



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea in Fisica

Tesi di Laurea

L’amplificazione stocastica nel sistema preda-predatore ed altre applicazioni

Relatore

Prof. Amos Maritan

Laureando

Pietro Dragoni

Anno Accademico 2022/2023

Sommario

Partendo da un'introduzione storica sul sistema preda-predatore, si spiega il motivo per cui è opportuno descriverlo attraverso un modello stocastico come effettuato nell'articolo "Predator-Prey Cycles from Resonant Amplification of Demographic Stochasticity" scritto da A. J. McKane and T. J. Newman (Phys. Rev. Lett. 94, 218102, 2005). Prima di trattare tale modello, si introduce il formalismo della *Master Equation* per sistemi stocastici a variabili ed interazioni discrete, attraverso il quale è possibile osservare l'emergenza del fenomeno dell'amplificazione stocastica nel caso in cui la teoria di campo medio preveda un equilibrio attrattivo. Questo fenomeno consiste nella presenza di oscillazioni stocastiche dominate da frequenze interne risonanti e segue dalla stimolazione di tali frequenze da parte del rumore stocastico originato dalla discretezza delle variabili e delle interazioni fra gli individui. Successivamente, si tratta analiticamente il caso specifico del modello di McKane e Newman, che è un modello stocastico non spaziale per il sistema preda-predatore caratterizzato da semplici ipotesi biologiche, equivalenti a quelle del modello deterministico di Volterra. In questo esempio l'amplificazione stocastica spiega qualitativamente la ciclicità nell'evoluzione delle due popolazioni attesa intuitivamente e osservata sperimentalmente, la quale è stata altrimenti giustificata da modelli deterministici solo introducendo interazioni fra specie più sofisticate. Per verificare numericamente i risultati teorici, attraverso due algoritmi discussi in dettaglio (fra cui quello di Gillespie) viene simulato il modello stocastico, verificando la presenza di oscillazioni stocastiche dominate da frequenze risonanti attraverso il calcolo della *Power Spectral Density*. Infine, si citano e si spiegano brevemente ulteriori applicazioni dell'amplificazione stocastica ad altri campi della scienza, quali l'epidemiologia e le neuroscienze.

Indice

1	Introduzione	ii
2	Trattazione generale dell'amplificazione stocastica	v
	2.0.1 Caso in cui il moto deterministico abbia equilibrio attrattivo	viii
3	Amplificazione stocastica nel sistema preda-predatore	x
	3.1 Trattazione teorica	x
	3.1.1 Il modello deterministico di Volterra	xii
	3.1.2 Power spectrum	xiii
	3.2 Risultati numerici	xv
	3.2.1 L'algoritmo di Gillespie	xx
	3.2.2 Simulazione dell'equazione di Langevin	xxi
	3.2.3 Power Spectral Density delle simulazioni	xxii
4	Conclusioni	xxiv
5	Appendici	xxvi
	5.1 Processi stocastici, <i>Power Spectrum</i> e funzione di autocorrelazione	xxvi
	5.2 Il processo di Wiener e il rumore bianco	xxvii
	Bibliografia	xxviii

1 Introduzione

Correva l'anno 1925 quando il biologo marino Umberto D'Ancona, analizzando le statistiche del mercato del pesce nell'Adriatico durante gli anni della Prima Guerra Mondiale, si accorse di un comportamento controintuitivo nell'andamento delle popolazioni di alcune specie di pesci facenti parte del pescato: in quel periodo, nonostante la pesca fosse fortemente ridotta a causa dell'impegno bellico, si osservava una diminuzione nel pescato di alcune specie di pesci tipicamente prede e un contemporaneo aumento dei predatori ad esse associati ([3]). D'Ancona sottopose il quesito a suo cognato, il matematico e fisico Vito Volterra, che decise non solo di provare a modellizzare matematicamente il sistema preda-predatore, ma anche di inaugurare un nuovo approccio squisitamente fisico alla biologia e all'ecologia. Il risultato, descritto nell'articolo [20], fu chiamato "modello di Lotka-Volterra", perché qualche anno prima (1920) e con un approccio più chimico, anche il matematico e chimico-fisico statunitense Alfred J. Lotka si era avvicinato allo studio della demografia matematica, pubblicando nel 1925 l'articolo [4] in cui aveva postulato le stesse equazioni per lo stesso sistema, senza accorgersi però di alcune caratteristiche matematiche del modello che aveva elaborato.

Rimandando al libro [3] (capitolo 5) per ulteriori approfondimenti storici, seguendo l'approccio del fisico italiano che egli chiamò "metodo degli incontri", si procede alla giustificazione del modello sopracitato e se ne descrivono le caratteristiche principali, saltando tutti i conti che sono facilmente recuperabili prendendo il limite per $\gamma \rightarrow 0$ e sostituendo $x_{1/2}$ con $m_{1/2}$ nella trattazione effettuata nella [Sezione 3.1] (oppure consultando [15], capitolo 6). Posti m_1 e m_2 rispettivamente le popolazioni di predatori e prede, le equazioni considerate sono:

$$\begin{cases} \dot{m}_1(t) = -\rho_1 m_1 + \beta_1 m_1 m_2 \\ \dot{m}_2(t) = \rho_2 m_2 - \beta_2 m_1 m_2 \end{cases} \quad (1)$$

Per giustificare tali equazioni, Volterra considera il sistema preda-predatore matematicamente analogo ad un gas di due sostanze in un contenitore chiuso e isolato: quando una preda e un predatore si incontrano, danno luogo ad una reazione istantanea (predazione) che ovviamente riduce la popolazione di prede e permette la riproduzione dei predatori. La frequenza di questi eventi sarà direttamente proporzionale alla probabilità con cui una preda incontra un predatore, che a sua volta è proporzionale al numero di prede e al numero di predatori; nelle costanti di proporzionalità $\beta_{1,2}$ Volterra tiene conto di tutti gli aspetti biologici specifici del sistema. Inoltre, è supposto che le prede si riproducano continuamente con tasso di nascita ρ_2 e possano morire solo se mangiate dai predatori (ipotesi non troppo restrittiva per molti sistemi), mentre i predatori spariscono con un tasso di morte ρ_1 . Il modello di Lotka-Volterra è piuttosto semplicistico; infatti, fra le assunzioni più "brutali" si annoverano: l'istantaneità della riproduzione delle specie, il fatto che i neonati siano già adulti, l'insaziabilità dei predatori, la mancanza di ereditarietà e selezione naturale (che farebbe dipendere dal tempo i parametri $\beta_{1/2}$) e, soprattutto, il fatto che senza predatori la popolazione delle prede crescerebbe esponenzialmente, come se le risorse ambientali fossero infinite, e non con una più realistica funzione logistica.

Ciononostante, questo modello era considerato estremamente promettente perché prevede delle oscillazioni cicliche nell'andamento delle popolazioni, le quali sono intuitivamente attese visto che ad un numero troppo elevato di predatori ed esiguo di prede consegue una decrescita demografica dei primi e una conseguente crescita delle seconde con un leggero ritardo (e viceversa). Questo sistema differenziale non lineare ammette un integrale primo (ottenibile per separazione delle variabili considerando il rapporto dm_2/dm_1), che è $\rho_1 \ln m_2 - \beta_1 m_2 + \rho_2 \ln m_1 - \beta_2 m_1 = \mathcal{E} \in \mathbb{R}$ ([Equazione 23]), e le orbite nello spazio delle fasi (m_1, m_2) sono curve chiuse, ovvero il moto è periodico. Il sistema ammette un unico equilibrio stabile neutro (ossia né attrattivo né repulsivo, chiamato in letteratura "centro stabile"). Il periodo di oscillazione risulta $T = 2\pi/\sqrt{\rho_1\rho_2}$.

Per quanto riguarda il problema posto dal cognato, Volterra concluse che, probabilmente, una pesca che rimuove dal sistema sia prede sia predatori (che forse oggi si chiamerebbe "sostenibile") permette alle prede, solitamente più veloci a riprodursi e recuperare gli individui pescati, di proliferare rispetto ai predatori. Per introdurre la pesca nel modello si dovrebbe far dipendere i parametri dal tempo oppure inserire una forzante esterna periodica.

