_i è possibile includere anche casi in cui la biomassa del gruppo non rimane invariata nel tempo.

In base ai dati disponibili si possono presentare 2 casi:

- Sistema sovra-determinato: il numero di incognite è minore del numero di equazioni. Se le equazioni non sono consistenti fra loro, la stima calcolata dei parametri è quella che minimizza le discrepanze.
- Sistema sotto-determinato: il numero di incognite è maggiore del numero di equazioni. In questo caso il risultato è un set di parametri che corrisponde a una delle possibili soluzioni al sistema di equazioni.

Bilancio Energetico Ogni gruppo, chiamato anche *box*, deve presentare un equilibrio fra input e output energetico, formalmente si può scrivere

$$Q_i = P_i + R_i + U_i \quad (2.2)$$

dove per ogni gruppo i

- Q_i è il consumo
- R_i è la respirazione
- U_i è detto *unassimilated food*, rappresenta la parte di cibo consumato dal predatore che non viene utilizzato per il suo metabolismo. Include quindi sia ciò che non viene ingerito dal predatore, sia ciò che una volta ingerito non è assimilato e viene escreto.

Il significato di questa equazione è facilmente interpretabile: il termine a sinistra rappresenta il flusso entrante in i , mentre l'espressione a destra è la somma dei flussi uscenti dallo stesso gruppo. In questo modo è assicurato il bilancio energetico dell'intero sistema.

2.1.2 Input

I dati necessari per risolvere il sistema sono la biomassa B_i , il rapporto tra produzione e biomassa P/B , il rapporto fra il consumo e la biomassa Q/B , e l'efficienza ecotrofica EE . In questo modo è possibile calcolare il tasso di migrazione E o alternativamente il tasso di accumulo di biomassa BA .

Se invece si vuole stimare uno di questi parametri, oltre a inserire i 3 parametri rimanenti è necessario fornire per ogni gruppo i parametri:

- Tasso di cattura Y
- Tasso di migrazione netta E

- Tasso di accumulo di biomassa BA
- Composizione della dieta DC

2.1.3 Produzione e Consumo

Per produzione si intende la formazione di nuovo tessuto da parte di un gruppo nel periodo di tempo considerato, espressa nelle unità di misura scelte. La produzione di un gruppo è in parte compresa nel consumo dei suoi predatori, in modo proporzionale alla loro preferenza per la preda.

2.1.4 Landings e Discards

I modelli in campo marino devono tener conto del grande impatto sulle specie dovuto alla pesca. Questa attività può essere parametrizzata dal termine *landings* che rappresenta la biomassa catturata ed esportata sulla terraferma, e dagli scarti (detti anche *discards*), cioè la biomassa catturata che viene ributtata in mare, entrambe espresse nelle unità di misura del sistema. Mentre il primo parametro è considerato un vero e proprio export per la specie catturata, il flusso di discards finisce nei gruppi di detrito. Si può anche specificare quale percentuale di discards sopravvive e quindi rimane nel gruppo pescato originale.

2.2 Modello Originale

Tabella 2.1: Sigle dei FG del modello originale e contenuto corrispondente.

† La *Chimaera monstrosa* è stata inserita insieme alle razze per la similarità ecologica con le altre specie del gruppo.

FG	Contenuto
RSH	Razze e mante della provincia neritica (<i>shelf</i>)
RSS	Razze e mante [†] della provincia oceanica (<i>slope</i>)
SSH	Squali della provincia neritica (<i>shelf</i>)
SSS	Squali della provincia oceanica (<i>slope</i>)

Il modello di riferimento preso da Agnetta *et al.* [30] comprende l'area dello Stretto di Sicilia, mostrata in figura 2.1. È un'area soggetta ad *upwelling*, sia grazie alle correnti generate dai vortici, sia a causa dei forti venti che permettono un aumento di produzione nelle zone costiere. Alcune zone costiere di quest'area sono degli hotspot di biodiversità, perciò è importante determinare lo stato di questo ecosistema per poter preservare le molte specie che lo abitano.

Il modello è stato implementato tramite *Ecopath with Ecosim*. I vari taxa presenti nell'area sono stati aggregati in 72 gruppi funzionali (FG) compresi 3 gruppi di detrito e 4 di Condritti (vedi Tabella A.1). Per ognuno di questi è stata determinata:

- la composizione della dieta (DC)

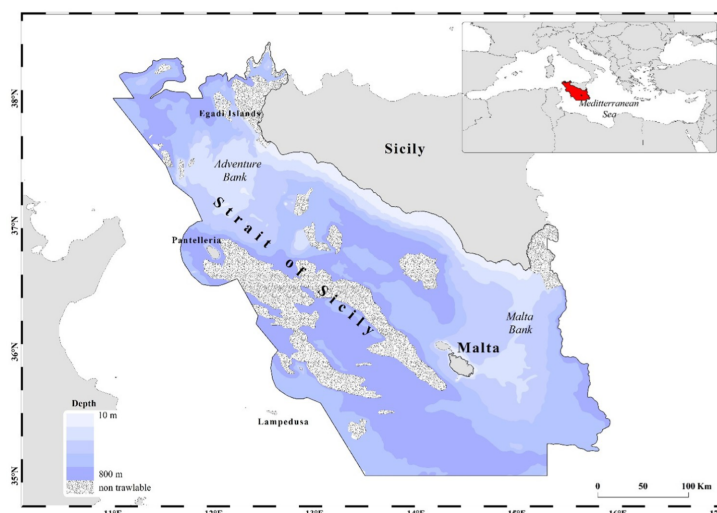


Figura 2.1: Area del modello di rete trofica descritto in Agnetta *et al.* [30]

Fonte: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210659.g001>

- la biomassa nell'area ottenuta per elaborazione dei sondaggi MEDITS
- le catture dovute alla pesca
- la produttività per i gruppi di plankton e le concentrazioni del detrito, attraverso l'elaborazione dei dati forniti da COPERNICUS MedMFC
- gli effetti della migrazione, significativi per le due specie *Thunnus thynnus* e *Xiphas gladius*

La formazione dei cluster è avvenuta tramite un'analisi multivariata utilizzando la similarità fra le diete e fra i tratti di life history (*growth* e *mortality rate*). Infine i gruppi sono stati rifiniti sulla base della conoscenza di esperti, al fine di distinguere al meglio gruppi con caratteristiche ecologiche differenti.

2.3 Nuove Aggregazioni

L'aggregazione di 2 gruppi funzionali consiste nella formazione di un unico gruppo che include le caratteristiche degli elementi che lo compongono. Le variabili estensive come la biomassa vengono semplicemente sommate, per quelle intensive si esegue una media ponderata sul consumo di ogni gruppo, come nel caso della composizione di dieta. Mentre l'aggregazione di 2 gruppi è sempre possibile senza approssimazioni, disaggregare un singolo FG in più parti è un'operazione che richiede nuove informazioni e può essere necessario fare assunzioni sulle caratteristiche dei nuovi gruppi.

Per rendere il più coerenti possibile i vari modelli creati, si è quindi eseguita una singola operazione di disaggregazione a partire dal modello originale (riferito con la sigla ORI), per ottenere il modello con il massimo grado di disaggregazione (chiamato TOT). Tutti gli altri modelli sono stati ottenuti da aggregazioni successive dei gruppi del modello TOT.

I gruppi del modello originale ad essere stati modificati sono i 4 contenenti

Condroitti (RSH, RSS, SSH, SSS Tabella 2.1). Per questi sono state effettuate 2 aggregazioni e 4 disaggregazioni. I parametri calcolati per i nuovi gruppi sono presentati in tabella 2.2.

Proprietà estensive	Proprietà Intensive
Biomassa (B)	Diet Composition (DC)
Consumo (Q)	Detritus Fate (DetF)
Produzione (P)	
Landings e Discards	

Tabella 2.2: Input calcolati per i nuovi modelli aggregati proposti

2.4 Aggregazione nei modelli trofici

Se l'obiettivo è determinare la robustezza degli indicatori di sistema al diverso grado di risoluzione con cui si modella un sistema, allora il metodo di analisi più diretto consiste nell'aggregazione di modelli preesistenti, e la successiva valutazione dei diversi attributi in relazione al grado di aggregazione. Questa routine è stata già applicata in passato [20], [29] per determinare gli effetti sugli indicatori di informazione (ascendancy, overhead e capacity). Abarca-Arenas *et al.* (2002) [29] hanno creato un modello di 50 FG a partire da uno di 36, disaggregando le componenti per cui erano disponibili dati a maggiore risoluzione, assicurandosi che i flussi totali non variassero fra modelli diversi, in modo da rimanere conformi alla versione originale e poter confrontare i risultati. Hanno poi riaggregato questo modello in 19 diversi modi variando sia il numero di gruppi che il tipo, basandosi sulla similarità di dieta fra FG. Il seguente elaborato ripete questo tipo di analisi, limitando l'interesse ai soli gruppi di Condroitti ma espandendo la scelta degli indicatori.

2.5 Indicatori

2.5.1 Matrice dei Flussi

La matrice dei flussi \mathbf{P} contiene per ogni coppia di FG un valore che rappresenta il flusso entrante nel predatore i e uscente dalla preda j (indicato con Q_{ij}). La convenzione scelta è di rappresentare il flusso uscente dal gruppo i ed entrante nel gruppo j con il termine Q_{ij} . La somma lungo la j -esima colonna equivale al flusso totale (*throughflow*) entrante nel gruppo j , mentre la somma lungo l' i -esima riga corrisponde al flusso uscente dal gruppo i . La matrice ha dimensioni $n + 1 \times n + 1$ perché comprende anche una colonna per gli output, cioè i flussi uscenti dal sistema, e una riga per gli input, corrispondenti ai flussi entranti nel sistema.

Tabella 2.3: Matrice dei flussi \mathbf{P} . La riga e la colonna 'Sum' non fanno parte propriamente della matrice, e sono mostrate solo per completezza.

Per ogni gruppo i : T_i^I indica l'inflow in un gruppo, T_i^O indica l'outflow da un gruppo, in condizione di stato stazionario $T_i^I = T_i^O = T_i$ e si dice throughflow. z_i è l'input, y_i è l'output, Q_{ij} è il flusso da i a j . Z e Y sono il flusso totale di input e output nel sistema, rispettivamente. TST è il Total System Throughflow, pari alla somma di tutti i termini T_i

\mathbf{P}	x_1	x_2	\dots	x_n	Outflow	Sum
x_1	Q_{11}	Q_{12}	\dots	Q_{1n}	y_1	T_1^O
x_2	Q_{21}	Q_{22}	\dots	Q_{2n}	y_2	T_2^O
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot	\cdot
x_n	Q_{n1}	Q_{n2}	\dots	Q_{nn}	y_n	T_n^O
Inflow	z_1	z_2	\dots	z_n	0	Z
Sum	T_1^I	T_2^I	\dots	T_n^I	Y	$TST + Z$

Per un sistema in stato stazionario il flusso entrante ed uscente da ogni gruppo si equivalgono, e di conseguenza l'input totale nel sistema è uguale all'output totale dal sistema ($TST + Z = TST + Y$).

2.5.2 Total System Throughput e Throughflow

Si definisce *throughflow* di un gruppo il massimo valore fra flusso totale uscente e entrante da un gruppo. In caso di stato stazionario i due flussi sono uguali. Si distinguono *total system throughflow* (TST) e *total system throughput* (TST_p) secondo la definizione di Latham (2006) [32]. Il TST_p è la somma di tutti i flussi presenti nel sistema, mentre il TST è la somma del throughflow di ogni gruppo. Seguendo la notazione usata in Tabella 2.3

$$TST = \sum_{i=1}^n T_i \quad (2.3)$$

$$TST_p = \sum_{i=1}^n T_i + Z = TST + Z \quad (2.4)$$

La loro interpretazione è semplice: un incremento di questi indicatori indica che qualche flusso all'interno del sistema è aumentato e questo può essere inteso come una forma di 'crescita' dell'ecosistema [33].

Per quanto concerne l'aggregazione, non ci si attende una variazione di questi indicatori data la loro definizione. Aggregare 2 gruppi infatti equivale a sommare le colonne e le righe corrispondenti all'interno della matrice dei flussi.

2.5.3 Link Density, Connectance Index e Trophic Depth

La complessità di una rete è una proprietà molto importante quando applicata agli ecosistemi. La ridondanza delle connessioni e il grado di generalismo dei nodi possono conferire al sistema una maggiore resilienza [34]. Alcune semplici

misure di complessità sono la *link density* e il *connectance index*. Link density è semplicemente il numero di connessioni presenti nella rete diviso il numero di nodi [35]. Il connectance index è un valore adimensionale che equivale al numero di connessioni fra i nodi del sistema diviso il numero di potenziali connessioni ottenibili in un sistema con lo stesso numero di nodi. Corrisponde alla frazione di connessioni effettivamente realizzate rispetto a quelle possibili [36].

Questi indici non considerano però il diverso peso che hanno i flussi all'interno dell'ecosistema. Per tener conto di questa proprietà fondamentale degli ecosistemi è stata definita la *trophic depth* (TD) che comunica il numero di 'ruoli' effettivi presenti. TD è una misura di quanti nodi con funzioni distinte sono presenti nel network e rappresenta il grado di complessità valutando anche l'entità dei flussi presenti [35].

2.5.4 System Omnivory Index - SOI

Le reti con alto grado di onnivoria sono generalmente quelle appartenenti ad ecosistemi giudicati più maturi, perché presentano una struttura trofica interconnessa. Poiché l'onnivoria porta ad aumentare il numero di flussi paralleli e quindi il grado di ridondanza della rete, è una proprietà connessa anche con la resilienza dell'ecosistema. È quindi importante quantificare il numero e l'attività dei gruppi generalisti, che potrebbero diventare un'importante risorsa per la resistenza alle alterazioni ambientali.

All'interno di un grafo diretto, cioè in cui le connessioni sono orientate, si possono ottenere indici che dipendono, oltre che dalla topologia della rete e dall'intensità dei flussi, anche dalla direzionalità delle connessioni. In campo ecologico questa distinzione è molto importante, ad esempio permette di diversificare l'effetto di un predatore che consuma molte prede da quello di una preda consumata da diversi gruppi. L'*Omnivory Index* (OI) rientra in questa categoria di indici e permette di determinare la diversità delle connessioni per un nodo. L'OI è la varianza ponderata dei livelli trofici delle prede del gruppo e viene definito dalla seguente equazione

$$OI_j = \sum_{i=1}^n [TL_i - (TL_j - 1)]^2 \cdot DC_{ij} \quad (2.5)$$

dove TL_i è il livello trofico della preda e il contributo al valore di OI per ogni flusso è pesato rispetto alla percentuale DC_{ij} della preda i nella dieta del predatore j .

È possibile definire un indicatore system-wide che raccoglie le informazioni dell'OI detto *System Omnivory Index* (SOI) [31]

$$SOI = \frac{\sum_{j=1}^n OI_j \cdot \log Q_j}{\sum_{j=1}^n \log Q_j} \quad (2.6)$$

È importante notare che ogni contributo al SOI è ponderato rispetto al consumo totale del predatore j , infatti questo rende il SOI un indicatore dipendente dal TST. Bisogna tenere conto di questa proprietà quando si vuole comparare il SOI fra modelli differenti.