L'interesse per questi modelli crebbe nel tempo sia per l'ampio potenziale in ecologia e demografia, sia per altri scopi più bellici: come citato in [3], la lotta per la sopravvivenza in natura è matematicamente analoga ad una battaglia fra uomini, tanto che dal 1919, con un approccio simile a quello di Lotka, alcuni matematici

inglesi (L.F. Richardson e F.W. Lanchester) iniziarono a studiare modelli per analizzare i combattimenti della prima guerra mondiale. Vista questa crescente attenzione, vennero effettuati esperimenti in laboratorio volti a testare il modello di Lotka-Volterra, ma i risultati furono apparentemente contrastanti. A favore di questo modello, studiando un sistema *host*-parassita *in vitro*, che è matematicamente analogo a quello preda-predatore, Utida nel 1957 ([17] e [15]) ottenne oscillazioni rilevanti fino alla 82-esima generazione come qualitativamente previsto da suddetto modello (consultare la [Figura 1]).

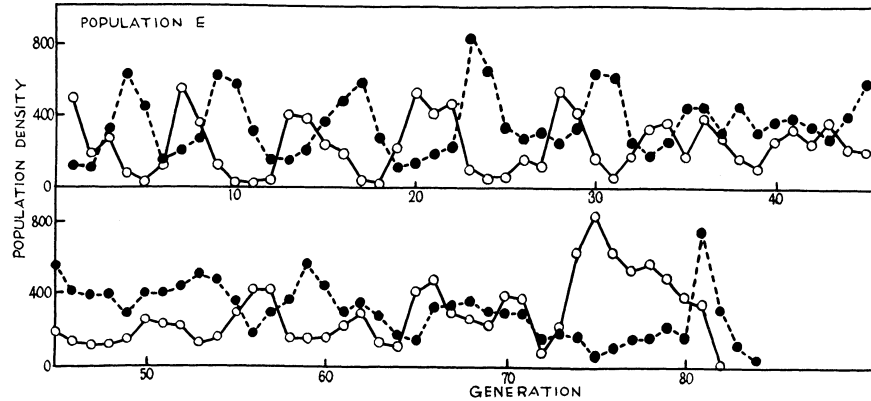


Figura 1: Fluttuazione nella densità di individui nell'esperimento di Utida; la specie *host* (●) era il coleottero azuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*) e la specie parassita delle sue larve (○) era la *Heterospilus prosopidi* (immagine presa da [17], figura 2); si evidenzia un comportamento oscillatorio leggermente smorzato e non regolare.

I risultati di questo esperimento sembrano qualitativamente coerenti con il modello di Lotka-Volterra: si notano evidenti oscillazioni e lo sfasamento fra l'evoluzione dell'*host* e del parassita. Tuttavia, Utida ([17]) afferma che in tutti gli esperimenti effettuati le fluttuazioni sono leggermente smorzate (in particolare nel dataset rappresentato nella [Figura 1] si osserva una forte riduzione delle oscillazioni dopo 40 generazioni) e non sono coerenti con la ciclicità "conservativa" prevista dal modello matematico. Renshaw ([15]) attribuisce questo comportamento all'ereditarietà e la selezione naturale che non sono contemplate dal modello. Nella [Figura 1] si osserva, inoltre, l'improvvisa e inattesa esplosione della popolazione dell'*host* attorno alla 74-esima generazione e la sua successiva estinzione, in completo disaccordo con un modello che presenta un integrale primo e che non prevede l'estinzione delle specie.

Un maggiore disaccordo sperimentale rispetto al modello di Lotka-Volterra era già stato trovato da Gause (1934, [6]), che attraverso numerosi esperimenti e con varie condizioni ambientali concluse che il sistema preda-predatore studiato (due protiste, organismi unicellulari eucarioti) era caratterizzato dall'immediata estinzione della preda per ogni condizione iniziale, violando chiaramente il modello in questione ([15]). In conclusione, il modello risulta sia poco realistico da un punto di vista teorico (presenza di un integrale primo e crescita esponenziale della preda nel caso di predatori estinti) sia non verificato sperimentalmente. Già nel 1931 Volterra ([21]) propose un modello più realistico, aggiungendo un termine logistico per le prede ($-\gamma m_2^2$) che rendeva conto della limitatezza delle risorse nell'ambiente. Come si dimostrerà nella [Sezione 3.1.1], questo modello deterministico non mostra la ciclicità che è osservata sperimentalmente.

Le strade percorribili a questo punto erano due: continuare a complicare i modelli deterministici per recuperare la ciclicità oppure considerare modelli stocastici che tenessero conto del fatto che le reazioni fra individui sono discrete e intrinsecamente aleatorie. In un modello deterministico potrebbero essere considerati altri effetti interni, fra cui Renshaw ([15]) cita la spazialità, zone sicure per le prede, l'ereditarietà, altre interazioni non lineari fra le specie e Smith ([13]) aggiunge la non insaziabilità dei predatori; oppure elementi esterni, tra cui Renshaw annovera la stagionalità e le altre specie, che però sono irrilevanti in laboratorio sebbene probabilmente dominino in natura. Un modello deterministico e semplice che recupera la ciclicità è il modello di Holling-Turner, che modificarono quello di Volterra con un approccio "a tentativi", per cui si rimanda a [15]. Come citato da Renshaw, visto che le componenti esterne sono difficili da studiare in laboratorio ed è molto incerta la loro portata e influenza sui sistemi ecologici, per ora gli scienziati che hanno approcciato l'ecologia con modelli deterministici si sono concentrati prevalentemente nel modellizzare effetti interni.

Perché, invece, potrebbe aver senso percorrere la strada “stocastica”? Sembra già evidente che il comportamento irregolare e spesso imprevedibile delle popolazioni in [Figura 1] non sia ben descrivibile con un modello deterministico, ma la questione è ancora più generale in quanto profondamente radicata nei sistemi ecologici. Si prenda come riferimento un semplice sistema *birth-death*, in cui una specie senza predatori prospera basandosi sulle risorse a disposizione. Si supponga che all’inizio ci sia solo un individuo (in grado di riprodursi da solo): secondo un modello deterministico logistico la popolazione inizierebbe a crescere fino a raggiungere la saturazione, ma considerando che in un sistema reale quel singolo individuo di partenza ha una certa probabilità di morire prima di riprodursi, allora potrebbe esserci un’immediata estinzione che il modello deterministico non prevede in alcun caso mentre una visuale stocastica (leggasi probabilistica) spiega senza difficoltà. Al di là di questo esempio che potrebbe sembrare “patologico”, McKane e Newman ([14]) sostengono che la stocasticità sia intrinseca in ecologia perché le variabili e le reazioni fra preda e predatore, ossia gli incontri nell’ottica di Volterra, sono discrete: in un sistema caratterizzato da popolazioni discrete ($m_{1/2} \in \mathbb{N}$), con una certa probabilità l’incontro di un numero intero di individui porta ad una trasformazione discreta del sistema, non rappresentabile come una successione infinita di evoluzioni infinitesime come implicitamente considerato da un modello deterministico. McKane e Newman quindi seguono questa strada: considerano un modello stocastico (non spaziale) in cui le due specie, come se fossero due gas diversi nello stesso contenitore, interagiscono attraverso delle reazioni “ecologiche” in un ambiente che può sostenere un numero massimo di individui. Questo tipo di modelli ecologici basati sulla dinamica del singolo individuo è detto *individual-level model*, *ILM*, che è contrapposto ai modelli deterministici in cui la popolazione è osservata nel suo insieme e per i quali si usa il termine *population-level model*, *PLM*. McKane e Newman considerano un modello dalle ipotesi ecologiche semplici ed essenziali, equivalenti a quelle di Volterra, visto che la spazialità è ignorata e sono considerate solo le interazioni necessarie per un sistema preda-predatore (nascita, morte, predazione); ciononostante, il modello mostra una ciclicità persa dal modello di Volterra e analoga a quella deterministica riscontrata da Lotka-Volterra, ma le oscillazioni hanno natura stocastica e sono più irregolari come quelle dell’esperimento di [Figura 1]. Come si dimostrerà nella [Sezione 3.1], per dimensioni infinite del sistema il modello di McKane e Newman si riconduce al modello deterministico di Volterra, che invece non mostra ciclicità: sotto il formalismo matematico che sarà presentato nelle prossime sezioni si nasconde il semplice fatto che la perturbazione stocastica, approssimabile ad un rumore bianco che stimola il sistema ad ogni frequenza, produce nel modello di Volterra l’eccitazione di una frequenza risonante che è intrinseca del sistema e leggermente diversa dalla quella di oscillazione (smorzata) del modello deterministico. Si nota anche che l’amplificazione stocastica, diversamente da altri fenomeni stocastici (ad esempio la risonanza stocastica scoperta da Benzi *et al.*, [2]), non necessita di forzanti esterne: è la stocasticità interna che eccita delle frequenze risonanti intrinseche nel sistema. Inoltre, si osserva che questo modello stocastico prevede anche la possibilità dell’estinzione di una specie e potrebbe spiegare il risultato sperimentale di Gause ([6]) in quanto, probabilmente, i parametri biologici di quel sistema erano così sfavorevoli per la preda che spesso la sua popolazione diventava piccola e, per fluttuazione statistica, si estingueva.