Questo indicatore è poco sensibile alle aggregazioni, proprio perché il flusso totale rimane costante e le connessioni sono pesate rispetto alla DC_{ij} .

Il SOI ha però un bias: un valore elevato può essere osservato sia nel caso in cui l'ecosistema viene ritenuto maturo, oppure quando esiste almeno un gruppo che è connesso a nodi con TL molto diverso [34].

2.5.5 Indicatori di Informazione

La teoria dell'informazione è stata applicata alle reti ecologiche da tempo [37], producendo dei risultati molto utili sia per gli sviluppi teorici dell'ecologia sia per le applicazioni pratiche in campo gestionale. Particolarmente validi si sono rivelati gli indicatori system-wide, cioè riferiti all'intero sistema, che trattano gli scambi bioenergetici nella rete trofica come scambi di informazione [36]. Lo sviluppo di un ecosistema può essere associato ad un aumento di organizzazione, quantificato dalla *Average Mutual Information* (AMI) [33]. È assodato che lo sviluppo di un ecosistema è accompagnato anche da un aumento della sua dimensione energetica, che può essere espressa dall'insieme dei flussi in termini di TST. Per unificare in un unico indicatore l'informazione sull'organizzazione e sulla dimensionalità del sistema, Ulanowicz (1986) [38] ha definito l'Ascendency (A)

$$A = TST \times AMI \quad (2.7)$$

$$A = TST \times \sum_{ij} P_{ij} \log_2 \frac{P_{ij}}{P_j^*} \quad (2.8)$$

dove

- $P_{ij} = J_{ij}/TST$ ed equivale alla probabilità incondizionata che il flusso J_{ij} avvenga.
- $P_{i|k} = J_{ik}/\sum_q J_{iq}$ è la probabilità condizionale che una unità di flusso entri in k sapendo a priori che ha origine da i
- $P_k^* = \sum_q J_{qk}/TST$ è la probabilità che una unità di flusso nel network entri in k [36]

Analogamente sono stati definiti altre 2 componenti dette *capacity* (C) e *overhead* (Φ), tra le quali sussiste la relazione

$$C = A + \Phi \quad (2.9)$$

Ulanowicz [39] interpreta l'ascendency come una misura di quanto sia performante un sistema, infatti comprende sia un fattore che indica in termini assoluti quanto 'esteso' è il sistema (il TST) sia un fattore dipendente dai dalla struttura della rete dei flussi che ne indica l'efficienza. L'Importanza di questo indicatore si osserva in relazione ai 24 attributi di maturità di un ecosistema per Odum [40]. Un aumento di questi attributi si traduce spesso in un aumento di Ascendency e per questo motivo sembra ragionevole non dubitare del seguente 'Principio di Ascendency':

"In assenza di importanti perturbazioni, gli ecosistemi esibiscono una tendenza ad incrementare l'ascendency" [39].

Il termine di overhead riferito all'intero sistema non aggiunge nessuna informazione se è già nota l'ascendency e la capacity perchè questi termini non sono indipendenti (Eq. 2.9). Tuttavia l'overhead riferita ai soli flussi interni (detta *internal overhead*) può essere interpretata come una misura di stabilità del sistema [33].

2.5.6 Finn's Cycling Index - FCI

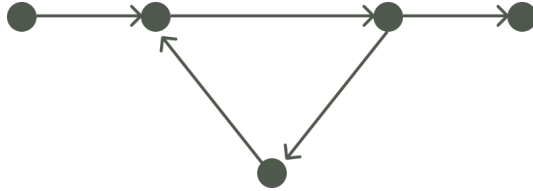


Figura 2.2: Rappresentazione di un ciclo in una rete. Le frecce rappresentano i flussi, i nodi corrispondono agli elementi del sistema.

Originariamente il Finn's cycling index era stato definito come la proporzione dei flussi attraverso percorsi ciclici rispetto ai flussi su percorsi lineari [41]. FCI è stato poi ridefinito come la proporzione dei flussi ciclici rispetto al totale dei flussi nel sistema (TST o TSTp in base alla convenzione) [42], così da ottenere un indicatore che varia all'interno dell'intervallo [0,1].

L'analisi input-output, sviluppata da Leontief [43], permette di calcolare FCI in modo diretto.

Definiamo \mathbf{M} la matrice degli scambi interni, ovvero la matrice $n \times n$ presentata in Tabella 2.3 escludendo i flussi uscenti e entranti. La *fractional inflow matrix* \mathbf{G} si ottiene normalizzando \mathbf{M} rispetto al vettore T^I rappresentato dalla riga *Sum* in Tabella 2.3. La matrice \mathbf{G} rappresenta la composizione di dieta delle specie in assenza di immigrazione. Per il calcolo di FCI è necessaria la matrice inversa di Leontief, che si può dimostrare essere ottenibile dalla seguente equazione

$$\sum_{n=0}^{\infty} G^n = [I - G]^{-1} = L \quad (2.10)$$

Una volta ottenuta L il calcolo di FCI è immediato

$$FCI = \sum_{i=1}^n \frac{T_i}{TST} \cdot \frac{l_{ii} - 1}{l_{ii}} \quad (2.11)$$

dove l_{ii} è l'elemento diagonale i -esimo della matrice L [44] e T_i è l'elemento i -esimo del vettore T^I .

Ci si aspetta che per ecosistemi più maturi il valore di FCI sia più elevato, perché è un segno che l'ecosistema si è sviluppato in modo da essere meno dipendente dagli input, oppure perché le interazioni trofiche si stanno diversificando [36].

2.5.7 Mixed Trophic Impact - MTI

La *mixed trophic impact* (MTI) permette di quantificare l'effetto complessivo di un gruppo del sistema sugli altri. MTI comprende sia le interazioni dirette,

cioè quelle fra nodi collegati da almeno un arco, sia quelle fra gruppi che non sono in rapporto preda/predatore.

Per ottenere il MTI è necessaria la matrice degli impatti netti \mathbf{Q} , i cui elementi q_{ij} si calcolano dall'equazione 2.12. La formula contiene un termine di impatto positivo della preda sul predatore (g_{ij}) e un termine che rappresenta l'impatto negativo che il predatore ha sulla preda (h_{ij}). Formalmente si può scrivere [45]

$$q_{ij} = g_{ij} - h_{ij} \quad (2.12)$$

dove g_{ij} è il rapporto fra il flusso da i a j (f_{ij}) rispetto al totale del flusso entrante nel predatore j , e h_{ij} è la proporzione del flusso da i a j rispetto al totale del flusso uscente dalla preda i , in formula

$$g_{ij} = \frac{f_{ij}}{\sum_{k=1}^n f_{kj}} \quad (2.13)$$

$$h_{ij} = \frac{f_{ij}}{\sum_{k=1}^n f_{ik}} \quad (2.14)$$

La matrice \mathbf{Q} rappresenta gli effetti delle interazioni dirette nel sistema fra tutti i componenti. I valori che q_{ij} può assumere variano da -1 a 1, e per ogni coppia di elementi $q_{ij} = 0$ se non esiste un arco che collega i e j .

Il calcolo di MTI richiede di conoscere tutti gli effetti, diretti e indiretti, che un gruppo ha sugli altri. Per poter definire gli effetti indiretti in termini matematici è necessario introdurre il concetto di cammino.

In un grafo si definisce cammino una sequenza composta da nodi e dagli archi che li congiungono la lunghezza del cammino è definita come il numero di archi attraversati. La matrice \mathbf{Q} rappresenta quindi gli impatti delle specie connesse da un cammino di ordine 1. Si può dimostrare che per ottenere l'effetto dell'interazione fra specie con una distanza di cammino pari a n basta elevare alla n -esima potenza \mathbf{Q} . Seguendo questo ragionamento per conoscere l'effetto globale di una specie sulle altre, bisogna calcolare l'interazione fra le 2 specie considerando tutti i possibili cammini e questo corrisponde alla serie [45]

$$\mathbf{Q} + \mathbf{Q}^2 + \mathbf{Q}^3 + \dots = \mathbf{M} \quad (2.15)$$

Assumendo che questa serie converga, \mathbf{M} si può calcolare da

$$\mathbf{M} = (\mathbf{I} - \mathbf{Q})^{-1} - \mathbf{I} \quad (2.16)$$

ed \mathbf{M} rappresenta la matrice del mixed trophic impact e i suoi elementi sono indicati con m_{ij} . È notevole anche che i valori sulla diagonale di \mathbf{M} sono spesso termini negativi, e descrivono l'effetto della competizione intraspecifica per le risorse. Il valore di m_{ij} varia tra -1 e 1, e se positivo indica che un aumento di biomassa del gruppo i comporta un aumento di biomassa del gruppo j . Il MTI ha però un significato relativo e quindi non è confrontabile fra modelli diversi.

Inoltre non si può utilizzare MTI come uno strumento predittivo, principalmente perché la composizione della dieta è a sua volta dipendente dall'abbondanza delle prede, questo porta ad una variazione significativa dei flussi f_{ij} che si riflette anche su m_{ij} [31].

2.5.8 Keystoneness

Si definiscono specie chiave i taxa che hanno effetti importanti sulla struttura della comunità, non a causa della loro abbondanza ma grazie al ruolo che occupano. Sono specie capaci di modellare l'ecosistema, ad esempio attraverso interazioni trofiche, oppure tramite il loro contributo alla conformazione fisica dell'habitat (come nel caso dei castori) [22]. Ci si aspetta che un buon indicatore di specie chiave correli negativamente con l'abbondanza e positivamente con l'effetto che la specie analizzata ha sulle altre.

Per determinare in modo analitico quali gruppi rientrano in questa categoria è stato sviluppato un indice di "keystoneness". Come *proxy* dell'impatto che una specie ha sulle altre è stato usato il MTI. Se indichiamo con m_{ij} il termine di mixed trophic impact tra gruppo impattante j e gruppo subente i si può stimare l'effetto totale di una specie su tutte le altre dall'equazione

$$\epsilon_j = \sqrt{\sum_{i \neq j} m_{ij}^2} \quad (2.17)$$

Associando questa informazione con quella della biomassa si definisce l'indice di keystoneness (KS)

$$KS_j = \log_{10} [\epsilon_j(1 - p_j)] \quad (2.18)$$

dove p_j indica la biomassa relativa del gruppo j rispetto alla biomassa totale del modello. In questo modo le specie ad avere un KS elevato corrispondono a quelle con elevato impatto trofico sulle altre e con poca biomassa [46]. Con questo indice non si identificano però le specie chiave che modellano la comunità tramite meccanismi non trofici, tuttavia gli esempi di questo tipo sono meno comuni in ambiente marino.

Questo indice viene rappresentato tramite grafici in cui l'asse delle ascisse è il *relative total impact* (RTI) calcolato dalla relazione

$$RTI = \frac{\epsilon_i}{\epsilon_{max}}$$

dove ϵ_{max} è il valore massimo di ϵ per il modello scelto. Per questo motivo per confrontare modelli diversi è necessario che il loro ϵ_{max} sia simile.

2.5.9 Sinergismo e mutualismo

La *utility analysis* (UA) ha gli stessi obiettivi di MTI ed è interpretabile in modo analogo, tuttavia da essa è possibile calcolare gli indicatori olistici (cioè riferiti all'intero sistema) di Sinergismo e Mutualismo. Nella UA le interazioni sono dette mutualistiche quando hanno un impatto positivo sulle due specie interagenti, ovviamente nelle reti trofiche un'interazione diretta non può mai essere mutualistica in quanto la preda sarà sempre negativamente influenzata dal predatore [45]. È comunque possibile stimare se in media le interazioni indirette mutualistiche superano quelle non mutualistiche. L'indice di mutualismo si ottiene dal rapporto del numero di interazioni mutualistiche nel sistema e il resto delle interazioni. Il sinergismo invece è calcolato come rapporto della somma delle intensità delle interazioni mutualistiche rispetto alla somma delle altre interazioni.

Capitolo 3

Metodi

FG	Specie	FG	Specie
RSH	<i>Aetomylaeus bovinus</i>	SSH	<i>Scyliorhinus canicula</i>
RSH	<i>Myliobatis aquila</i>	SSH	<i>Scyliorhinus stellaris</i>
RSH	<i>Raja brachyura</i>	SSH	<i>Tetronarce nobiliana</i>
RSH	<i>Raja clavata</i>	SSH	<i>Mustelus mustelus</i>
RSH	<i>Raja miraletus</i>	SSH	<i>Mustelus punctulatus</i>
RSH	<i>Leucoraja naevus</i>	SSH	<i>Torpedo marmorata</i>
RSH	<i>Leucoraja melitensis</i>	SSH	<i>Mustelus asterias</i>
RSH	<i>Leucoraja fullonica</i>	SSH	<i>Heptranchias perlo</i>
RSH	<i>Raja montagui</i>	SSH	<i>Torpedo torpedo</i>
RSH	<i>Raja asterias</i>	SSS	<i>Hexanchus griseus</i>
RSH	<i>Raja polystigma</i>	SSS	<i>Galeus melastomus</i>
RSH	<i>Rostroraja alba</i>	SSS	<i>Etmopterus spinax</i>
RSH	<i>Dipturus batis</i>	SSS	<i>Dalatias licha</i>
RSH	<i>Dasyatis pastinaca</i>	SSS	<i>Centrophorus uyato</i>
RSH	<i>Bathyraja brachyurops</i>	SSS	<i>Squalus acanthias</i>
RSH	<i>Raja radula</i>	SSS	<i>Squalus blainville</i>
RSH	<i>Pteroplatytrygon violacea</i>	SSS	<i>Centrophorus granulosus</i>
RSS	<i>Dipturus oxyrinchus</i>	SSS	<i>Oxynotus centrina</i>
RSS	<i>Leucoraja circularis</i>		
RSS	<i>Chimaera monstrosa</i>		

Tabella 3.1: Specie di Condroitti che costituiscono i 4 gruppi funzionali (FG) del modello originale (Agnetta *et al.* [30]).

3.1 Raccolta dei dati

Di seguito vengono presentate le fonti e le caratteristiche principali dei dati raccolti per poter eseguire la disaggregazione del modello. Tenendo presente l'obiettivo di mantenersi coerenti con il modello originale, molti dei dati raccolti sono stati poi corretti in modo appropriato.

3.1.1 Profondità

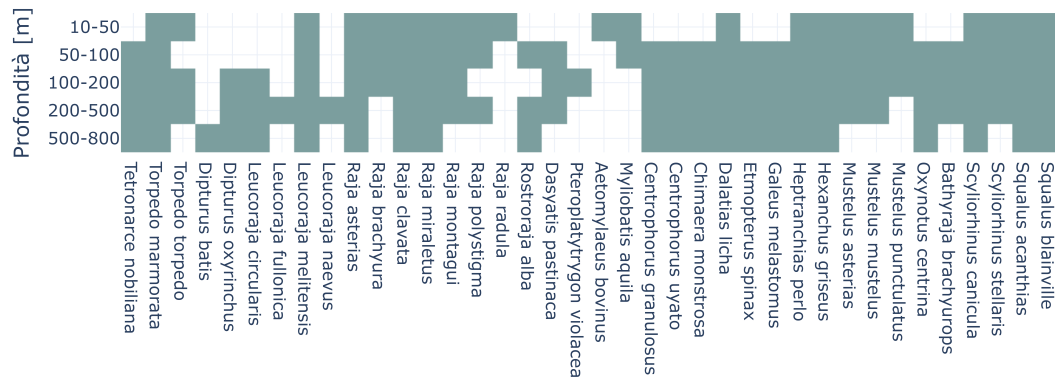


Figura 3.1: Profondità in cui sono state campionate le specie di Condroidi del modello

Per determinare quale profondità occupano le specie (presentate in Tabella 3.1) sono stati utilizzati i dati forniti dai sondaggi a strascico MEDITS eseguiti fra il 1994 e il 2018 [47] solo per le specie effettivamente campionate in questo sondaggio. Per le altre specie del modello sono stati utilizzati i dati di profondità forniti da Fishbase (<https://www.fishbase.de/>). Per rendere coerente la struttura dei dati tutte le profondità sono state adeguate alle categorie di profondità fornite da MEDITS.

Quindi per ogni specie è definito un range di profondità tra 10 e 800 metri, che si assume essere una rappresentazione del habitat. I dati raccolti sono mostrati in forma grafica in Figura 3.1.

3.1.2 Temperature

Tabella 3.2: Temperature medie associate ad ogni intervallo di profondità nel periodo tra il 1994 e il 2018.

Profondità (m)	10-50	50-100	100-200	200-500	500-800
Temperatura media (°C)	18.5	15.9	15.0	14.2	13.9

Temperatura dell'acqua I dati di temperatura sono stati ottenuti dal sito Copernicus Marine (<https://resources.marine.copernicus.eu/products>) e contengono la media mensile della temperatura dell'acqua nel periodo che va dal 1994 al 2018 nell'area dello Stretto di Sicilia mostrato in Figura 3.2. Nel dataset originale la temperatura è riportata per ogni sezione di profondità con risoluzione di circa 2 metri. Le temperature dell'intera colonna d'acqua sono state mediate all'interno di ogni range di profondità. I valori di temperatura media per ogni range di profondità sono mostrati in Tabella 3.2.

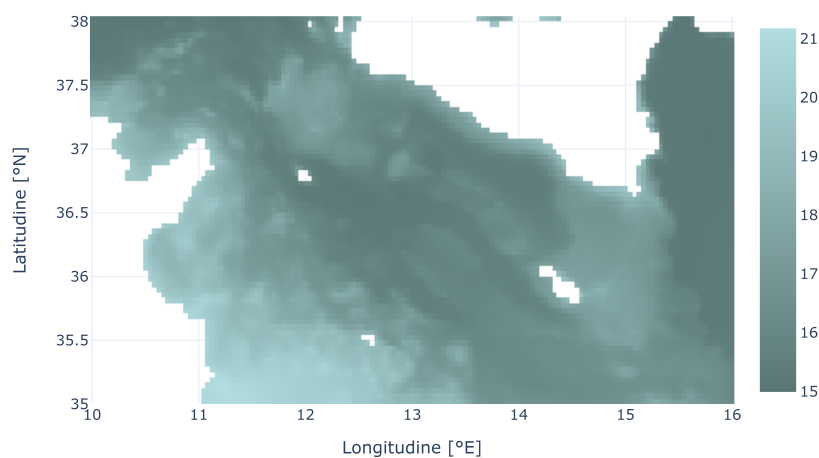


Figura 3.2: Temperatura media (in °C) della colonna d’acqua nell’area del modello tra il 1994 e il 2018

Temperatura associata alle specie Ad ogni specie è stata assegnata la temperatura dell’habitat mediando i valori medi di temperatura dei range di profondità effettivamente occupati. Le assunzioni sottostanti sono che il taxon considerato vive uniformemente nell’area di studio, e che spende ugual tempo nelle zone che abita.

3.1.3 Modello Ecopath originale

Il modello originale descritto in Agnetta *et al.* (2019) [30], in seguito riferito come ORI, comprende una grande quantità di dati. Alcuni di questi non sono stati modificati per creare i nuovi modelli, e includono:

- Discard fate
- Discard mortality
- Tassi di migrazione
- Biomass accumulation rate
- Unassimilated consumption

Gli altri parametri raccolti dal modello utilizzati nelle analisi sono;

- Biomasse (B)
- Tassi di produzione e consumo (Q/B e P/B)
- Composizione delle diete (DC)
- Landings e Discards

3.1.4 Diete risolte

Le DC risolte per le singole specie sono state ottenute tramite comunicazione privata da Agnetta D. e Libralato S. (OGS Trieste). Nel database ricevuto per i predatori sono note le specie, mentre per le prede il grado di risoluzione tassonomica può variare dal FG del modello originale fino alla specie. Delle 38 specie presenti nell'area di studio, solo per 17 di queste sono disponibili dati a risoluzione adeguata (vedi Tabella 3.3).

Tabella 3.3: Distinzione fra le specie del modello basata sui dati di dieta raccolti.

Specie con dieta risolta	FG	Specie con dieta mancante	FG
<i>Bathyraja brachyurops</i>	RSH	<i>Dasyatis pastinaca</i>	RSH
<i>Raja polystigma</i>	RSH	<i>Dipturus batis</i>	RSH
<i>Raja miraletus</i>	RSH	<i>Leucoraja fullonica</i>	RSH
<i>Raja clavata</i>	RSH	<i>Leucoraja melitensis</i>	RSH
<i>Raja asterias</i>	RSH	<i>Leucoraja naevus</i>	RSH
<i>Myliobatis aquila</i>	RSH	<i>Raja brachyura</i>	RSH
<i>Chimaera monstrosa</i>	RSS	<i>Raja montagui</i>	RSH
<i>Dipturus oxyrinchus</i>	RSS	<i>Raja radula</i>	RSH
<i>Mustelus asterias</i>	SSH	<i>Rostroraja alba</i>	RSH
<i>Torpedo torpedo</i>	SSH	<i>Pteroplatytrygon violacea</i>	RSH
<i>Scyliorhinus canicula</i>	SSH	<i>Aetomylaeus bovinus</i>	RSH
<i>Torpedo marmorata</i>	SSH	<i>Leucoraja circularis</i>	RSS
<i>Mustelus mustelus</i>	SSH	<i>Mustelus punctulatus</i>	SSH
<i>Galeus melastomus</i>	SSS	<i>Heptranchias perlo</i>	SSH
<i>Etmopterus spinax</i>	SSS	<i>Tetronarce nobiliana</i>	SSH
<i>Dalatias licha</i>	SSS	<i>Scyliorhinus stellaris</i>	SSH
<i>Squalus blainville</i>	SSS	<i>Centrophorus granulosus</i>	SSS
		<i>Hexanchus griseus</i>	SSS
		<i>Oxynotus centrina</i>	SSS
		<i>Centrophorus uyato</i>	SSS
		<i>Squalus acanthias</i>	SSS

3.1.5 Aspect Ratio - A

L'aspect ratio (A) è stato stimato per tutte le specie di Condrotti non appartenenti ai Rajiformes. Per *Tetronarce nobiliana*, *Torpedo marmorata* e *Torpedo torpedo*, sono state utilizzate immagini disponibili su Fishbase per stimare le misure della pinna caudale tramite il programma ImageJ [49]. I valori utilizzati sono mostrati in Tabella 3.4.

3.2 Trasformazione dei dati

Aumentare il livello di risoluzione di un modello richiede che i dati siano perfettamente coerenti con il modello analizzato. Ovviamente nella pratica è difficile

Tabella 3.4: Aspect ratio (A) per i Condroitti del modello

Specie	Fonte	A	Specie	Fonte	A
<i>Aetomylaeus bovinus</i>	Garcia <i>et al.</i> [48]	7.0	<i>Mustelus punctulatus</i>	Fishbase	0.7
<i>Bathyraja brachyurops</i>		NA	<i>Myliobatis aquila</i>	Garcia <i>et al.</i> [48]	7.0
<i>Centrophorus granulosus</i>	Fishbase	1.8	<i>Oxynotus centrina</i>	Fishbase	1.7
<i>Centrophorus uyato</i>	Fishbase	1.8	<i>Pteroplatytrygon violacea</i>	Garcia <i>et al.</i> [48]	7.0
<i>Chimaera monstrosa</i>	Fishbase	0.3	<i>Raja asterias</i>		NA
<i>Dalatias licha</i>	Fishbase	0.7	<i>Raja brachyura</i>		NA
<i>Dasyatis pastinaca</i>	Garcia <i>et al.</i> [48]	7.0	<i>Raja clavata</i>		NA
<i>Dipturus batis</i>		NA	<i>Raja miraletus</i>		NA
<i>Dipturus oxyrinchus</i>		NA	<i>Raja montagui</i>		NA
<i>Etmopterus spinax</i>	Fishbase	1.1	<i>Raja polystigma</i>		NA
<i>Galeus melastomus</i>	Fishbase	1.2	<i>Raja radula</i>		NA
<i>Heptranchias perlo</i>	Fishbase	0.8	<i>Rostroraja alba</i>		NA
<i>Hexanchus griseus</i>	Fishbase	0.9	<i>Scyliorhinus canicula</i>	Fishbase	0.7
<i>Leucoraja circularis</i>		NA	<i>Scyliorhinus stellaris</i>	Fishbase	0.7
<i>Leucoraja fullonica</i>		NA	<i>Squalus acanthias</i>	Fishbase	1.5
<i>Leucoraja melitensis</i>		NA	<i>Squalus blainville</i>	Fishbase	1.9
<i>Leucoraja naevus</i>		NA	<i>Tetronarce nobiliana</i>	ImageJ	3.0
<i>Mustelus asterias</i>	Fishbase	0.9	<i>Torpedo marmorata</i>	ImageJ	3.0
<i>Mustelus mustelus</i>	Fishbase	1.3	<i>Torpedo torpedo</i>	ImageJ	3.0

trovare dati che coincidano esattamente con la parametrizzazione e che permettano comunque al modello di mantenere il bilancio di massa iniziale, perciò è necessario modificare ragionevolmente i valori di input. Questo passaggio è fondamentale per mantenere costante il flusso totale del sistema tra i vari modelli. In questo modo è possibile eseguire confronti tra sistemi con lo stesso throughflow totale. Inoltre, si ottengono modelli annidati, questo implica che riaggregando un modello dettagliato al livello di uno più generico si ottiene

la stessa parametrizzazione. Tutti i livelli di risoluzione sono rappresentazioni dello stesso ecosistema e non sono indipendenti fra loro.

I paragrafi successivi descrivono le modifiche eseguite per rendere consistenti i dati misurati o stimati con quelli originali.

3.2.1 Consumo - Q/B

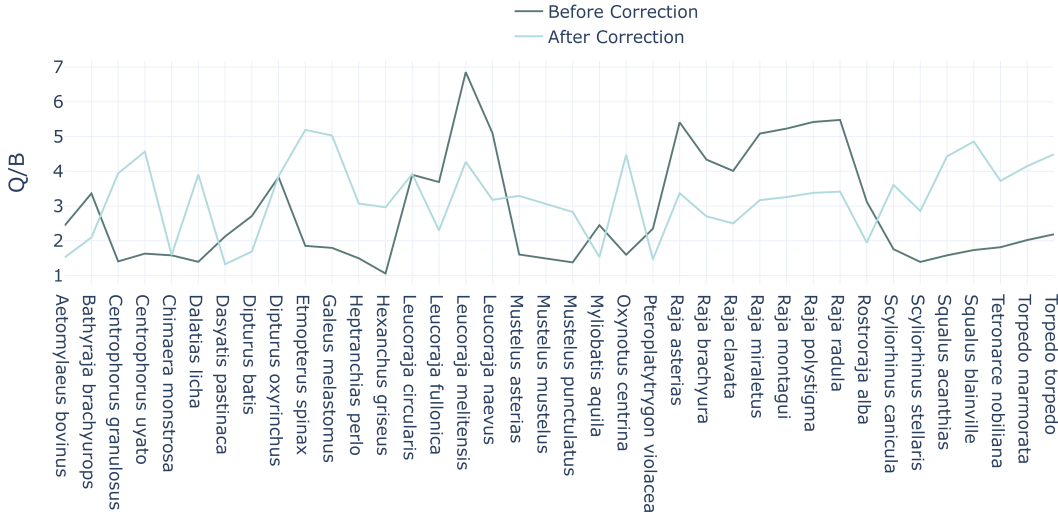


Figura 3.3: Consumo per le specie prima e dopo la correzione

Quando un FG viene diviso in più gruppi è necessario che l'insieme dei flussi (uscenti e entranti separatamente) per i nuovi FG corrispondano al flusso totale del box originale. In questo modo il bilancio di massa per i gruppi nei modelli disaggregati è coerente con il bilancio del modello in cui gli stessi gruppi sono aggregati.

Il consumo di un gruppo è stato stimato dalla relazione empirica proposta in Palomares e Pauly (1999) [50]

$$\log Q/B = 7.964 - 0.204 \cdot \log_{10} W_{\infty} - 1.965 \cdot T' + 0.083 \cdot A + 0.532 \cdot h + 0.398 \cdot d \quad (3.1)$$

dove

- W_{∞} è il peso asintotico espresso in g , corrisponde al peso medio che una popolazione raggiungerebbe se potesse crescere indefinitamente
- T' è proporzionale alla temperatura media dell'habitat T della specie secondo la relazione $T' = 1000K/(T[^\circ C] + 273,15)$
- A è l'aspect ratio della pinna caudale ed è indicativo dell'attività metabolica e si calcola da $A = l^2/S$ con l altezza della pinna e S area superficiale.
- h e d sono *dummy variables* che servono a distinguere gli erbivori ($h = 1, d = 0$) dai detritivori ($h = 0, d = 1$) e dai carnivori ($h = 0, d = 0$).

Questa relazione è valida per specie che utilizzano la coda come organo principale di propulsione. Nel caso dei Rajiformes non è motivato calcolare l'aspect ratio della coda, e si utilizza la relazione [48]

$$Q/B = 10^{6.37} \cdot 0.0313^{T'} \cdot W_{\infty}^{-0.168} \cdot 1.38^P \cdot 1.89^{HD} \quad (3.2)$$

dove

- P è pari a 1 per predatori apicali o per consumatori di zooplankton, mentre è 0 negli altri casi. Per tutte le specie di Condroitti è stata posta pari a 1.
- HD è una variabile binaria che è uguale a 1 per gli erbivori e detritivori, e 0 per i carnivori.