L’amplificazione stocastica ha una valenza e applicabilità molto vasta in quanto è attesa in ogni sistema stocastico avente variabili e reazioni discrete e caratterizzato, nel loro equivalente deterministico (ossia nel limite di campo medio), da un equilibrio attrattivo specialmente se esso è un fuoco stabile. Infatti, la trattazione del fenomeno segue un approccio più generale nella [Sezione 2] e poi si specializza al sistema preda-predatore di McKane e Newman nella [Sezione 3]. Nella [Sezione 4] sono citate e brevemente descritte due applicazioni in neuroscienze ed epidemiologia di questo fenomeno.

Come ultima riflessione prima della trattazione, è doveroso chiarire perché si continuino a studiare modelli deterministici sebbene questi non siano verosimili in sistemi discreti come quelli ecologici. Il motivo è analogo alla ragione per cui si continua a studiare e usare la fisica classica: essi sono più semplici da analizzare matematicamente ed entro certi limiti garantiscono una descrizione biologica sufficientemente realistica. Nel caso del sistema predatore, alcuni modelli deterministici più sofisticati mostrano buone previsioni a patto che la popolazione delle specie non diventi troppo esigua: visto che l’influenza del rumore stocastico è, euristicamente, dell’ordine di $\mathcal{O}(1/\sqrt{N})$ (dove N è la dimensione del sistema ecologico), finché le popolazioni sono grandi gli effetti stocastici sono in ottima approssimazione trascurabili.

2 Trattazione generale dell'amplificazione stocastica

Questo fenomeno sarà trattato studiando, nella [Sezione 3], l'esempio particolare del sistema preda-predatore, ma è facilmente estendibile a problemi di chimica, epidemiologia ed altri sistemi ecologici. Ciò che realmente cambia è la definizione delle reazioni possibili fra i tipi di elementi che popolano il sistema. Per questo, tenendo a mente l'esempio del sistema preda-predatore, vale la pena di effettuare una trattazione leggermente più generale valida per qualsiasi sistema a variabili discrete caratterizzate da interazioni non continue (non riducibili ad un'infinita successione di infinitesime trasformazioni).

Si prenda in considerazione un sistema di d variabili aleatorie discrete m_i , raccolte in un vettore $\mathbf{m} = (m_1, \dots, m_d) \in M \subset \mathbb{R}^d$ con M spazio degli stati discreto. Ad esempio, considerando un ecosistema con d specie diverse, ciascuna m_i rappresenta il numero di individui appartenenti alla i -esima specie. Il vettore \mathbf{m} descrive lo stato in cui si trova il sistema e la probabilità che il sistema si trovi nello stato \mathbf{m} al tempo t è denotata con $P(\mathbf{m}, t)$. Vista l'evidente impossibilità di risolvere deterministicamente l'evoluzione temporale di un sistema di variabili aleatorie come in meccanica Newtoniana, in questo caso l'obiettivo è quello di individuare "deterministicamente" l'evoluzione della distribuzione di probabilità come in meccanica quantistica: $P(\mathbf{m}, t)$ sarà la soluzione di un'equazione differenziale alle derivate parziali, detta *Master Equation*, che ha lo stesso ruolo dell'equazione di Schrödinger. In quest'ottica, risulta importante conoscere il *transition rate* $T(\mathbf{m}|\mathbf{m}')$, definito come la densità "temporale" di probabilità che ha il sistema di evolvere da uno stato di partenza \mathbf{m}' ad un altro \mathbf{m} (matematicamente $T(\mathbf{m}|\mathbf{m}')dt = \mathbb{P}(\mathbf{m}' \rightarrow \mathbf{m} \text{ durante } dt)$ con dt intervallo di tempo infinitesimo). In tutta la trattazione si considera il caso in cui il *transition rate* non dipenda esplicitamente dall'istante di tempo, ossia si considerano solamente processi stocastici di Markov stazionari (si veda l'appendice [Sezione 5.1] per la definizione).

Nei contesti della chimica, dell'epidemiologia e dell'ecologia, l'evoluzione da uno stato ad un altro avviene secondo delle determinate *reazioni* discrete, che racchiudono tutte le ipotesi effettuate sul sistema; si definisce il *vettore della reazione* $\Delta\mathbf{m} := \mathbf{m} - \mathbf{m}' \in R$ quello che descrive il salto indotto da una data reazione, dove R è detto lo *spazio dei salti o delle reazioni*. Visto che per l'evoluzione del sistema ciò che conta non è tanto la reazione stessa ma il vettore ad essa associato, è utile ridefinire il *transition rate* come $\hat{T}(\Delta\mathbf{m}|\mathbf{m}') := T(\mathbf{m}|\mathbf{m}' = \mathbf{m} - \Delta\mathbf{m})$.

Con l'obiettivo di costruire euristicamente ed intuitivamente una *Master Equation* a partire dalle grandezze finora introdotte, si può pensare che la probabilità di essere nello stato \mathbf{m} al tempo $t + dt$ sarà la somma dei seguenti contributi:

- la probabilità che il sistema fosse in tale stato al tempo t e non ci siano stati salti durante dt ;
- la probabilità che il sistema fosse in un altro stato $\mathbf{m}' \neq \mathbf{m}$ al tempo t e sia saltato in \mathbf{m} .

Esprimendo questa intuizione in un'equazione:

$$P(\mathbf{m}, t + dt) = P(\mathbf{m}, t) \left[1 - \sum_{\mathbf{m}' \in M} T(\mathbf{m}'|\mathbf{m})dt \right] + \sum_{\mathbf{m}' \in M} P(\mathbf{m}', t) T(\mathbf{m}|\mathbf{m}')dt$$

Da cui si ottiene la *Master Equation* del sistema, che scritta nella notazione $\Delta\mathbf{m} := \mathbf{m} - \mathbf{m}'$ e $\hat{T}(\Delta\mathbf{m}|\mathbf{m}') := T(\mathbf{m}|\mathbf{m} - \Delta\mathbf{m})$ è:

$$\partial_t P(\mathbf{m}, t) = \sum_{\Delta\mathbf{m} \in R} \left[\underbrace{P(\mathbf{m} - \Delta\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta\mathbf{m}|\mathbf{m} - \Delta\mathbf{m})}_{:=g(\mathbf{m} - \Delta\mathbf{m})} - P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta\mathbf{m}|\mathbf{m}) \right] \quad (2)$$

Si nota che nell'unire le due sommatorie è stato usato che $\Delta\mathbf{m} \in R \iff -\Delta\mathbf{m} \in R$ (ossia se è possibile un salto è ammesso anche il salto opposto, al più con probabilità nulla), per cui sommare su tutti i $\Delta\mathbf{m} \in R$

equivale a sommare su tutti i $-\Delta \mathbf{m} \in R^1$. È possibile simulare tale equazione, senza ulteriori approssimazioni, attraverso l'algoritmo di Gillespie ([7]), descritto anche nella [Sezione 3.2.1].