È noto che formule empiriche diverse applicate alla stesso taxon danno risultati diversi [48], tuttavia il ranking fra le specie è mantenuto generalmente costante. Per questo motivo è stato scelto di utilizzare il valore di Q/B ottenuto in modo relativo. Conoscendo il valore di consumo Q per un FG e il ranking dei Q per le specie che lo compongono è possibile determinare un valore corretto specifico per l'ecosistema analizzato e per tutte le specie in modo che sia coerente con quello inserito nel modello originale per i 4 FG. Il procedimento è spiegato di seguito:

- Si applicano le equazioni 3.1 e 3.2
- Si calcola il consumo per la singola specie i da $Q_i = (Q/B)_i \cdot B_i$
- Il consumo totale stimato dalle relazioni empiriche si ottiene come somma dei contributi di Q_i per le singole specie, quindi $Q_{Sum(i),k} = \sum_i Q_i$, dove k è l'indice del FG.
- Si calcola il consumo del modello originale per il FG k in modo analogo $Q_k = (Q/B)_k * B_k$ con B_k biomassa del FG k .
- Il rapporto $Q_{Sum(i),k}/Q_k = r_k$ è il fattore di normalizzazione per il FG originale k .
- Per rendere le Q_i delle singole specie consistenti con il valore di Q_k del modello si calcola il rapporto $Q'_i = Q_i/r_k$, dove r_k è scelto in base al gruppo k a cui appartiene i e Q'_i rappresenta il consumo della specie i , corretto per essere coerente con il bilancio di massa del modello originale.

3.2.2 Produzione - P/B

La produzione è stata stimata dalla relazione empirica [51]

$$P/B = 2.64W_{mat}^{-0.35} \quad (3.3)$$

dove W_{mat} indica il peso medio al raggiungimento della maturità della specie. Per stimare W_{mat} è necessario conoscere L_{∞} della specie, che rappresenta la

lunghezza media di una popolazione lasciata crescere indefinitamente. Si può calcolare L_{mat} a partire dalla relazione empirica [52]

$$\log(L_{mat}) = 0.8979 \cdot \log L_{\infty} - 0.0782 \quad (3.4)$$

Infine W_{mat} è stato ottenuto dalla relazione allometrica [53]

$$W_{mat} = a \cdot L_{mat}^b \quad (3.5)$$

Per Bathyrāja brachyurops i coefficienti a e b sono stati ricavati da Arkhipkin et al 2008 [54], mentre per le altre specie sono stati utilizzati i dati disponibili su Fishbase. Tutte le lunghezze sono espresse in cm e le masse in g . Una volta ottenuti i valori di P/B è stato eseguito un procedimento analogo a quanto fatto per Q/B in modo tale da conformare le produzioni al modello originale.

3.2.3 Landings e discards

I dati di cattura sono presi direttamente dal modello e sono riferiti ai 4 FG originali. I landings e i discards per le singole specie sono stimati in base alla loro presenza nell'area, e sono quindi stati suddivisi in modo proporzionale alla produzione di ogni specie.

3.2.4 Diete: correzione per FG ambigui

Nel modello originale il gruppo 'HAK' (*Merluccius merluccius*) è diviso in stanze (vedi Tabella A.1), cioè stadi ontologici distinti. Nella matrice di dieta (DC) ogni stanza viene trattata come una preda separata. Nel dataset di diete risolte questa distinzione non è presente, ad esempio le specie hanno nella loro dieta un valore per la preda HAK ma non per HAK0 o HAK1. Anche in questo caso sono state stimate le percentuali di DC riferite alle varie stanze in modo da conformare i dati al modello originale, Il procedimento utilizzato è descritto di seguito

- Per ognuno dei 4 FG originali sono state calcolate le proporzioni di dieta occupata da una stanza rispetto all'insieme di tutte le stanze.
- Ad ogni specie è stata assegnata la stessa proporzione del FG a cui appartiene
- Il valore di DC per il gruppo HAK contenuto nei dati grezzi è stato moltiplicato per le proporzioni ottenute

3.2.5 Diete: uniformazione

I dati di composizione di dieta sono molto sensibili alla tecnica di misurazione e alla precisione della misura [55], perciò possono esserci differenze considerevoli fra quelli misurati e quelli inseriti nel modello, che però potrebbero essere fisiologiche e non significative. Sulla base di queste considerazioni è stato scelto di uniformare le diete grezze con le diete del modello, che si assumono essere quelle corrette. Per farlo è stato utilizzato un algoritmo diviso in 2 parti, descritto in seguito. I dati utilizzati sono

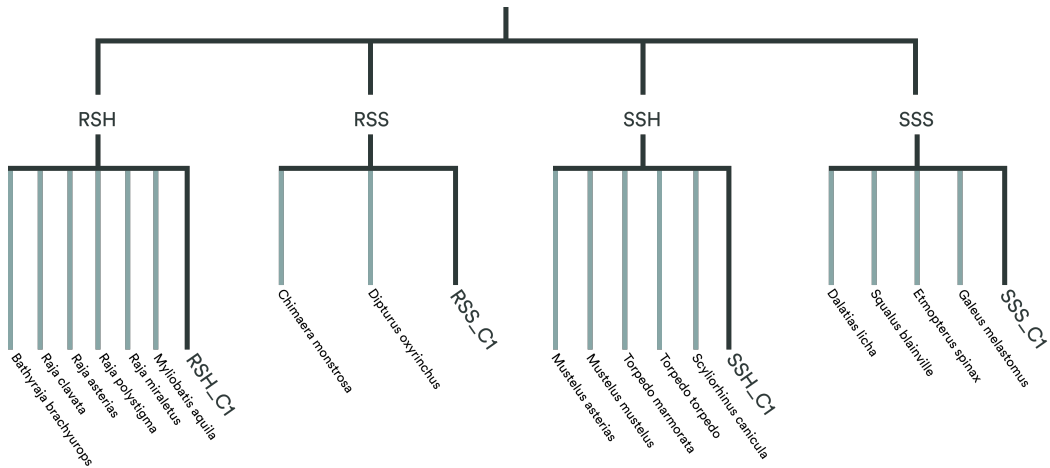


Figura 3.4: Rappresentazione grafica del processo di disgregazione per ogni FG. I gruppi con il ramo di colore più scuro sono i FG 'residui'.

- **ori_DC**: rappresenta la composizione di dieta (DC) utilizzata nel modello originale per i 4 FG d'interesse. Le colonne corrispondono ai predatori e le righe alle prede. È una matrice $n \times 4$ in cui $n = 72$ rappresenta il numero di FG del modello originale.
- **new_DC**: è la DC per i Condroitti risolta a livello delle specie. Contiene solo le 17 colonne delle specie di cui si conosce la dieta e le righe corrispondono ai 72 FG del modello.

L'algoritmo serve ad 'estrarre' e separare le DC delle specie dal FG a cui appartengono e restituisce anche la dieta di un FG 'residuo' che comprende le specie di cui non è nota la dieta. Per includere anche il residuo nella matrice **new_DC** sono state aggiunte 4 colonne rappresentative dei FG di origine (corrispondono a RSH_C1, RSS_C1, SSH_C1, SSS_C1 di Figura 3.4). I gruppi residui hanno la stessa composizione di dieta del FG di origine ma hanno un consumo e una produzione diminuito di una quantità pari al consumo delle specie estratte da quel gruppo.

La prima parte dell'algoritmo risolve il problema che deriva dalla diversa risoluzione in **new_DC** fra prede e predatori: i consumatori sono risolti fino al rango di specie, ma le risorse compaiono aggregate nei 4 FG originali (RSH, RSS, SSH, SSS). La correzione è avvenuta in 2 modi in base al tipo di informazioni disponibili:

- Dove per la preda era specificato anche il taxon, è stata effettuata una semplice riassegnazione cambiando il nome del FG con quello della specie effettivamente predata.
- Dove non era noto il taxon della preda, la percentuale di DC è stata divisa in modo proporzionale alla produzione fra le specie del FG predato

La matrice così corretta è stata assegnata a **new_DC**.

La seconda parte dell'algoritmo serve a modificare le percentuali delle prede per ogni predatore in modo tale che, quando questi sono riaggregati negli stessi FG del modello originale, riproducano la stessa matrice di **ori_DC**.

1. Si aggregano nei 4 FG di riferimento le colonne e le righe di `new_DC` eseguendo una media ponderata sui consumi, ottenendo una matrice $n \times 4$ chiamata `agg_DC`.
2. Si calcola `diff_DC = ori_DC - agg_DC`
3. le differenze vengono sommate agli elementi originali, quindi alla dieta delle singole specie in base al FG a cui appartiene. A questo punto la matrice ottenuta è per definizione equivalente a `ori_DC` quando aggregata nello stesso modo. Tuttavia non è assicurato che ad ogni *item* di dieta sia assegnato un valore fra 0 e 1.
4. Si esegue un *clip* nel range $[0,1]$. Ciò significa che ogni valore maggiore di 1 o minore di 0 viene assegnato a 1 o 0, rispettivamente
5. Si normalizza la colonna di ogni predatore rispetto alla somma della colonna, in questo modo le percentuali di dieta di tutte le prede per un predatore sommano a 1. Ora è non è più assicurata la conformità con la dieta di `ori_DC`.
6. Si riparte dal punto 1 fino a che i termini di `diff_DC` non sono opportunamente piccoli.

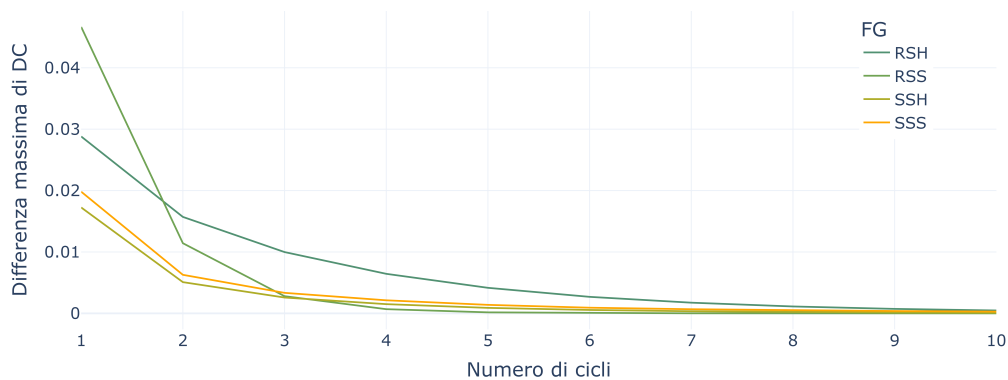


Figura 3.5: Per ciascun FG è stata eseguita la differenza per ogni elemento di dieta tra la DC originale e la DC corretta calcolata alla fine di ogni ciclo. In ordinata è mostrato il massimo di queste differenze ad ogni ciclo.

In generale non è sempre certo che con questo algoritmo le diete grezze aggregate convergano con quelle di riferimento. In questo caso specifico sono stati applicati 10 cicli per ottenere delle diete simili (vedi Figura 3.5). In questo modo le diete delle singole specie risultano modificate in modo tale che un'aggregazione nei FG originali porti alla stessa composizione di dieta del modello originale. Nonostante ciò le specie appartenenti allo stesso FG non possiedono diete identiche ma mantengono in parte le caratteristiche qualitative e quantitative peculiari della loro dieta.

3.2.6 Disaggregazione dei gruppi

I nuovi FG creati corrispondono ad una specie oppure ad un gruppo residuo. Per ognuno di questi sono stati inseriti i dati corretti di

- Consumo
- Produzione
- Biomassa
- Dieta
- Landings e discards

e ai seguenti parametri sono stati assegnati i valori del modello originale

- Detritus Fate: 25% DC, 50% SPOM e 25% BD
- Discard mortality rate: 100%
- Discard fate: 100% DC
- Unassimilated consumption: 20%

In questo modo è stato ottenuto il modello a maggiore dettaglio chiamato TOT. La plausibilità del metodo è confermata dal valore di efficienza ecotrofica (EE) calcolato da Ecopath.

3.3 Aggregazione dei dati

3.3.1 Scelta dei modelli

Le aggregazioni sono state basate sulla similarità fra specie valutata secondo clustering gerarchico sulle diete, e sono state eseguite separatamente per ogni FG originale. L'algoritmo usato è *'Average linkage'* [56] su distanze euclidee, tramite la libreria `Scipy` di Python [57].

Validazione interna Per valutare la performance del clustering sono stati utilizzati 3 indici di validazione interna:

- Il coefficiente di correlazione cofenetica (in Figura 3.6) indica quanto bene i dati sono rappresentabili dal dendrogramma, ed è una misura della bontà del fit. È stato calcolato tramite la libreria `scipy` di Python
- UA (Approximately Unbiased p-values) e BP (Bootstrap Probabilities) calcolati dal pacchetto `PvClust` di Python. Il valore di UA è da considerarsi come una forma approssimativamente non-biased della BP [58], [59] (vedi Figura 3.6)

- Silhouette score. Si basa sul concetto intuitivo di cluster. Gli oggetti dello stesso gruppo si attendono essere più simili fra loro che con gli oggetti degli altri gruppi. Lo score varia da 0 a 1, con valori elevati indicativi di clustering plausibili. Poiché il clustering è avvenuto su elementi già raggruppati per similarità nel modello originale, ci si aspetta che il valore del Silhouette score sia basso (vedi Figura 3.7).

È importante notare che il clustering è avvenuto in seguito all'uniformazione delle diete, e ciò spiega la struttura annidata del dendrogramma per RSH e SSH (Figura 3.6). Dalla validazione è possibile evincere che i dati sono opportunamente rappresentabili da un dendrogramma ma non sembra essere presente una forte struttura interna ad ogni FG. Questo concorda con la scelta di eseguire il clustering su gruppi già separati sulla base della similarità.

È stato deciso di raggruppare in 5 modi differenti i dati a partire da TOT per ottenere in totale 7 modelli:

- CUT1, CUT2, CUT3: sono modelli ottenuti aggregando in base al clustering gerarchico. Sono stati scelti 3 valori soglia di cut-off, al di sotto del quale ogni nodo parentale (il primo nodo dall'alto) rappresenta un cluster.
- ESSESH: è ottenuto dall'aggregazione delle specie in base all'habitat. Include i FG ESH (zona *shelf*; somma di RSH e SSH) e ESS (zona *slope*; somma di RSS e SSS).
- SHKRAY: è ottenuto dall'aggregazione su base tassonomica. Include i FG SHK (*sharks*; SSH + SSS) e RAY (*rays*; RSH + RSS).
- ORI: è il modello originale con i 4 gruppi RSH, RSS, SSH, SSS.
- TOT: è il modello totalmente disaggregato, ottenuto dai dati grezzi disponibili.

I nomi assegnati ai FG dove non specificato corrispondono al nome della specie che contengono se il FG è formato da un solo elemento, altrimenti sono numerati in modo sequenziale aggiungendo '_Cx' al nome del FG originario, con x numero identificativo del cluster.

3.4 Network analysis

L'analisi della rete trofica per i vari modelli ottenuti è stata eseguita tramite il software Ecopath with Ecosim, il pacchetto R enaR [60] ed il tool online Econet [61], in modo da poter calcolare statistiche diverse.

3.4.1 Flussi

La matrice dei flussi interni (di seguito indicata con \mathbf{F}) e i vettori di scambio con l'esterno (respirazione \mathbf{R} , export \mathbf{E} e import \mathbf{Z}) sono stati calcolati da Ecopath.