Con l'obiettivo di trovare una forma approssimata ma più semplice della *Master Equation*, si introduce l'espansione di Kramer-Moyal ([12]). Questa è un'espansione in serie di Taylor in \mathbb{R}^d per $\Delta m^\alpha \ll m^\alpha \quad \forall \alpha$ del primo termine della sommatoria in [Equazione 2]. Per effettuare tale espansione, si ponga posti $\mathbf{y} := \mathbf{m} - \Delta \mathbf{m}$ (da cui $\frac{\partial}{\partial y^\alpha} = \frac{\partial}{\partial m^\alpha}$) e $P(\mathbf{m} - \Delta \mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m} - \Delta \mathbf{m}) := g(\mathbf{m} - \Delta \mathbf{m}) = g(\mathbf{y})$. L'espansione da effettuare è per $\mathbf{y} \rightarrow \mathbf{m}$ e, usando la notazione di Einstein, si ottiene che:

$$\begin{aligned} g(\mathbf{y}) &= g(\mathbf{m}) + (y^\alpha - m^\alpha) \frac{\partial g(\mathbf{y})}{\partial y^\alpha} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{m}} + \frac{1}{2} (y^\alpha - m^\alpha)(y^\beta - m^\beta) \frac{\partial^2 g(\mathbf{y})}{\partial y^\alpha \partial y^\beta} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{m}} + \mathcal{O}(|\mathbf{y} - \mathbf{m}|^3) = \\ &= P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m}) - \Delta m^\alpha \frac{\partial P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m})}{\partial m^\alpha} + \frac{\Delta m^\alpha \Delta m^\beta}{2} \frac{\partial^2 P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m})}{\partial m^\alpha \partial m^\beta} + \mathcal{O}(|\Delta \mathbf{m}|^3) = \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-1)^k}{k!} \Delta m^{\alpha_1} \dots \Delta m^{\alpha_k} \frac{\partial^k P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m})}{\partial m^{\alpha_1} \dots \partial m^{\alpha_k}} \end{aligned}$$

Da questa espansione, grazie ad una semplificazione del termine per $k = 0$ in [Equazione 2] e denotando con ∂_{α_i} la derivata parziale in m^{α_i} , si ottiene:

$$\partial_t P(\mathbf{m}, t) = \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(-1)^k}{k!} \partial_{\alpha_1} \dots \partial_{\alpha_k} P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m}) \Delta m^{\alpha_1} \dots \Delta m^{\alpha_k} \quad \text{dove } \alpha_1, \dots, \alpha_k \in \{1, \dots, d\} \quad (3)$$

Tale espansione non risulta particolarmente efficace per sistemi in cui $\Delta m^\alpha \in \{0, \pm 1\} \quad \forall \alpha$ come nel caso preda-predatore, ma è il punto di partenza della Van Kampen's Inverse Size Expansion (d'ora in poi "VKISE"). L'idea principale è considerare una grandezza caratteristica Ω che renda conto della dimensione del sistema considerato, per esempio il numero totale di individui che un ecosistema può supportare, e passare alla variabile intensiva $\mathbf{x} := \mathbf{m}/\Omega$ (e quindi $\partial_{\alpha_i} = \Omega^{-1} \partial / \partial x^{\alpha_i}$). Essendo \mathbf{x} proporzionale ad \mathbf{m} , avrà una distribuzione di probabilità direttamente proporzionale alla corrispettiva per \mathbf{m} : esisterà $\gamma \neq 0$ tale che $\hat{P}(\mathbf{x}, t | \Omega) = \gamma P(\mathbf{m}, t)$. Definendo per brevità il tensore $A^{\alpha_1 \dots \alpha_k}(\mathbf{x})$ come segue²:

$$A^{\alpha_1 \dots \alpha_k}(\mathbf{x}) := \frac{1}{\Omega} \sum_{\Delta \mathbf{m} \in R} \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m}) \Delta m^{\alpha_1} \dots \Delta m^{\alpha_k} \quad (4)$$

Effettuando il cambio di variabili menzionato nell'[Equazione 3] e semplificando γ , si ottiene la VKISE, ossia un'equazione di Fokker-Planck che approssima la *Master Equation* trovata in precedenza (notazione di Einstein, con $\alpha := \alpha_1$ e $\beta := \alpha_2$):

$$\begin{aligned} \partial_t \hat{P}(\mathbf{x}, t | \Omega) &= \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(-1)^k}{k!} \Omega^{1-k} \frac{\partial^k}{\partial x^{\alpha_1} \dots \partial x^{\alpha_k}} A^{\alpha_1 \dots \alpha_k}(\mathbf{x}) \hat{P}(\mathbf{x}, t | \Omega) = \quad (\text{troncando a } k=2) \\ &= \frac{\partial}{\partial x^\alpha} \left[-A^\alpha(\mathbf{x}) \hat{P}(\mathbf{x}, t | \Omega) + \frac{1}{2\Omega} \frac{\partial}{\partial x^\beta} \left(A^{\alpha\beta}(\mathbf{x}) \hat{P}(\mathbf{x}, t | \Omega) \right) \right] + \mathcal{O}(\Omega^{-2}) \end{aligned} \quad (5)$$

Si nota che questa equazione rappresenta effettivamente una Fokker-Planck perché la matrice di diffusione perché, oltre a essere evidentemente reale e simmetrica, risulta semi-definita positiva. Infatti, è possibile verificare la definizione di tale proprietà attraverso l'[Equazione 4], perché per ogni vettore $\mathbf{v} \in \mathbb{R}^d$ si ha:

$$v_\alpha A^{\alpha\beta}(\mathbf{x}) v_\beta = \frac{1}{\Omega} \sum_{\Delta \mathbf{m} \in R} \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m}) v_\alpha \Delta m^\alpha \Delta m^\beta v_\beta = \frac{1}{\Omega} \sum_{\Delta \mathbf{m} \in R} \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m}) (\mathbf{v} \cdot \Delta \mathbf{m})^2 \geq 0$$

¹Più esplicitamente, dall'osservazione segue dal fatto che le sommatorie sono chiuse, finite e su tutto lo spazio delle reazioni R . Posto $\Delta \mathbf{m}' := \mathbf{m}' - \mathbf{m} = -\Delta \mathbf{m}$ si ha che:

$$\sum_{\mathbf{m}' \in M} P(\mathbf{m}, t) T(\mathbf{m}' | \mathbf{m}) = \sum_{\Delta \mathbf{m}' \in R} P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m}' | \mathbf{m}) = \sum_{\Delta \mathbf{m} \in R} P(\mathbf{m}, t) \hat{T}(\Delta \mathbf{m} | \mathbf{m})$$

Dove nel secondo passaggio è stato effettuato il cambio di variabili $\Delta \mathbf{m} = -\Delta \mathbf{m}'$ con $\Delta \mathbf{m} \in R$, che coincide col riordinare semplicemente i termini della sommatoria.

²La dipendenza da \mathbf{x} sta nella dipendenza da \mathbf{m} .

La VKISE è particolarmente utile perché permette di capire quali termini siano predominanti in base alle dimensioni del sistema e permette quindi di passare alla teoria di campo medio attraverso il limite $\Omega \rightarrow \infty$ (in ecologia si usa il termine *population-level model*, *PLM*, che rappresenta il limite di popolazione infinita dell'*individual-level model*, *ILM*, ossia quello adottato finora). Evidentemente, nel limite di campo medio dalla VKISE ([Equazione 5]) si ottiene un'equazione di Fokker-Planck che non presenta il termine di diffusione. Passando in questo limite all'equazione di Langevin corrispondente³, si trova $dx^\alpha = A^\alpha(\mathbf{x})dt$, ossia nel limite di campo medio l'evoluzione delle variabili diventa deterministica; perciò, si indicherà con $\mathbf{x}_d(t)$ la soluzione dell'equazione differenziale ordinaria:

$$\dot{\mathbf{x}}_d^\alpha(t) = A^\alpha(\mathbf{x}_d(t)) \quad (6)$$

Volendo adesso applicare un approccio stocastico al problema, si considera la stocasticità del sistema come una perturbazione dell'evoluzione deterministica prevista dalla teoria di campo medio. Tale perturbazione è come un "rumore bianco"⁴ ed euristicamente è supposto scalare come $1/\sqrt{\Omega}$. Quest'approccio suggerisce di introdurre una variabile $\mathbf{z} \in \mathbb{R}^d$, che è un processo stocastico di distribuzione $Q(\mathbf{z}, t|\Omega)$, ed effettuare il seguente cambio di variabili⁵:

$$\mathbf{x} = \mathbf{f}(\mathbf{z}) := \mathbf{x}_d(t) + \frac{\mathbf{z}}{\sqrt{\Omega}} \quad \implies \quad Q(\mathbf{z}, t|\Omega) = \Omega^{-d/2} \hat{P}(\mathbf{x} = \mathbf{f}(\mathbf{z}), t|\Omega) \quad (7)$$

È opportuno studiare il problema in questa nuova variabile piuttosto che in \mathbf{x} in quanto, avendo sottratto il contributo deterministico all'evoluzione del sistema, \mathbf{z} risulterà essere un processo stocastico stazionario ed è quindi facile calcolarne il *Power Spectrum*. L'obiettivo, adesso, è quello di ottenere per tale nuova variabile una *Master Equation* al fine di approssimarla con una Fokker-Planck da cui ricavare un'equazione di Langevin utile per le simulazioni numeriche, esattamente come effettuato con \mathbf{x} . Si deve, innanzitutto, trovare la derivata parziale nel tempo della densità di probabilità Q , per cui si deriva l'[Equazione 7] ottenendo:

$$\partial_t Q(\mathbf{z}, t|\Omega) = \Omega^{-d/2} \partial_t \hat{P} \left(\mathbf{x}_d(t) + \frac{\mathbf{z}}{\sqrt{\Omega}}, t|\Omega \right) = \Omega^{-d/2} \left[\partial_t \hat{P}(\mathbf{x}, t|\Omega) + \dot{\mathbf{x}}_d(t)^\alpha \frac{\partial}{\partial x^\alpha} \hat{P}(\mathbf{x}, t|\Omega) \right] \Big|_{\mathbf{x}=\mathbf{x}_d(t)+\frac{\mathbf{z}}{\sqrt{\Omega}}}$$

Da questa, utilizzando la [Equazione 5] per $\partial_t \hat{P}(\mathbf{x}, t|\Omega)$ e [Equazione 6] per $\dot{\mathbf{x}}_d(t)^\alpha$, posta $A_\beta^\alpha(\mathbf{x}) := \frac{\partial}{\partial x^\beta} A^\alpha(\mathbf{x})$, si ottiene dopo qualche passaggio e alcune approssimazioni⁶:

$$\partial_t Q(\mathbf{z}, t|\Omega) = \frac{\partial}{\partial z^\alpha} \left[-A_\beta^\alpha(\mathbf{x}_d(t)) \cdot z^\beta \cdot Q(\mathbf{z}, t|\Omega) + \frac{1}{2} A^{\alpha\beta}(\mathbf{x}_d(t)) \cdot \frac{\partial}{\partial z^\beta} Q(\mathbf{z}, t|\Omega) \right] + \mathcal{O}\left(\frac{1}{\sqrt{\Omega}}\right) \quad (8)$$

Se la matrice associata al termine di diffusione $A^{\alpha\beta}(\mathbf{x}_d(t))$ è semidefinita positiva per ogni $\mathbf{x}_d(t)$, allora a questa Fokker-Planck corrisponde la seguente equazione di Langevin:

$$dz^\alpha = A_\beta^\alpha(\mathbf{x}_d(t)) z^\beta dt + g^{\alpha\gamma}(\mathbf{x}_d(t)) dB_\gamma \quad \text{con } g(\mathbf{x}_d(t)) \in \{M_{d \times d}(\mathbb{R}) : g^{\alpha\gamma} g^{\beta\gamma} = A^{\alpha\beta}\} \quad (9)$$

$$\text{ossia } \dot{z}^\alpha = A_\beta^\alpha(\mathbf{x}_d(t)) z^\beta + g^{\alpha\gamma}(\mathbf{x}_d(t)) \xi_\gamma \quad (10)$$

Dove ogni dB_γ è un'infinitesima evoluzione di un moto Browniano (o processo di Wiener) e $\xi_\gamma(t) := B_\gamma(t + dt) - B_\gamma(t)$ è un rumore bianco (per la definizione e la descrizione del processo di Wiener e della sua connessione con il rumore bianco si consultì la [Sezione 5.2]). Dall'[Equazione 9] si deduce che \mathbf{z} rappresenta un processo di Ornstein–Uhlenbeck multivariato, il quale risulta stazionario⁷. Come si vedrà nella [Sezione 2.0.1], questa proprietà risulta particolarmente utile per il calcolo della *Power Spectral density*.

³Per un approfondimento su come passare da una Fokker-Planck alla corrispondente equazione di Langevin consultare [5], sezione 4.3.5

⁴Per la definizione e le proprietà del rumore bianco o *white noise* consultare la [Sezione 5.2].

⁵Se $\mathbf{x}, \mathbf{z} \in \mathbb{R}^d$ sono due variabili distribuite secondo le densità $P(\mathbf{x})$ e $Q(\mathbf{z})$, il cambio di variabili $\mathbf{x} = \mathbf{f}(\mathbf{z})$ si opera imponendo $P(\mathbf{x})d^d\mathbf{x} = Q(\mathbf{z})d^d\mathbf{z}$ con $d^d\mathbf{x} = |\frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{z}}|d^d\mathbf{z}$

⁶Si può consultare [5], sezione 7.2.3.

⁷Per le proprietà del processo di Ornstein–Uhlenbeck si consultì [5], sezione 3.8.4, mentre per la definizione di processo stazionario si veda la [Sezione 5.1].

2.0.1 Caso in cui il moto deterministico abbia equilibrio attrattivo

Si consideri il caso in cui il moto deterministico ammetta un equilibrio stabile attrattivo $\mathbf{X} \in \mathbb{R}^d$, che implica $A^\alpha(\mathbf{X}) = 0$ ([Equazione 6]) e per tempi lunghi $\mathbf{x}_d(t) \rightarrow \mathbf{X}$. Inoltre, l'attrattività comporta anche che $A_\beta^\alpha(\mathbf{X})$, una matrice reale non simmetrica, ammetta soltanto autovalori con parte reale negativa. Infatti, questa matrice coincide con il Jacobiano associato all'equazione differenziale deterministica ([Equazione 6]) calcolato nell'equilibrio, quindi, visto che questo è stabile attrattivo, necessariamente $A_\beta^\alpha(\mathbf{X})$ deve ammettere solo autovalori di parte reale negativa.

Volendo fornire un'altra giustificazione a questo fatto, se il moto deterministico ammette un equilibrio attrattivo allora lo scostamento del moto stocastico da esso $\delta(t) := |\mathbf{x}(t) - \mathbf{X}|$ non può divergere. Ricordando l'[Equazione 7] e che $\mathbf{x}_d(t) \rightarrow \mathbf{X}$, si nota che $\delta(t) = |\Omega^{-1/2} \mathbf{z}(t)|$ e dunque esso non diverge se e solo se non lo fa $\mathbf{z}^\alpha(t) \forall \alpha$. Osservando allora l'[Equazione 10], poiché $g^{\alpha\gamma}(\mathbf{X})\xi_\gamma$ rappresenta una combinazione lineare di moti Browniani e quindi è limitato e a media nulla, $\mathbf{z}^\alpha(t)$ non diverge se e solo se non lo fa la soluzione della seguente equazione differenziale:

$$\dot{\mathbf{z}}^\alpha = A_\beta^\alpha \mathbf{z}^\beta \quad \text{dove, per semplicità, } A_\beta^\alpha := A_\beta^\alpha(\mathbf{X}) \quad (11)$$

In generale, la perturbazione \mathbf{z} avrà componenti non nulle lungo tutti gli autovettori complessi di A_β^α . Si supponga di considerare solo la proiezione di \mathbf{z} lungo il λ -autovettore \mathbf{v} di tale matrice, o, equivalentemente, che si possa scrivere $\mathbf{z}(t) = \text{Re}\{E(t)\mathbf{v}\}$ per un'opportuna funzione $E(t)$: poiché $|\mathbf{z}(t)| = \text{Re}\{E(t)|\mathbf{v}|\}$ allora lo scostamento non diverge se e solo se $E(t)$ non lo fa. Operando tale sostituzione nell'[Equazione 11], si ottiene immediatamente $\dot{E}(t)\mathbf{v}^\alpha = \lambda E(t)\mathbf{v}^\alpha$ ossia $E(t) = E(0)e^{\lambda t}$ e si conclude che lo scostamento non diverge se e solo se $\text{Re}\{\lambda\} < 0$. Infine, dato che la perturbazione \mathbf{z} avrà componenti lungo tutti gli autovettori complessi di A_β^α , tutti i suoi autovalori devono avere parte reale negativa.