Flussi interni La F corrisponde alla matrice 'Consumption' presente fra gli output della routine principale di Ecopath.

Import L'import totale è stato calcolato sommando al vettore di import di dieta, l'import di migrazione e la produzione dei gruppi produttori.

Export L'export è composto da 2 fattori: il primo corrisponde ai landings, indicato con E_{land} . Il secondo riflette la parte di flusso che invece di confluire nel detrito viene 'persa', e corrisponde alla quantità di detrito che esce al di fuori dell'area del modello e si indica con E_{det} . per calcolare questa quantità sono stati eseguiti i seguenti passaggi:

- Il vettore del flusso totale al detrito F_{det} per ogni gruppo viene estratto da Ecopath (dal menu 'Output>Key Indices')
- Si ottiene la percentuale del flusso totale uscente che va al detrito $F_{\%det}$ (somma delle tre percentuali nella finestra Detritus Fate escludendo l'export)
- Si calcola il flusso totale uscente da un gruppo (somma del flusso non ingerito e del flusso dovuto al termine di 'altra mortalità') tramite la relazione $F_{usc} = F_{det} / F_{\%det}$
- Dalla finestra Detritus Fate si estrae la percentuale di flusso totale uscente che viene esportato $F_{\%exp}$
- Il flusso di export dovuto allo 'spostamento' di detrito è $E_{det} = F_{usc} \cdot F_{\%exp}$

3.4.2 Ecopath

Da Ecopath sono stati calcolati i seguenti indici

- Connectance Index
- System omnivory index (SOI)
- Ascendency, Overhead e Capacity
- Mixed trophic impact (MTI)
- Keystoneness

MTI Ad ogni modello e per ogni coppia di elementi è associato un valore di MTI. Comparandoli tutti si ottiene un elevato numero di interazioni che rende difficile l'interpretazione dei risultati. È stato quindi creato un database ridotto contenente solo le interazioni per le quali è stata registrata una variazione significativa di MTI fra i modelli. Per ottenere questo database sono state mantenute solo le 13 interazioni che mostravano la varianza massima (corrispondono allo 0.1% del totale delle interazioni, vedi Figura 4.5).

3.4.3 enaR

I flussi sono stati inseriti nell'input di enaR [60] per calcolare i parametri di:

- Trophic depth (TD)
- Ascendency, Overhead e Capacity e rispettive variabili interne
- Finn's cycling index

Il pacchetto enaR controlla la condizione di stato stazionario per tutti i gruppi del modello, calcolando la differenza percentuale fra inflow T_i^I e outflow T_i^O (per la notazione riferirsi alla Tabella 2.3). Se $(T_i^I - T_i^O)/T_i^O < 5\%$ il modello è considerato bilanciato. Per il gruppo Mb_PF questa differenza è del 7%, indicando che il modello non è bilanciato. Per verificare la correttezza di questo risultato è stato controllato il valore assoluto di T_i^I e T_i^O per MB_PF ed è stato notato che i flussi per questo gruppo sono molto piccoli in confronto agli altri, perciò anche piccoli errori di approssimazione possono far variare di molto la differenza percentuale. La differenza nelle unità di misura del sistema è di $0.0005t/km^2/anno$, un valore decisamente basso e considerabile pari a zero dal punto di vista ecologico. Per questo motivo non sono stati modificati i valori per far combaciare i flussi T_i^I e T_i^O . Infine i modelli sono stati esportati in formato EcoNet tramite il comando `write.Econet()` di enaR.

3.4.4 EcoNet

EcoNet è uno strumento online per l'analisi di sistemi ecologici ed è disponibile al sito <http://eco.engr.uga.edu/index.html>. Da EcoNet sono stati calcolati gli indici di

- Link density
- Connectance index
- FCI
- Ascendency, overhead e capacity
- Sinergismo e mutualismo

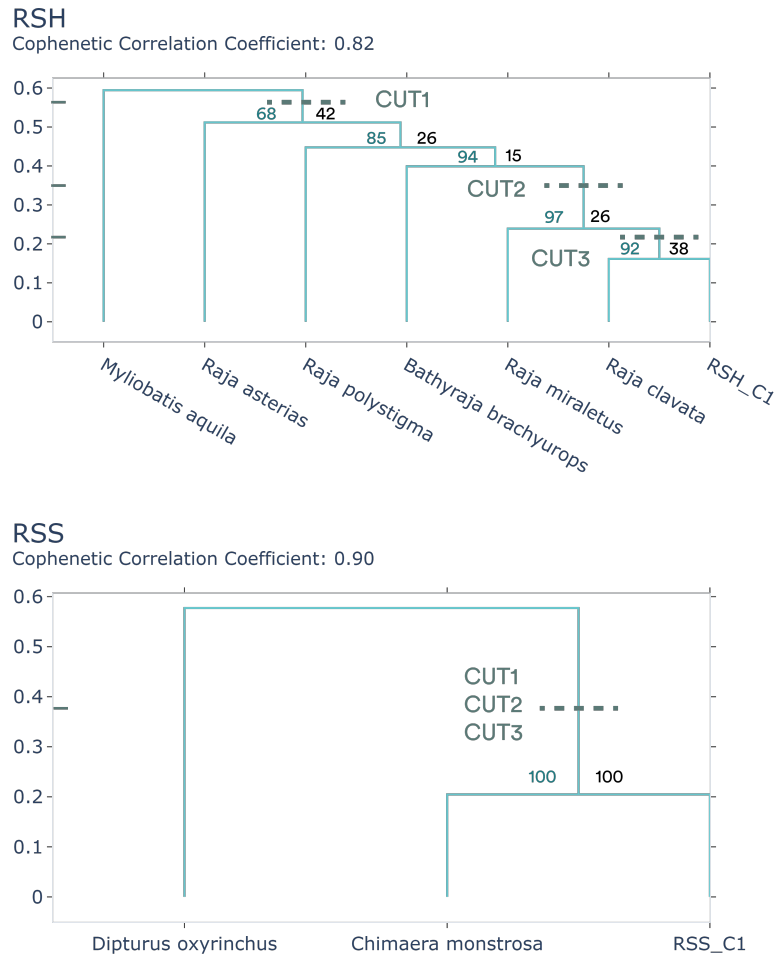


Figura 3.6: Clustering gerarchico sui dati di dieta. Le linee tratteggiate indicano le altezze di taglio per creare i nuovi FG. I nomi fra parentesi indicano le etichette assegnate ai cluster. I numeri in blu a sinistra di ogni nodo indicano il valore di 'Approximately Unbiased P-values' (AU); i numeri in nero a destra sono valori di Bootstrap Probability (BP).

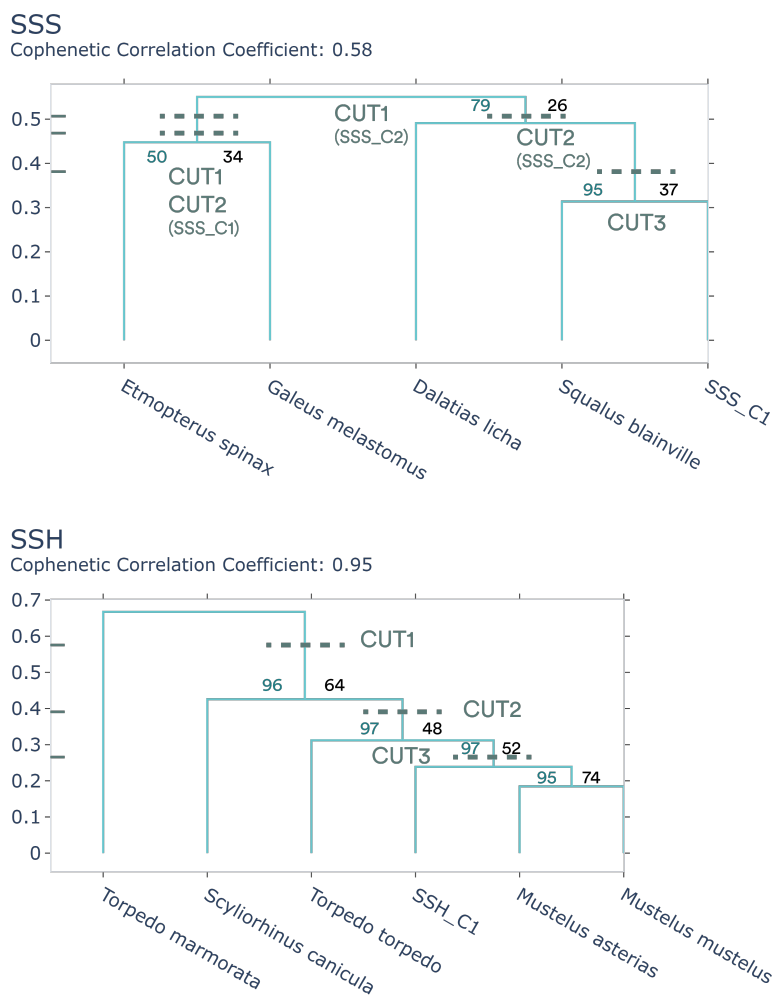


Figura 3.6: (cont.)

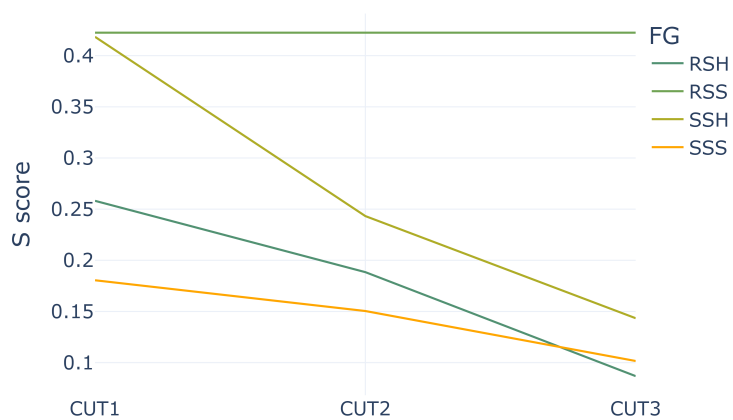


Figura 3.7: Silhouette Score per la scelta dei cluster nei modelli CUT1, CUT2 e CUT3

Capitolo 4

Risultati

4.1 Coerenza interna dei modelli Ecopath

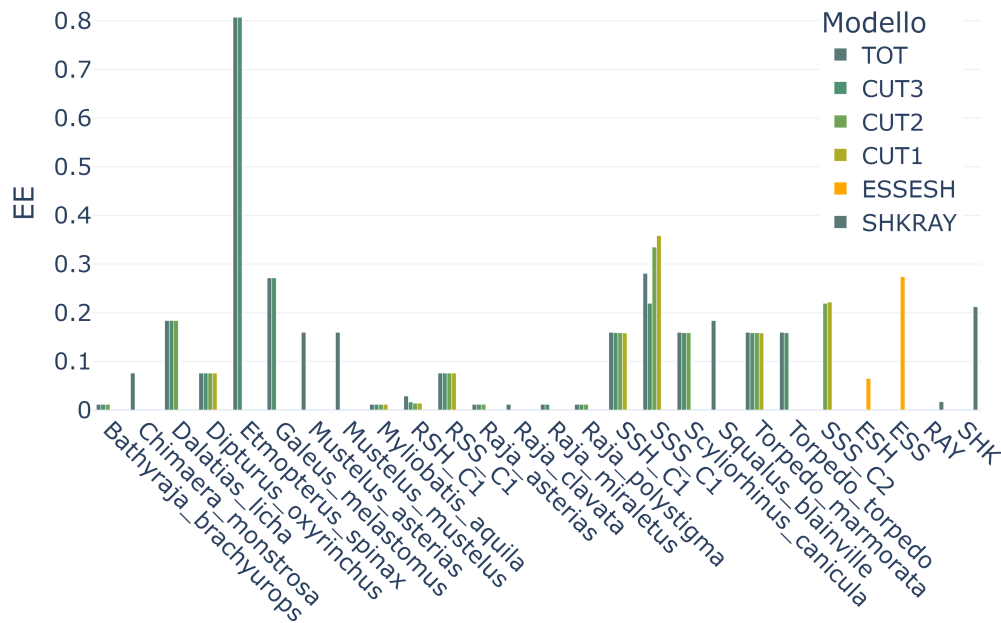


Figura 4.1: Efficienza ecotrofica (EE) per ogni nuovo gruppo inserito nei modelli.

È stato calcolata l'efficienza ecotrofica (EE) per i gruppi dei 7 modelli, dopo aver inserito i parametri stimati. I risultati sono mostrati in Figura 4.1 (per la definizione dei gruppi riferirsi alla Figura A.2). L'EE è un indicatore fondamentale per determinare la presenza del bilancio di massa e di conseguenza la realistica del modello di rete trofica. In tutti i modelli le EE sono risultate verosimili cioè comprese nell'intervallo [0,1] e generalmente con valori bassi, il che è plausibile per il ruolo ecologico dei Condotti.

4.2 Complessità

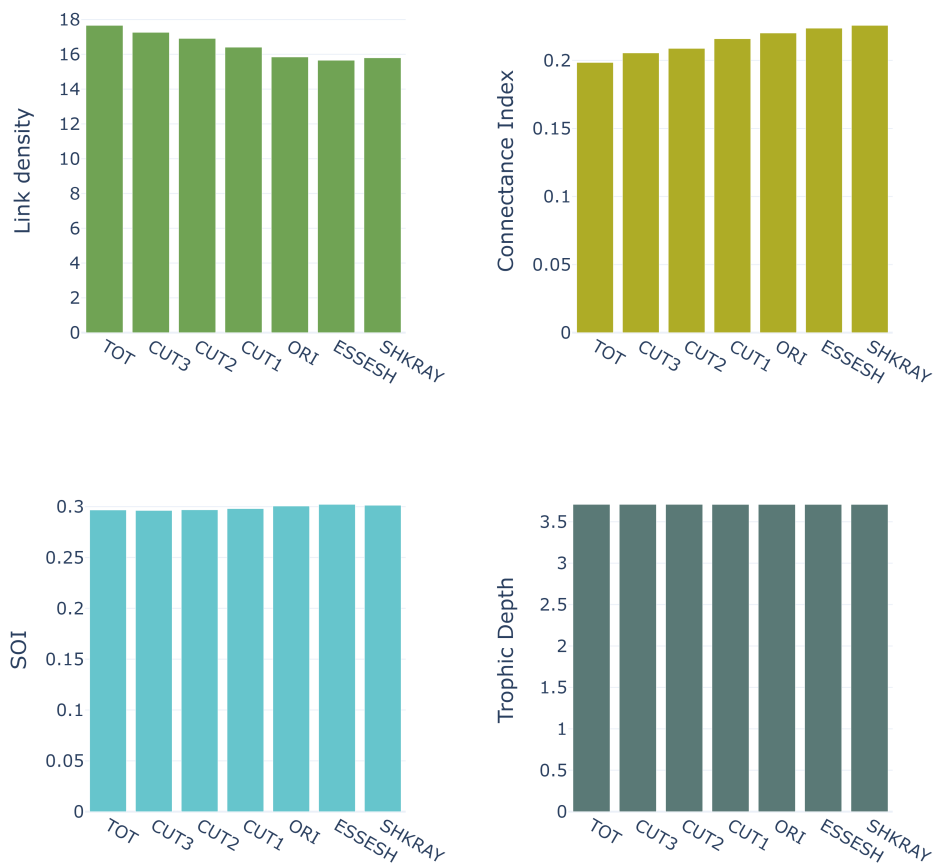


Figura 4.2: Link density, Connectance Index, SOI e TD al variare dell'aggregazione

Per determinare le eventuali differenze di complessità dei modelli sono stati scelti i 4 indicatori: link density (LD), connectance index (CI), system omnivory index (SOI) e trophic depth (TD) (Figura 4.2).