Il senso di questo risultato risulta più chiaro se si considera il semplice caso in cui A_β^α ammetta una base ortonormale di autovettori per \mathbb{C}^d . Infatti, in tal caso le componenti della perturbazione \mathbf{z} in tale base hanno tutte approssimativamente una legge oraria del tipo oscillatore armonico sotto/sovra smorzato (perché l'equilibrio è attrattivo) perturbato stocasticamente dal termine diffusivo $g^{\alpha\gamma}(\mathbf{X})\xi_\gamma$, legato alla matrice di diffusione $A^{\alpha\beta}(\mathbf{X})$ (per definizione di g , [Equazione 9]). Le pulsazioni di oscillazione risonanti saranno quindi le parti immaginarie degli autovalori della matrice A_β^α , che coincidono con le pulsazioni di piccole oscillazioni deterministiche attorno allo stazionario perché A_β^α è anche la matrice di stabilità del moto deterministico, a meno di leggere correzioni dovute a $g^{\alpha\gamma}(\mathbf{X})$ (quindi a $A^{\alpha\beta}(\mathbf{X})$)⁸. Da questo origina il fenomeno dell'amplificazione stocastica: per tempi grandi, nonostante il moto deterministico (descritto dal PLM) sia ormai smorzato completamente, la stocasticità intrinseca nelle reazioni (trattata attraverso un ILM) fa emergere delle oscillazioni stocastiche -ma non casuali- caratterizzate da "precise" frequenze risonanti. In particolare, nonostante la frequenza di risonanza che origina dall'amplificazione stocastica sia leggermente diversa dalla frequenza di piccole oscillazioni deterministiche, si può pensare che il rumore stocastico, coprendo tutte le frequenze, stimoli anche quelle corrispondenti agli autovettori della matrice A_β^α , provocando delle oscillazioni non trascurabili (se la dimensione del sistema non è infinita) che non sono ovviamente "perfette" come quelle deterministiche, ma saranno comunque mediamente dominate dalle frequenze risonanti. È interessante notare l'assoluta generalità e la grande applicabilità di questo fenomeno che, in resoconto, può essere osservato in ogni sistema descritto da stati che sono processi stocastici discreti in cui l'evoluzione deterministica, che viene recuperata per dimensione Ω infinita, mostra un equilibrio stabile attrattivo.

Per verificare la potenza delle oscillazioni in \mathbf{z} , lo strumento più appropriato è il power spectrum. Poiché \mathbf{z} è un processo di Ornstein-Uhlenbeck multivariato, allora è stazionario⁹; visto che, inoltre, $\langle \mathbf{z} \rangle = 0$, per il calcolo del *Power Spectrum* è possibile utilizzare l'[Equazione 30] ([Sezione 5.1]). Il primo passo è trovare la trasformata di Fourier $\tilde{\mathbf{z}}(\omega)$, lo strumento che permette di passare dallo spazio delle coordinate (tempo) a quello dei parametri (frequenze, o energia); questa è facilmente ricavabile applicando tale trasformata all'[Equazione 10] e ricordando che $\mathcal{F}[\dot{\mathbf{z}}(t)](\omega) = i\omega \tilde{\mathbf{z}}(\omega)$. In notazione matriciale, si ottiene che:

$$\tilde{\mathbf{z}}(\omega) = (i\omega \mathbb{1} - A)^{-1} g \tilde{\xi}(\omega) \quad \text{dove, per semplicità, } g := g(\mathbf{X}) \text{ e } (A_\beta^\alpha(\mathbf{X})) := A$$

⁸Si veda l'esempio del sistema preda-predatore e, in particolare, la [Sezione 3.1.2].

⁹Per le proprietà del processo di Ornstein-Uhlenbeck si consulti [5], sezione 3.8.4, mentre per la definizione di processo stazionario si veda la [Sezione 5.1].

Da questa, ricordando che in \tilde{z} l'unico termine su cui agiscono le medie di ensemble è $\tilde{\xi}$, si ottiene:

$$\langle \tilde{z}(\omega) [\tilde{z}(\omega')]^{*T} \rangle = (i\omega \mathbb{1} - A)^{-1} g \langle \tilde{\xi}(\omega) \tilde{\xi}(\omega')^{*T} \rangle g^T (-i\omega \mathbb{1} - A^T)^{-1}$$

Usando che per rumori bianchi¹⁰ $\langle \tilde{\xi}(\omega) \tilde{\xi}(\omega')^{*T} \rangle = 2\pi \delta(\omega - \omega')$, ricordando che $f(\omega') \delta(\omega - \omega') = f(\omega) \delta(\omega - \omega')$ per ogni funzione f e, infine, considerando l'[Equazione 30], si ottiene:

$$S(\omega) \delta(\omega - \omega') = \frac{1}{4\pi^2} \langle \tilde{z}(\omega) [\tilde{z}(\omega')]^{*T} \rangle = \frac{1}{2\pi} (A - i\omega \mathbb{1})^{-1} g g^T (A^T + i\omega \mathbb{1})^{-1} \delta(\omega - \omega') \quad (12)$$

Verrebbe spontaneo di rimuovere la delta di Dirac e sarebbe analiticamente giusto, ma computazionalmente è importante tenere a mente l'esistenza di tale operatore per motivi di normalizzazione ([Sezione 3.1.2]).

Si nota anche che $(gg^T)^{\alpha\beta} = A^{\alpha\beta}(\mathbf{X}) := D^{\alpha\beta}$ che è la matrice di diffusione associata all'equazione di Fokker-Planck che descrive l'evoluzione temporale della distribuzione di z ([Equazione 8], applicando il limite $x_d(t) \rightarrow \mathbf{X}$).

Infine, si osserva che l'[Equazione 12] desta il sospetto della presenza di una frequenza risonante già in questa trattazione molto generale, in cui il *Power Spectrum* evidentemente non è ancora calcolabile. Infatti, utilizzando per esempio matrici 2x2 generali per A_β^α e $D^{\alpha\beta}$, posti $\delta = \det(A) = A_1^1 A_2^2 - A_2^1 A_1^2$ e $\tau = \text{tr}(A) = A_1^1 + A_2^2$, si ottiene:

$$\begin{aligned} S_{11}(\omega) &= \frac{1}{2\pi} \frac{-A_2^1 (A_2^1 D^{22} - D^{12} (A_2^2 - i\omega)) + (A_2^2 + i\omega) (A_2^1 D^{21} - D^{11} (A_2^2 - i\omega))}{(-\delta + i\tau\omega + \omega^2) (\delta + i\tau\omega - \omega^2)} = \\ &= \frac{1}{2\pi} \frac{-A_2^1 (A_2^1 D^{22} - D^{12} (A_2^2 - i\omega)) + (A_2^2 + i\omega) (A_2^1 D^{21} - D^{11} (A_2^2 - i\omega))}{(\omega^2 - \delta)^2 + (\tau\omega)^2} \end{aligned}$$

Questo denominatore non banale potrebbe implicare l'esistenza di un punto di massimo reale positivo per questo *Power Spectrum*, ossia una frequenza risonante, che è proprio il caso del sistema preda-predatore trattato nella [Sezione 3.1.2].