LD La link density è ottenuta dall'output di EcoNet. I risultati mostrano che diminuisce all'aumentare del grado di aggregazione.

Connectance index Per questo indice la linea di tendenza è opposta rispetto a quella di LD, con un massimo per i modelli più aggregati.

SOI Questo indicatore è risultato circa costante per tutti i modelli.

Trophic depth Come per SOI, anche l'andamento di TD è costante.

4.3 Finn’s Cycling index - FCI

Il calcolo del Finn’s cycling index tramite enaR ed EcoNet ha riportato rispettivamente un valore costante per i diversi modelli di 0.071 e 0.066. Le differenze possono essere dovute a differenze nell’algoritmo utilizzato. Per verificare questa ipotesi è stato anche implementato in Python l’algoritmo per il calcolo di FCI [44] e il risultato conferma quello ottenuto da enaR.

4.4 Sinergismo e mutualismo

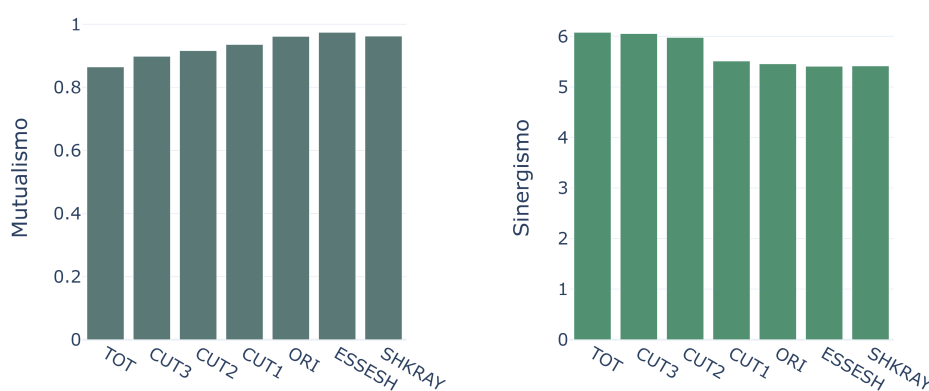


Figura 4.3: Indici di mutualismo e sinergismo al variare dell’aggregazione

I trend per mutualismo e sinergismo sono mostrati in Figura 4.3. Risulta evidente che entrambi gli indici sono influenzati dal grado di aggregazione. Il mutualismo è minimo per il modello più disaggregato TOT ed è massimo per il modello ESSESH. È anche interessante notare che a parità del numero di gruppi anche il tipo di aggregazione è un fattore influente, come è possibile evincere dai modelli SHKRAY e ESSESH. L’andamento del sinergismo è invece opposto: minimo per ESSESH e massimo per TOT.

4.5 Ascendency, overhead e capacity

I valori per gli indicatori di informazione non sono calcolati nello stesso modo dai tre programmi usati. La routine svolta da Ecopath è in realtà eseguita sui flussi interni perciò i risultati sono da intendersi come *internal* ascendency, overhead e capacity. In questo modo i risultati di enaR e Ecopath combaciano perfettamente. EcoNet al contrario calcola i tre parametri nella loro forma integrale, ma i valori risultano comunque diversi da quelli ottenuti da enaR. Le discordanze potrebbero essere dovute ai diversi algoritmi implementati. In tutti i casi comunque non è stata registrata una differenza rilevante al variare dell’aggregazione (vedi Figura 4.4).

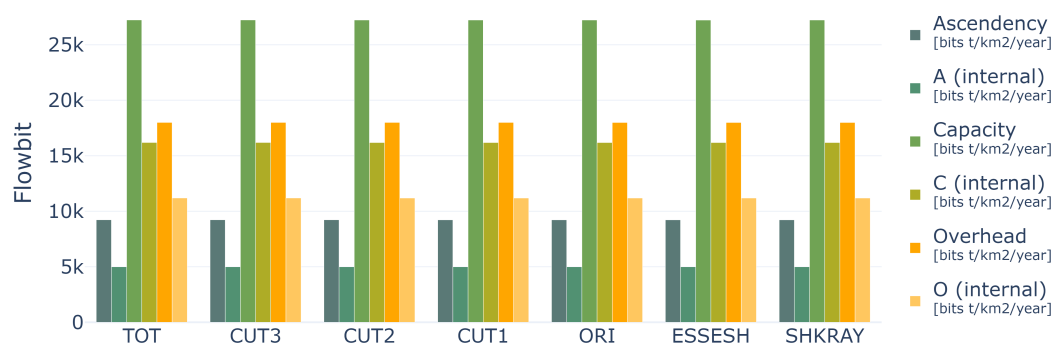


Figura 4.4: Ascendancy, Overhead e Capacity e corrispettivi parametri interni calcolati da enaR

4.6 Mixed trophic impact - MTI

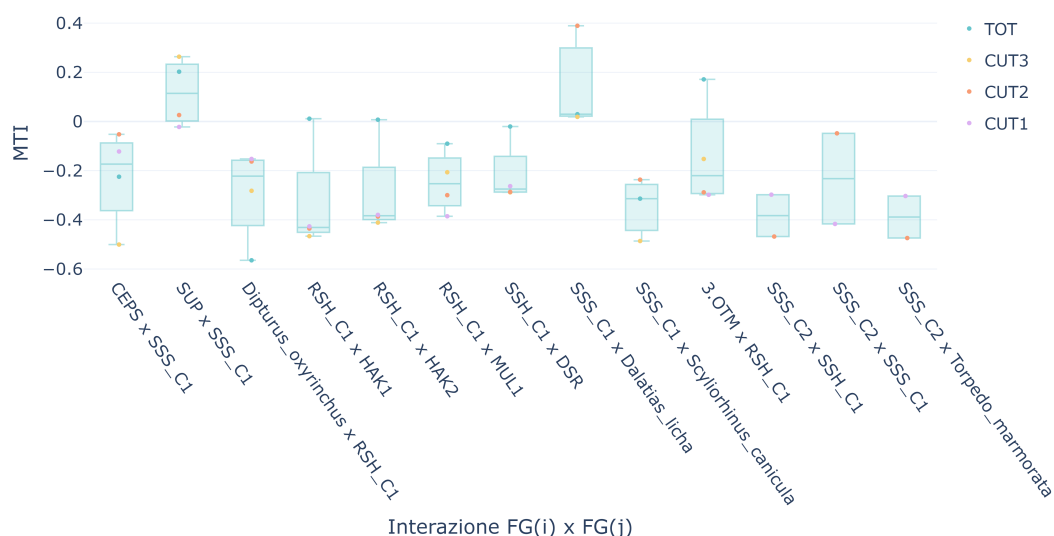


Figura 4.5: MTI delle interazioni più variabili. Ogni punto corrisponde ad uno dei 7 modelli. I box sono stati inseriti per migliorare la visibilità dell'entità delle variazioni.

L'MTI è stato calcolato da Ecopath. Nella matrice delle interazioni sono anche presenti le *fleet-species* cioè i gruppi rappresentanti delle attività di pesca. Per determinare quali interazioni sono state maggiormente influenzate dal processo di aggregazione, sono state filtrate le interazioni con la massima varianza di MTI fra i vari modelli. i risultati sono mostrati in Figura 4.5.

Tabella 4.1: Valori di ϵ_{max} per i modelli

Modello	TOT	CUT3	CUT2	CUT1	ORI	ESSESH	SHKRAY
ϵ_{max}	1.07	1.05	1.06	1.06	1.04	1.05	1.04

4.7 Keystoneness

La keystoneness [46] calcolata da Ecopath è riportata per i 7 modelli in Figura 4.6.

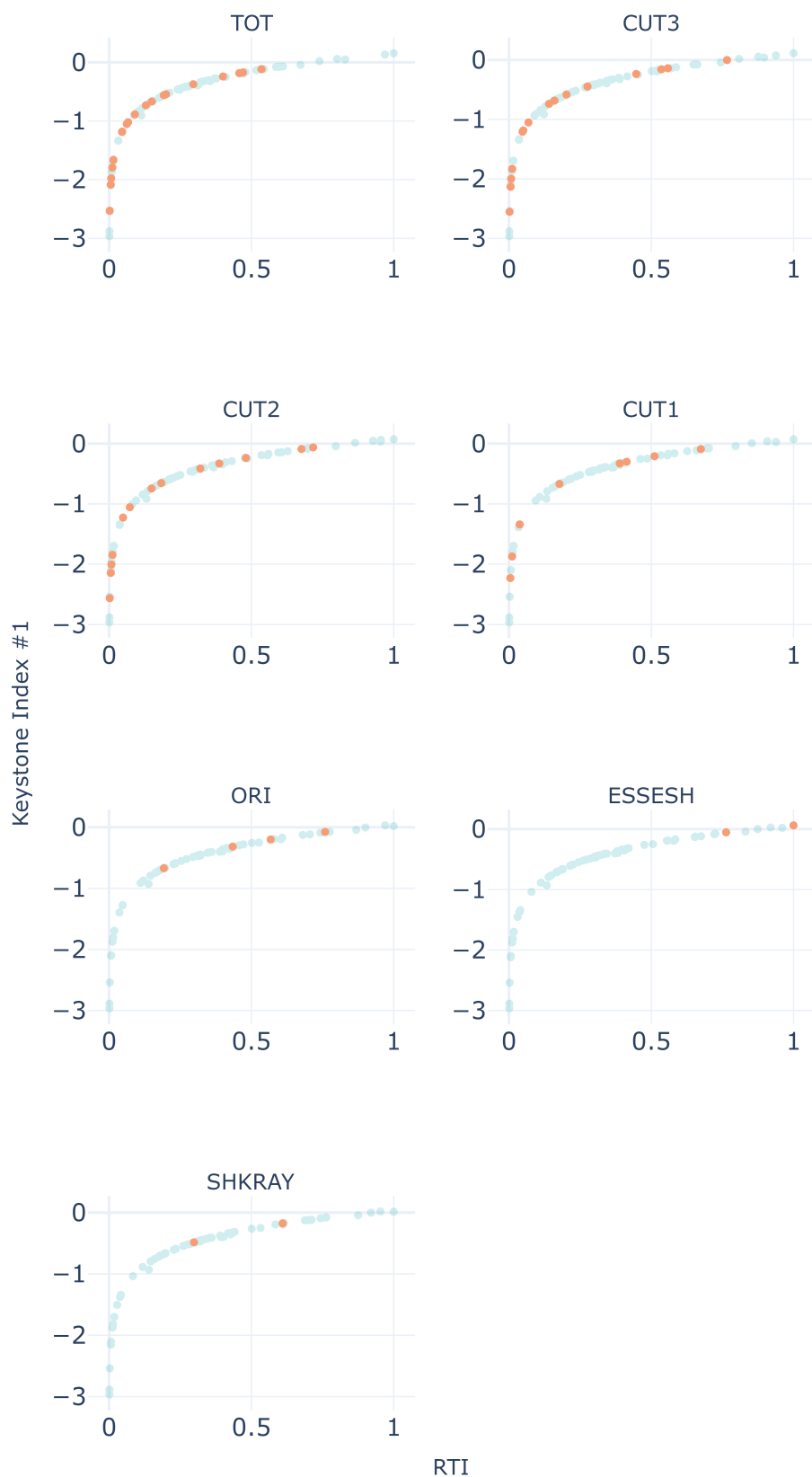


Figura 4.6: Keystoneness plot per i 7 modelli analizzati. In arancione sono evidenziati i FG di Candroitti.

Capitolo 5

Discussione

5.1 Modelli

Si può affermare che le stime eseguite sui vari parametri sono verosimili, perché le EE per tutti i gruppi si trovano nell'intervallo $[0,1]$.

Questo valore riflette la proporzione di produzione di un gruppo riutilizzata all'interno del sistema, quindi per i predatori il valore atteso è lontano da 1. Per *Etmopterus spinax* è stato registrato invece un EE pari a 0.81. Questo risultato è spiegabile analizzando i dati di dieta utilizzati per disaggregare i gruppi. Infatti *Etmopterus spinax* compare come preda della *Dalatias licha* e ne occupa il 28% del totale di dieta. Anche il *Galeus melastomus* è una preda della *D. licha* nella stessa percentuale ma mostra un EE decisamente minore perché ha una produzione più elevata. Questo dato potrebbe indicare che il tasso P/B stimato o la biomassa B non sono accurati per *E. spinax*. Sono quindi necessari maggiori dettagli per i modelli più disaggregati in modo da valutare precisamente il ruolo di questa specie nell'ecosistema.

5.2 Indicatori

Indicatori di complessità. I trend dei 4 indicatori considerati (LD, CI, TD e SOI) in funzione dell'aggregazione sono quelli attesi dalla loro definizione. Ad esempio, LD viene definito da

$$LinkDensity = \frac{\#Link}{\#Nodi} \quad (5.1)$$

Aggregare 2 gruppi significa ridurre di un nodo e di un certo numero di link. Poiché ogni nodo ha molte connessioni la perdita di un nodo provoca una riduzione di diversi link. Deviazioni dall'andamento atteso possono mettere in risalto che l'aggregazione ha unito nodi poco connessi rispetto al resto della rete. Invece, SOI e TD sono stime migliori della complessità del sistema perché considerano non solo la topologia della rete ma anche il peso dei flussi che la costituiscono[34]. Entrambi gli indicatori sono risultati costanti fra i modelli indicando che l'aggregazione di questi gruppi non comporta un'alterazione eccessiva del modello originale, e ciò è dovuto al fatto che i gruppi modificati

sono quelli per cui il throughflow è piccolo. I predatori sono i gruppi che si trovano alla punta della piramide trofica di un ecosistema e di conseguenza sono interessati da flussi di minore intensità [22]. Poiché il risultato osservato per questi indicatori è coerente con quanto atteso considerando il ruolo ecologico dei gruppi coinvolti nell'aggregazione.

Finn's Cycling Index. L'effetto previsto dell'aggregazione sul FCI [41] è trascurabile quando si uniscono gruppi che non fanno parte dei cicli per cui passa la maggior parte del flusso nella rete. L'andamento è quindi coerente con quanto atteso perché i Condroitti non fanno parte dei cicli con maggiore throughflow.