¹⁰Poiché $\langle \xi(t) \xi(t') \rangle = \delta(t - t')$ e $\tilde{\mathbb{I}}(\Omega) = 2\pi \delta(\Omega)$ allora

$$\langle \tilde{\xi}(\omega) \tilde{\xi}(\omega')^{*T} \rangle = \int_{\mathbb{R}} dt \int_{\mathbb{R}} dt' e^{-i\omega t + i\omega' t'} \langle \xi(t) \xi(t') \rangle = \int_{\mathbb{R}} dt 1 \cdot e^{-it(\omega - \omega')} = 2\pi \delta(\omega - \omega')$$

3 Amplificazione stocastica nel sistema preda-predatore

3.1 Trattazione teorica

L'obiettivo del modello stocastico introdotto da McKane e Newman ([14]) è quello di recuperare la caratteristica di ciclicità persa dal modello deterministico di Volterra senza aggiungere ipotesi se non la stocasticità. Si dimostrerà, infatti, che il modello di Volterra è quello di campo medio (ossia il PLM) del modello di McKane e Newman, che è invece un ILM. L'approccio seguito da McKane e Newman è quello della *Master Equation* introdotto nella precedente sezione, per cui si adotterà la stessa notazione e varranno le stesse definizioni. Lo stato del sistema sarà quindi descritto da un vettore $\mathbf{m} = (m_1, m_2)$ dove m_1 e m_2 sono rispettivamente il numero di individui nella popolazione dei predatori (il cui singolo individuo sarà indicato con A) e delle prede (B). La dimensione del sistema è $\Omega = N$ numero massimo di individui che l'ecosistema può sostenere: se l'ecosistema è saturo non sarà possibile la riproduzione delle prede; per questo per descrivere le possibili reazioni dell'ILM in questione è necessario introdurre anche la specie fittizia \emptyset che rappresenta un posto libero in questo ecosistema e la sua numerosità sarà indicata con $m_\emptyset = N - m_1 - m_2$. L'introduzione di una dimensione massima per l'ecosistema e di questa specie fittizia rende conto della limitatezza delle risorse per le prede, altrimenti infinite.

Le reazioni che sono prese in considerazione da questo ILM sono le più basilari e necessarie per una descrizione realistica (riportate nella [Tabella 1]): nascita della preda, morte per entrambe le specie, predazione con nascita del predatore e predazione per il sostentamento. Per tenere in considerazione le caratteristiche ecologiche delle specie prese in considerazione, sono introdotti dei parametri, detti *transition rate* intrinseci. Matematicamente, essi descrivono la probabilità che la reazione avvenga in un'unità temporale una volta che i "reagenti" si siano incontrati (per l'unità temporale si potrebbe pensare al giorno prendendo in considerazione due specie animali). Da un punto di vista biologico, ad esempio, $p_1 + p_2$ tiene in considerazione quanti attacchi sono effettuati da un predatore al giorno e quanti di questi hanno successo in un giorno, in aggiunta p_1 quantifica quante delle energie acquisite sono necessarie al sostentamento, mentre p_2 racchiude quante sono sufficienti per riprodursi e quanto tempo serve per trasformarle in un altro predatore. Ad ogni modo, si sottolinea che non sono due parametri di immediata comprensione in quanto in questi si "nascondono" tutte le dinamiche biologiche che nelle ipotesi così essenziali del modello non sono tenute in conto esplicitamente (che successivamente saranno elencate). Gli altri *transition rate* intrinseci sono di più facile interpretazione: i coefficienti "di morte naturale" d_i saranno inversamente proporzionali al tempo medio di vita della specie (senza considerare la predazione per le prede); invece, b sarà legato alla fertilità delle prede: supponendo che la preda sia un oviparo, tale coefficiente sarà il prodotto fra numero medio di uova prodotte ad ogni fecondazione, la frequenza (al giorno) di fecondazioni di un singolo individuo e della probabilità (in assenza di predatore) che un neonato diventi adulto. Si nota che risulta abbastanza facile stimare i *transition rate* intrinseci per processi di nascita e di morte date alcune informazioni biologiche relative alle specie, ma per quelli "di interazione" si deve ricorrere a stime basate su esperimenti piuttosto complicati nel caso di animali, magari un po' più semplici nel caso di organismi unicellulari. Ad ogni modo, l'obiettivo di questo modello è solo quello di spiegare qualitativamente il comportamento dei dati sperimentali, per cui è sufficiente considerare dei coefficienti ragionevoli come quelli della [Tabella 1].

<i>Evento</i>	<i>Reazione</i>	$\Delta \mathbf{m}$	$\mathbb{P}(\text{reaz. in } dt \text{favorevole})$
<i>Nascita preda</i>	$B\emptyset \rightarrow BB$	$(0, +1)$	$b = 0.1$
<i>Morte predatore</i>	$A \rightarrow \emptyset$	$(-1, 0)$	$d_1 = 0.1$
<i>Morte preda</i>	$B \rightarrow \emptyset$	$(0, -1)$	$d_2 = 0.01$
<i>Predazione+Nascita</i>	$AB \rightarrow AA$	$(+1, -1)$	$p_1 = 0.25$
<i>Predazione</i>	$AB \rightarrow A\emptyset$	$(0, -1)$	$p_2 = 0.05$

Tabella 1: Le reazioni considerate nel modello di McKane e i relativi vettori della reazione ($\Delta \mathbf{m}$) e i *transition rate* intrinseci ($\mathbb{P}(\text{reaz. in } dt | \text{favorevole})$), che sono gli stessi considerati nelle simulazioni numeriche effettuate.

L'approccio è molto simile al metodo degli incontri di Volterra ([Sezione 1]), in cui gli individui sono particelle di gas diversi in base alla specie costrette in un contenitore che ha una capacità massima fissa di individui (N) al posto di avere un volume. Il sistema evolve grazie alle reazioni che avvengono all'incontro fra individui.

Le principali assunzioni di questo modello sono le seguenti:

- non c'è spazialità: è come se tutti gli individui fossero sempre a contatto con tutti gli altri;
- la riproduzione delle specie avviene istantaneamente, senza gestazione o incubazione, e gli individui appena nati sono adulti;
- le specie si riproducono con un meccanismo equivalente alla mitosi batterica, senza fecondazione e divisione in generi sessuali;
- i predatori sono “insaziabili”, anche se in parte si tiene conto con p_1 e p_2 che non si alimentino eccessivamente;
- tutti gli individui della stessa specie sono uguali: non c'è ereditarietà e non vige la selezione naturale; questo si potrebbe risolvere facendo dipendere i *transition rate* intrinseci dal tempo, ma è un effetto di secondaria importanza;
- il sistema è totalmente isolato e scorrelato dall'ambiente a meno del numero di individui massimo.

Per quanto riguarda i parametri numerici scelti nella [Tabella 1], non ci si riferisce ad un esempio sperimentale, ma sono stati imposti in modo che il sistema fosse abbastanza verosimile e che evolvesse velocemente, così da ridurre il costo computazionale delle simulazioni.

Ripercorrendo i passaggi effettuati in generale nella [Sezione 2], le prime grandezze rilevanti da calcolare sono i *transition rate*. Intuitivamente, $T(\mathbf{m}'|\mathbf{m}) := \hat{T}(\Delta\mathbf{m}|\mathbf{m})$ è la probabilità che si passi dallo stato \mathbf{m} ad $\mathbf{m}' = \mathbf{m} + \Delta\mathbf{m}$ in un dt e coincide con la probabilità che avvenga una delle reazioni descritte dal vettore $\Delta\mathbf{m}$. Sottintendendo la dipendenza dallo stato \mathbf{m} in cui si trova il sistema al tempo t , si definisca $n_{fav}(\Delta\mathbf{m})$ il numero di situazioni favorevoli per la reazione (ad esempio, la presenza dei giusti reagenti e, in caso di reazioni a più reagenti, il loro incontro). Noti allora i *transition rate* intrinseci, indicati con $\mathbb{P}(\text{reaz.}\Delta\mathbf{m} \text{ in } dt | \text{favorevole})$, e supponendo solo per ora che ogni reazione abbia un diverso vettore di reazione, si avrà:

$$\hat{T}(\Delta\mathbf{m}|\mathbf{m}) = \mathbb{P}(\text{reaz.}\Delta\mathbf{m} \text{ in } dt | \text{favorevole}) \cdot n_{fav}(\Delta\mathbf{m}) \quad (13)$$

Se ci fossero più reazioni con lo stesso $\Delta\mathbf{m}$, come accade per la morte della preda e la predazione nel sistema considerato, semplicemente $\hat{T}(\Delta\mathbf{m}|\mathbf{m})$ sarebbe la somma dei *transition rate* di ogni reazione caratterizzata quel $\Delta\mathbf{m}$.