Sinergismo e mutualismo. La spiegazione dei trend opposti per i due indicatori è che durante il processo di aggregazione sono aumentate le interazioni mutualistiche ma è diminuita la loro intensità. Per avvalorare ulteriormente questa spiegazione si può osservare il connectance index: è evidente che il processo di aggregazione porta ad un aumento della proporzione di link esistenti su link possibili, che potrebbe essere quindi una causa dell'andamento positivo per il mutualismo (dipendente soltanto dal numero di link). La razionalizzazione del comportamento del sinergismo è invece poco chiara, inoltre dal grafico sembra che le interazioni più influenti su questo indicatore siano state aggregate in CUT1, per il quale infatti si registra la maggior variazione rispetto al grado di risoluzione precedente.

Indicatori di informazione. Considerando la dimensione dei flussi che coinvolgono i Condroitti non è sorprendente che la loro modifica porti solamente a piccole variazioni di ascendancy, overhead e capacity. Un risultato simile era stato trovato in Abarca-Arenas *et al.* (2002) [29].

Mixed trophic impact. Le interazioni che registrano una variazione maggiore sono quelle in cui almeno uno dei gruppi interagenti è un gruppo 'residuo'. Questa osservazione si spiega considerando che i residui sono gruppi che comprendono l'attività di tutte le specie di Condroitti non esplicitate per un modello. Al variare del grado di aggregazione i gruppi residui subiscono modifiche di biomassa, produzione, consumo e dieta per compensare i gruppi composti dalle singole specie aggiunti al sistema. È quindi naturale notare che i gruppi direttamente interessati dalla disaggregazione sono quelli che mostrano maggiori variazioni di MTI.

Tuttavia è possibile notare alcuni pattern potenzialmente informativi: le interazioni fra RSH_C1 e HAK1 e HAK2 e l'interazione SSH_C1 con DSR hanno MTI negativo per tutti i modelli ma tendono a 0 per il modello TOT. Questo potrebbe suggerire 2 possibili conclusioni:

1. Le specie di cui non si conosce la dieta (cioè quelle contenute nei gruppi residui del modello TOT) hanno impatti di segno opposto e di intensità tale da produrre un MTI quasi nullo per il FG

2. Le specie con dieta ignota potrebbero non avere una forte influenza sul resto dei gruppi, indipendentemente dal segno del loro impatto la somma dei termini porta ad un MTI basso.

FG	Biomassa nota
RSH	80%
RSS	95%
SSH	84%
SSS	74%

Tabella 5.1: Biomassa delle specie con dieta risolta in proporzione alla biomassa totale del FG a cui appartengono (espressa in percentuale).

Per poter verificare queste implicazioni sarebbero necessarie i dati di dieta completamente risolti per tutte le specie. Tuttavia è comunque possibile dare una spiegazione razionale al secondo enunciato sulla base di quanto noto. La biomassa dei gruppi residui occupa tra il 5% e il 25% della biomassa del gruppo originale (vedi Tabella 5.1). Una minore biomassa implica una produzione e un consumo minori e quindi il gruppo residuo possiede un impatto meno importante sul resto dell’ecosistema. Questa spiegazione non è certamente esaustiva in quanto non può spiegare un aumento di intensità di MTI (in valore assoluto) all’aumentare della disaggregazione. Questo trend è ad esempio osservabile per la coppia *Dipturus oxyrinchus* e RSH_C1 per il quale si registra un minimo di MTI nel modello TOT. In quest’ultimo caso risulta invece evidente che l’aggregazione iniziale ha mascherato l’impatto importante di qualche specie. Perciò produrre modelli a maggiore risoluzione con gruppi ben disaggregati potrebbe rivelare interazioni di primaria importanza per poter eseguire azioni gestionali mirate ed efficaci.

Keystoneness. È notevole che l’indice di keystoneness per i Condroitti sia molto sensibile al tipo di aggregazione scelto. Da questi risultati si può ipotizzare che alcune specie di Condroitti siano poco influenti sulla struttura dell’ecosistema quando sono prese singolarmente ma diventano straordinariamente rilevanti quando questi gruppi sono considerati nell’insieme. In particolare il modello ESSESH mostra che il gruppo ESH è quello che impatta maggiormente sugli altri. È anche interessante notare che aggregando su base tassonomica i gruppi ottenuti sono apparentemente meno impattanti sul resto del sistema. L’ammissibilità dei confronti è assicurata anche dal fatto che i valori di ϵ_{max} sono simili per tutti i modelli (Tabella 4.1).

La keystoneness permette di valutare l’importanza dell’impatto di un gruppo sugli altri, per questo motivo singole specie, soprattutto se con poca biomassa, possono esibire un valore basso di questo indicatore. Ciò comunque non va interpretato come un segno di scarsa importanza di queste specie, ma solo di minore capacità ‘modellante’ del gruppo se analizzato singolarmente. Oltretutto l’ipotetica estinzione di specie di questo tipo porterebbe comunque ad una riduzione di diversità genetica e ad una diminuzione inevitabile di resilienza per l’ecosistema, che è un aspetto non catturato dalla keystoneness.

Dalla Figura 4.6 si nota che livelli di definizione diversi possono rivelare gruppi differenti come fattori più influenti sullo stesso ecosistema. Per questo motivo potrebbe essere utile affiancare all'analisi di rete trofica una routine di aggregazione (o disaggregazione se realizzabile) in modo da individuare possibili gruppi inizialmente non evidenti di particolare importanza ecologica.

5.3 Stabilità degli indicatori

Gli indicatori di informazione ascendancy, overhead e capacity sono molto robusti all'aggregazione delle specie, soprattutto se questa determina l'unione di piccoli gruppi e non interessa i cicli con maggior flusso nella rete e lo stesso si può dire del FCI. Determinare in quali condizioni gli indicatori risultano stabili è importante per capire quando i risultati di modelli diversi sono applicabili o confrontabili. L'MTI invece, insieme alla keystone-ness, è più sensibile a questo tipo di modifica. In particolare per MTI sono state osservate inversioni di segno, riduzioni e incrementi significativi. Il valore di questo indicatore varia maggiormente per le interazioni che contengono almeno un gruppo direttamente interessato dall'aggregazione. La keystone-ness di un gruppo al variare dell'aggregazione mostra invece un andamento meno intuitivo e perciò il livello di aggregazione potrebbe essere importante per determinare il ruolo o l'effetto del gruppo nel sistema.

Capitolo 6

Conclusioni

Lo stretto di Sicilia è un'area di vitale importanza per la biodiversità [62] e in quanto tale è fondamentale comprenderne e modellarne lo stato. Per farlo è necessario conoscere in che modo le possibili alterazioni dell'ecosistema possono influenzare le popolazioni dei Condroitti e viceversa. Da questo lavoro risulta evidente che questo taxon è di primaria importanza per l'elevato impatto trofico che ha sugli altri gruppi e di conseguenza queste specie sono considerabili come specie chiave nel loro insieme. Le specie chiave, per via del loro elevato impatto sulle altre, possono costituire il punto di maggiore interesse per le applicazioni in campo gestionale e conservazionistico. Da questo lavoro però è evidente che servono standard condivisi e specifici per il tipo di ambiente, oppure nuovi criteri e procedure da affiancare a quelli già esistenti per rendere sistematica la scelta delle specie in modelli con livello di aggregazione diversa. Inoltre nuovi dati sulla dieta dei Condroitti in quest'area potrebbero illuminare alcune caratteristiche attualmente nascoste o assunte dai macrogruppi residui inseriti nei modelli.

Infine sarebbe molto utile inserire nella modellistica di reti trofiche la possibilità di integrare le informazioni disponibili sull'affidabilità delle misure di input per poter stimare un intervallo di confidenza dei risultati e quindi informare meglio le decisioni in campo gestionale [7].

Bibliografia

- [1] Simenstad C, Estes J. and Kenyon K., «Aleuts, Sea Otters, and Alternate Stable-State Communities,» *Science (New York, N. Y.)*, vol. 200, pp. 403–11, mag. 1978. DOI: [10.1126/science.200.4340.403](https://doi.org/10.1126/science.200.4340.403).
- [2] Paine G.T., «Intertidal Community Structure Experimental Studies on the Relationship between a Dominant Competitor and Its Principal Predator,» *Oecologia*, vol. 15, 93–120, 1974.
- [3] Borrvall C. and Ebenman B., «Early onset of secondary extinctions in ecological communities following the loss of top predators,» *Ecology Letters*, vol. 9, n. 4, pp. 435–442, 2006, ISSN: 1461-023X. DOI: [10.1111/j.1461-0248.2006.00893.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00893.x).
- [4] Ripple W.J, Beschta R.L., «Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems,» *European Journal of Wildlife Research*, vol. 58, n. 4, pp. 733–742, 2012. DOI: [10.1007/s10344-012-0623-5](https://doi.org/10.1007/s10344-012-0623-5).
- [5] Reid W.V et al., «Millennium Ecosystem Assessment,» World Resources Institute, rapp. tecn., 2005. indirizzo: <https://policycommons.net/artifacts/1360846/millennium-ecosystem-assessment/>.
- [6] M. C., «Ethics and politics in the Anthropocene,» *Philosophy & Social Criticism*, vol. 46, n. 10, pp. 1167–1181, 2020. DOI: [10.1177/0191453720903491](https://doi.org/10.1177/0191453720903491).
- [7] Ferretti F, Worm B, Britten G.L, Heithaus M.R. and Lotze H.K., «Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean,» *Ecology Letters*, vol. 13, n. (8), 1055–1071, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01489.x>.
- [8] Heithaus M.R, Alcoverro T, Arthur R, Burkholder D.A, Coates K.A, Christianen M.J.A, Kelkar N, Manuel S.A, Wirsing A.J, Kenworthy W.J and Fourqurean J.W, «Seagrasses in the age of sea turtle conservation and shark overfishing,» *Frontiers in Marine Science*, vol. 1, 2014. DOI: [10.3389/fmars.2014.00028](https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00028).
- [9] Estes J.A, Terborgh J, Brashares J.S, Power M.E, Berger J et al., «Trophic Downgrading of Planet Earth,» *Science*, vol. 333, n. 6040, 301–306, 2011. DOI: [10.1126/science.1205106](https://doi.org/10.1126/science.1205106).
- [10] Camhi M.D, Valenti S.V, Fordham S.V, Fowler S.L and Gibson C., «The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays,» IUCN, rapp. tecn., 2007.

- [11] Frisk M, Miller T. and Dulvy N., «Life Histories and Vulnerability to Exploitation of Elasmobranchs: Inferences from Elasticity, Perturbation and Phylogenetic Analyses,» *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, vol. 37, 27–45, 2005. DOI: {10.2960/J.v35.m514}.
- [12] Hutchings J.A. and Baum J.K., «Measuring marine fish biodiversity: temporal changes in abundance, life history and demography,» *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 360, n. 1454, pp. 315–338, 2005. DOI: 10.1098/rstb.2004.1586.
- [13] McAuley R.B, Simpfendorfer C.A. and Hall N.G., «A method for evaluating the impacts of fishing mortality and stochastic influences on the demography of two long-lived shark stocks,» *ICES Journal of Marine Science*, vol. 64, n. 9, pp. 1710–1722, set. 2007. DOI: 10.1093/icesjms/fsm146.
- [14] Sales N.G., Pessali T.C., Andrade Neto F.R. et al., «Introgression from non-native species unveils a hidden threat to the migratory Neotropical fish *Prochilodus hartii*,» *Biol Invasions*, vol. 20, 555–566, 2018. DOI: {https://doi.org/10.1007/s10530-017-1556-4}.
- [15] White J.W, Botsford L.W, Baskett M.L, Barnett L.A, Barr R.J. and Hastings A., «Linking models with monitoring data for assessing performance of no-take marine reserves,» *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 9, pp. 390–399, 2011. DOI: https://doi.org/10.1890/100138.
- [16] «Britannica.» (26 giu. 2022), indirizzo: https://www.britannica.com/science/ecological-resilience.
- [17] De Groot R.S, Blingnaut J, Van der Ploeg S. et al., «Benefits of Investing in Ecosystem Restoration,» *Conservation Biology*, vol. 27, n. 6, 1286–1293, 2013. DOI: {https://doi.org/10.1111/cobi.12158}.
- [18] Ritchie E.G, Elmhagen B, Glen A.S, Letnic M. et al., «Ecosystem restoration with teeth: what role for predators?» *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 27, n. 5, 265–271, 2012, ISSN: 0169-5347. DOI: {doi.org/10.1016/j.tree.2012.01.001}.
- [19] McMahon S.M, Harrison S.P, Armbruster W.S, Bartlein P.J. et al., «Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity,» *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 26, n. 5, 249–259, 2011. DOI: {https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.02.012}.
- [20] Opitz S., «Trophic Interactions in Caribbean Coral Reefs,» tesi di dott., gen. 1996.
- [21] Fath B.D, Scharler U.M, Ulanowicz R.E, Hannon B, «Ecological network analysis: network construction,» *Ecological Modelling*, vol. 208, n. (1), 49–55, 2007. DOI: https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.029.
- [22] Cain M.L, Bowman W.D, Hacker S.D, *Ecologia*, Prima Edizione, Piccin, cur. 2017, 529–533.
- [23] Menge B.A, «Indirect Effects in Marine Rocky Intertidal Interaction Webs: Patterns and Importance,» *Ecological Monographs*, vol. 65, n. (1), 21–74, 1995. DOI: doi:10.2307/2937158.

- [24] Cale W.G, O'Neill W.G. and Gardner R.H., «Aggregation Error in Non-linear Ecological Models,» *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 100, pp. 539–550, 1983.
- [25] O'Neill R.V. and Rust B., «Aggregation error in ecological models,» *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 7, pp. 91–105, 1979.
- [26] Zhang H, Shugart H.H, Wang B, Lerdau M, «Article The Significance of Aggregation Methods in Functional Group Modeling,» *Forests*, vol. 12, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/f12111560>.
- [27] S. W., «Size-aggregation in models of aquatic ecosystems,» *Science of The Total Environment*, vol. 183, n. 1, pp. 107–114, 1996. DOI: [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(95\)04977-0](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04977-0).
- [28] Angelini R. and Agostinho A.A., «Food web model of the Upper Paraná River Floodplain: description and aggregation effects,» *Ecological Modelling*, vol. 181, n. 2, pp. 109–121, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.06.025>.
- [29] Abarca-Arenas L.G, Ulanowicz R.E., «The effects of taxonomic aggregation on network analysis,» *Ecological Modelling*, vol. 149, pp. 285–296, 2005. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00474-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00474-4).
- [30] Agnetta D, Badalamenti F, Colloca F, D'Anna G, Di Lorenzo M, Fiorentino F, et al., «Benthic-pelagic coupling mediates interactions in Mediterranean mixed fisheries: An ecosystem modeling approach,» *PLoS ONE*, vol. 14, n. (1), 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210659>.
- [31] Christensen V, Walters C.J, Pauly D and Robyn Forrest, *Ecopath with Ecosim version 6 User Guide*, 2008.
- [32] Latham L.G, «Network flow analysis algorithms,» *Ecological Modelling*, vol. 192, pp. 586–600, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.07.029>.
- [33] Christensen V., «Ecosystem maturity - towards quantification,» *Ecological Modelling*, vol. 77, pp. 3–32, 1995. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(93\)E0073-C](https://doi.org/10.1016/0304-3800(93)E0073-C).
- [34] Libralato S., «System Omnivory Index,» in *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier B.V., 2008, 3472–3477. DOI: [doi : 10.1016/b978-008045405-4.00135-x](https://doi.org/10.1016/b978-008045405-4.00135-x).
- [35] Ulanowicz R.E, Holt R.D and Barfield M., «Limits on ecosystem trophic complexity: insights from ecological network analysis,» *Ecology Letters*, vol. 17, n. 2, pp. 127–136, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12216>.
- [36] Barausse A. and Palmeri L., «A Comparative Analysis of Trophic Structure and Functioning in Large-Scale Mediterranean Marine Ecosystems,» in *The Mediterranean Sea: Its history and present challenges*, G. S. e D. Z., cur. Dordrecht: Springer Netherlands, 2014, pp. 421–434, ISBN: 978-94-007-6704-1. DOI: [10.1007/978-94-007-6704-1_24](https://doi.org/10.1007/978-94-007-6704-1_24).

- [37] Ulanowicz R.E., «Ascendency: A measure of ecosystem performance,» in *Handbook of Ecosystem Theories and Management*. gen. 2000, pp. 303–315.
- [38] Ulanowicz R.E., *Growth and development: ecosystems phenomenology*. 1986.
- [39] Ulanowicz R.E., «The Central Role of Information Theory in Ecology,» giu. 2003. DOI: [10.1007/978-0-8176-4904-3_7](https://doi.org/10.1007/978-0-8176-4904-3_7).
- [40] Odum, E.P., «The Strategy of Ecosystem Development,» *Science*, giu. 1969. DOI: [10.1007/978-0-8176-4904-3_7](https://doi.org/10.1007/978-0-8176-4904-3_7).
- [41] Finn J.T., «Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows,» *Journal of Theoretical Biology*, vol. 56, n. 2, pp. 363–380, 1976, ISSN: 0022-5193. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(76\)80080-X](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(76)80080-X).
- [42] Finn J.T., «Flow Analysis of Models of the Hubbard Brook Ecosystem,» *Ecology*, vol. 61, n. 3, pp. 562–571, 1980. DOI: <https://doi.org/10.2307/1937422>.
- [43] Leontief W., *Input-output economics*, 2nd ed. New York: Oxford University Press, 1986, 529–533.
- [44] Allesina S, Ulanowicz R.E., «Cycling in ecological networks: Finn’s index revisited,» *Comput Biol Chem.*, vol. 28, n. 3, pp. 227–233, 2004. DOI: [10.1016/j.compbiolchem.2004.04.002](https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2004.04.002).
- [45] Scharler U.M. and Fath B.D., «Comparing network analysis methodologies for consumer–resource relations at species and ecosystems scales,» *Ecological Modelling*, vol. 220, n. 22, pp. 3210–3218, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.02.011>.
- [46] Libralato S, Christensen V. and Pauly D., «A method for identifying keystone species in food web models,» *Ecological Modelling*, vol. 195, n. 3, pp. 153–171, 2006, ISSN: 0304-3800. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.11.029>.
- [47] Geraci M.L, Ragonese S, Scannella D. et al., «Batoid Abundances, Spatial Distribution, and Life History Traits in the Strait of Sicily (Central Mediterranean Sea): Bridging a Knowledge Gap through Three Decades of Survey,» *Animals*, vol. 11, n. 8, 2021, ISSN: 2076-2615. DOI: [10.3390/ani11082189](https://doi.org/10.3390/ani11082189).
- [48] Garcia C. and Duarte L.O., «Consumption to biomass (Q/B) ratio and estimates of Q/B-predictor parameters for Caribbean fishes,» *Naga*, vol. 25, pp. 19–31, giu. 2002.
- [49] Schneider C.A, Rasband W.S. and Eliceiri K.W., «NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis,» *Nature Methods*, vol. 9, 7 2012. DOI: [10.1038/nmeth.2089](https://doi.org/10.1038/nmeth.2089).
- [50] Palomares M.L.D. and Pauly B.D., «Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity,» *Marine and Freshwater Research*, vol. 49, gen. 1998. DOI: [10.1071/MF98015](https://doi.org/10.1071/MF98015).

- [51] Randall R.G. and Minns C.K., «Use of fish production per unit biomass ratios for measuring the productive capacity of fish habitats,» *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, n. 8, pp. 1657–1667, 2000. DOI: [10.1139/f00-103](https://doi.org/10.1139/f00-103).
- [52] Froese R. and Binohlan C., «Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data,» *Journal of Fish Biology*, vol. 56, n. 4, pp. 758–773, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00870.x>.
- [53] Hopkins K.D., «Reporting Fish Growth: A Review of the Basics,» *Journal of the world Aquaculture Society*, vol. 23, n. 3, pp. 173–179, 1992. DOI: [doi:10.1111/j.1749-7345.1992.tb00766.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1992.tb00766.x).
- [54] Arkhipkin A.I., Baumgartner N., Brickle P. et al., «Biology of the skates *Bathyraja brachyurops* and *B. griseocauda* in waters around the Falkland Islands, Southwest Atlantic,» *ICES Journal of Marine Science*, vol. 65, n. 4, pp. 560–570, mar. 2008. DOI: [10.1093/icesjms/fsn015](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn015).
- [55] Rindorf A. and Lewy P., «Bias in estimating food consumption of fish by stomach-content analysis,» *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 61, n. 12, pp. 2487–2498, 2004. DOI: [10.1139/f04-200](https://doi.org/10.1139/f04-200).
- [56] «Scipy manual.» (26 giu. 2022), indirizzo: <https://docs.scipy.org/doc/scipy/reference/generated/scipy.cluster.hierarchy.linkage.html>.
- [57] Virtanen P, Gommers R, Oliphant T. et al., «SciPy 1.0: Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python,» *Nature Methods*, vol. 17, pp. 261–272, 2020. DOI: [10.1038/s41592-019-0686-2](https://doi.org/10.1038/s41592-019-0686-2).
- [58] Suzuki R. and Shimodaira H., «An Application of Multiscale Bootstrap Resampling to Hierarchical Clustering of Microarray Data: How Accurate are these Clusters?» *The Fifteenth International Conference on Genome Informatics*, vol. 2004, gen. 2004.
- [59] Sharuddin s. and Muda N., «Performance Comparison between Bootstrap and Multiscale Bootstrap for Assessing Phylogenetic Tree for RNA polymerase,» *Sains Malaysiana*, vol. 44, pp. 1643–1651, 2015.
- [60] R Core Team, *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria., 2021. indirizzo: [%7BURL%20https://www.R-project.org/%7D](https://www.R-project.org/).
- [61] K. C., «EcoNet: A new software for ecological modeling, simulation and network analysis,» *Ecological Modelling*, vol. 208, n. 1, pp. 3–8, 2007, Special Issue on Ecological Network Theory, ISSN: 0304-3800. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.031>.
- [62] Di Lorenzo M, Sinerchia M. and Colloca F., «The North sector of the Strait of Sicily: a priority area for conservation in the Mediterranean Sea,» *Hydrobiologia*, vol. 821, n. 1, 2018. DOI: [10.1007/s10750-017-3389-7](https://doi.org/10.1007/s10750-017-3389-7).

Appendice A

Tabelle supplementari

Tabella A.1: Gruppi funzionali originali (FG) e specie incluse

N°	Contenuto	FG
1	Seabirds	SB
2	Marine mammals	MM
3	Sea turtles	TUR
4	Sword fish	XIP
5	Bluefin tuna	THU
6	Large pelagic fish	LPL
7	Medium pelagic fish	MPL
8	Other small pelagic fish	SPL
9	European hake <6 cm	HAKO
10	European hake 6-12 cm	HAK1
11	European hake 12.1-22.0 cm	HAK2
12	European hake 22.1-41.0 cm	HAK3
13	European hake >41.0 cm	HAK4
14	Red mullet <8 cm	MULO
15	Red mullet 8-12 cm	MUL1
16	Red mullet 12.1-17 cm	MUL2
17	Red mullet > 17 cm	MUL3
18	Horse meckerel	TRA
19	Pandora	PAG
20	Demersal fish (slope)	DFS
21	Demersal fish crustacean feeders (shelf)	DFH
22	Demersal fish mixed food (shelf)	DSM
23	Demersal fish piscivorous (shelf)	DSP
24	Demersal fish rocky (shelf)	DSR
25	Mesopelagic fish crustacean feeders (slope)	MSC
26	Mesopelagic fish jelly feeders (slope)	MSG
27	Mesopelagic fish piscivorous (slope)	MSP
28	Rays and skates (shelf)	RSH
29	Rays and skates (slope)	RSS
30	Sharks (shelf)	SSH
31	Sharks (slope)	SSS

Tabella A.1: (cont.)

N°	Nome	FG
32	European anchovy	ENG
33	European pilchard	SAR
34	Epipelagic fish	EPI
35	Cephalopods benthic (shelf)	CEBH
36	Cephalopods benthic (slope)	CEBS
37	Cephalopods pelagic (shelf)	CEPH
38	Cephalopods pelagic (slope)	CEPS
39	Decapods natant (slope)	DNS
40	Decapods natant (shelf)	DNH
41	Decapods reptant (slope)	DRS
42	Decapods reptant (shelf)	DRH
43	Giant red shrimp	ARF
44	Deep water rose shrimp	PWL
45	Suprabenthos	SUP
46	macrobenthos omnivore	O
48	macrobenthos deposit-feeder	DF
49	macrobenthos carnivore	C
50	macrobenthos parasite	PAR
51	macrobenthos scavenger	SCA
52	macrobenthos herbivore	H
53	macrobenthos grazer	GRA
54	macrobenthos suspension-feeder	SF
55	macrobenthos particulate-feeder	PF
56	Meiobenthos	BO
57	Euphausiacea	EUP
58	Gelatinous zooplankton	ZG
59	Large zooplankton	ZL
60	Mesozooplankton	ZM
61	Microzooplankton	ZS
62	Pelagic bacteria	PB
63	Sediment bacteria	BB
64	Pico-phytoplankton	PS
65	Dinoflagellates	DFL
66	Diatom	PL
67	Microphytobenthos	MB
68	Seagrass	SG
69	Macroalgae	MA
70	Detritus Carrion	DC
71	Suspended Particulate Organic Matter	SPOM
72	Benthic Detritus	BD

Tabella A.2: Specie e FG di appartenenza nei diversi modelli. Ogni colonna mostra per un modello in quale FG è inclusa la specie di riferimento rispetto al modello TOT. (Continua nelle pagine successive)

TOT (Riferimento)	CUT3	CUT2
<i>Bathyraja brachyurops</i>	<i>Bathyraja brachyurops</i>	<i>Bathyraja brachyurops</i>
<i>Chimaera monstrosa</i>	RSS_C1	RSS_C1
<i>Dalatias licha</i>	<i>Dalatias licha</i>	<i>Dalatias licha</i>
<i>Dipturus oxyrinchus</i>	<i>Dipturus oxyrinchus</i>	<i>Dipturus oxyrinchus</i>
<i>Etmopterus spinax</i>	<i>Etmopterus spinax</i>	SSS_C1
<i>Galeus melastomus</i>	<i>Galeus melastomus</i>	SSS_C1
<i>Mustelus asterias</i>	SSH_C1	SSH_C1
<i>Mustelus mustelus</i>	SSH_C1	SSH_C1
<i>Myliobatis aquila</i>	<i>Myliobatis aquila</i>	<i>Myliobatis aquila</i>
RSH_C1	RSH_C1	RSH_C1
RSS_C1	RSS_C1	RSS_C1
<i>Raja asterias</i>	<i>Raja asterias</i>	<i>Raja asterias</i>
<i>Raja clavata</i>	RSH_C1	RSH_C1
<i>Raja miraletus</i>	<i>Raja miraletus</i>	RSH_C1
<i>Raja polystigma</i>	<i>Raja polystigma</i>	<i>Raja polystigma</i>
SSH_C1	SSH_C1	SSH_C1
SSS_C1	SSS_C1	SSS_C2
<i>Scyliorhinus canicula</i>	<i>Scyliorhinus canicula</i>	<i>Scyliorhinus canicula</i>
<i>Squalus blainville</i>	SSS_C1	SSS_C2
<i>Torpedo marmorata</i>	<i>Torpedo marmorata</i>	<i>Torpedo marmorata</i>
<i>Torpedo torpedo</i>	<i>Torpedo torpedo</i>	SSH_C1

Tabella A.2: (cont.)

TOT (Riferimento)	CUT1	ORI
<i>Bathyraja brachyurops</i>	RSH_C1	RSH
<i>Chimaera monstrosa</i>	RSS_C1	RSS
<i>Dalatias licha</i>	SSS_C2	SSS
<i>Dipturus oxyrinchus</i>	<i>Dipturus oxyrinchus</i>	RSS
<i>Etmopterus spinax</i>	SSS_C1	SSS
<i>Galeus melastomus</i>	SSS_C1	SSS
<i>Mustelus asterias</i>	SSH_C1	SSH
<i>Mustelus mustelus</i>	SSH_C1	SSH
<i>Myliobatis aquila</i>	<i>Myliobatis aquila</i>	RSH
RSH_C1	RSH_C1	RSH
RSS_C1	RSS_C1	RSS
<i>Raja asterias</i>	SSH_C1	SSH
<i>Raja clavata</i>	RSH_C1	RSH
<i>Raja miraletus</i>	RSH_C1	RSH
<i>Raja polystigma</i>	RSH_C1	RSH
SSH_C1	SSH_C1	SSH
SSS_C1	SSS_C2	SSS
<i>Scyliorhinus canicula</i>	SSH_C1	SSH
<i>Squalus blainville</i>	SSS_C2	SSS
<i>Torpedo marmorata</i>	<i>Torpedo marmorata</i>	SSH
<i>Torpedo torpedo</i>	SSH_C1	SSH

Tabella A.2: (cont.)

TOT (Riferimento)	ESSESH	SHKRAY
<i>Bathyraja brachyurops</i>	ESH	RAY
<i>Chimaera monstrosa</i>	ESS	RAY
<i>Dalatias licha</i>	ESS	SHK
<i>Dipturus oxyrinchus</i>	ESS	RAY
<i>Etmopterus spinax</i>	ESS	SHK
<i>Galeus melastomus</i>	ESS	SHK
<i>Mustelus asterias</i>	ESH	SHK
<i>Mustelus mustelus</i>	ESH	SHK
<i>Myliobatis aquila</i>	ESH	RAY
RSH_C1	ESH	RAY
RSS_C1	ESS	RAY
<i>Raja asterias</i>	ESH	SHK
<i>Raja clavata</i>	ESH	RAY
<i>Raja miraletus</i>	ESH	RAY
<i>Raja polystigma</i>	ESH	RAY
SSH_C1	ESH	SHK
SSS_C1	ESS	SHK
<i>Scyliorhinus canicula</i>	ESH	SHK
<i>Squalus blainville</i>	ESS	SHK
<i>Torpedo marmorata</i>	ESH	SHK
<i>Torpedo torpedo</i>	ESH	SHK