Il calcolo del numero di situazioni favorevoli segue da un'analisi combinatoria, che è leggermente diversa da quella effettuata Gillespie in [7] ma che porta allo stesso risultato. Partendo dalle reazioni ad un unico reagente, la sua popolazione è proprio il numero di situazioni favorevoli per tale reazione nello stato \mathbf{m} , perché ogni individuo di quella specie potrà reagire nel tempo dt . Per reazioni a due reagenti di diverse specie (specie A e B), invece, visto che in un modello non spaziale ogni individuo è da considerarsi sempre a contatto con tutti gli altri, per ogni dt si può pensare di costruire una situazione favorevole scegliendo il primo reagente della specie A fra N individui e poi il secondo della specie B fra gli $N - 1$ rimanenti, tenendo conto che l'ordine è irrilevante. Allora, la probabilità di avere una situazione favorevole coinciderà con il numero di combinazioni favorevoli (ossia il prodotto fra le popolazioni dei reagenti coinvolti) normalizzato al numero di combinazioni possibili; infine, il numero di situazioni favorevoli sarà N volte questa probabilità in quanto posso tentare di effettuare questa costruzione partendo da uno diverso degli N individui. In generale, per reazioni ad r reagenti di differenti specie il ragionamento è estendibile e si ottiene:

$$n_{fav}(\Delta\mathbf{m}) = \frac{r! \cdot \prod_i (m_i)}{N \cdot (N - 1) \cdot \dots \cdot (N - r)} \cdot N \quad (14)$$

Se ci fossero reazioni in cui sono coinvolti più reagenti della stessa specie, bisognerebbe tenere conto della loro indistinguibilità nel calcolo delle combinazioni favorevoli.

Tornando al caso in questione, innanzitutto si osserva che la reazione di morte della preda e quella di predazione hanno lo stesso vettore $\Delta\mathbf{m}$, quindi devono essere considerate entrambe nel calcolo del $\hat{T}(\Delta\mathbf{m} = (0, +1)|\mathbf{m})$, sommando quindi i *transition rate* che si troverebbero se non ci fosse questa coincidenza. Mettendo insieme le [Equazioni 13 e 14] e approssimando a $N \approx (N - 1)$ in quanto $N \gg 1$, si ricava quanto riportato nella [Tabella 2].

$\Delta \mathbf{m}$	$(0, +1)$	$(-1, 0)$	$(0, -1)$	$(+1, -1)$
$\hat{T}(\Delta \mathbf{m} \mathbf{m})$	$2bm_2(N - m_1 - m_2)/N$	d_1m_1	$d_2m_2 + 2p_2m_1m_2/N$	$2p_1m_1m_2/N$

Tabella 2: Calcolo dei transition rate nel modello di McKane.

Dati questi *transition rate* si potrebbe già simulare il processo stocastico attraverso l'algoritmo di Gillespie, per cui si rimanda alla [Sezione 3.2.1]

Passando alla variabile continua $\mathbf{x} := \mathbf{m}/N$, l'ordine dominante nell'espansione di Van Kampen (VKI-SE, [Equazione 5]) nella *Master Equation* per la distribuzione di queste risulta, utilizzando la definizione ([Equazione 4]):

$$\mathbf{F}(\mathbf{x}) := (A^1(\mathbf{x}), A^2(\mathbf{x})) = \left(x^1(2p_1x^2 - d_1), x^2(2b - d_2 - 2bx^2 - 2x^1s) \right) \quad \text{dove } s := b + p_1 + p_2 \quad (15)$$

Per quanto visto nella [Sezione 2] ([Equazione 6]), l'equazione differenziale che descrive il PLM trovato dal modello stocastico nel limite $N \rightarrow \infty$ è proprio $\dot{\mathbf{x}}_d(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x}_d(t))$: si nota che tale equazione è la stessa considerata da Volterra nel 1931 come evoluzione più realistica del modello di Lotka-Volterra. Per capire la novità introdotta dal modello stocastico di McKane e Newman e studiare il modello di Volterra, nella prossima sezione si analizzerà il moto di $\mathbf{x}_d(t)$, che coincide quello previsto dal modello deterministico di Volterra.

3.1.1 Il modello deterministico di Volterra

Sia per comodità, sia per effettuare un'analisi più generale, si introducono i seguenti nuovi coefficienti: $\rho_1 = d_1$, $\rho_2 = 2b - d_2$, $\gamma = 2b$ (detta *carrying capacity*), $\beta_1 = 2p_1$ e $\beta_2 = 2s$; inoltre, visto che in tutta questa sezione non si farà riferimento a contributi stocastici, con abuso di notazione si pone $\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}_d(t)$. L'equazione differenziale in questa notazione risulta:

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x}) := \left(x^1(-\rho_1 + \beta_1x^2), x^2(\rho_2 - \gamma x^2 - \beta_2x^1) \right) \quad (16)$$

Tale equazione differenziale autonoma non lineare presenta tre equilibri: il banale $(0, 0)$, l'equilibrio della logistica che si ottiene all'estinzione dei predatori $(0, \rho_2/\gamma)$ e l'unico equilibrio interessante \mathbf{X} che risulta:

$$\mathbf{X} = \left(\frac{1}{\beta_2}(\rho_2 - \gamma \frac{\rho_1}{\beta_1}), \frac{\rho_1}{\beta_1} \right) = \left(\frac{2bp_1 - bd_1 - d_2p_1}{2p_1s}, \frac{d_1}{2p_1} \right) \quad (17)$$

Si nota che tale equilibrio ha componenti positive se e solo se $\rho_2 > \gamma \frac{\rho_1}{\beta_1}$: tale condizione deve essere soddisfatta visto che il modello di Volterra vuole descrivere una coesistenza fra prede e predatori, altrimenti questi ultimi si estinguerebbero in breve tempo.

Linearizzando l'equazione differenziale attorno all'equilibrio, si ottiene:

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x}) \approx \mathbf{F}(\mathbf{X}) + J[\mathbf{F}(\mathbf{x})](\mathbf{x} = \mathbf{X})(\mathbf{x} - \mathbf{X})$$

dove $J[\mathbf{F}(\mathbf{x})]$ è il Jacobiano di \mathbf{F} che risulta:

$$(A_\beta^\alpha(\mathbf{X})) = J[\mathbf{F}(\mathbf{x})](\mathbf{x} = \mathbf{X}) = \begin{pmatrix} 0 & \beta_1X^1 \\ -\beta_2X^2 & -\gamma X^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 2p_1X^1 \\ -2sX^2 & -2bX^2 \end{pmatrix} \quad (18)$$

dove si nota, fra l'altro, che tale matrice rappresenta, per definizione, anche il tensore $A_\beta^\alpha(\mathbf{X})$ per questo specifico problema, che sarà utile nelle prossime sezioni. Tale matrice ha autovalori (λ_\pm) e autovettori non normalizzati (\mathbf{v}_\pm) pari a:

$$\text{Posto } \Delta := \frac{1}{4}(A_2^2)^2 - A_2^1A_1^2 = \left(\frac{1}{2}\gamma X^2 \right)^2 - \beta_1\beta_2X^1X^2 = (bX^2)^2 - 4sp_1X^1X^2 \quad (19)$$

$$\lambda_\pm = -\frac{1}{2}\gamma X^2 \pm \sqrt{\Delta} \quad \text{e} \quad \mathbf{v}_\pm := (\beta_1X^1, \lambda_\pm) \quad (20)$$

Visto che entrambi gli autovalori hanno parte reale negativa per qualsiasi scelta dei parametri, le soluzioni attorno all'equilibrio subiranno uno smorzamento esponenziale che sarà:

- forte se $\Delta > 0$ ($\lambda_{\pm} \in \mathbb{R}_{<0}$), e in tal caso l'equilibrio è un nodo stabile: la soluzione vicino al punto di equilibrio sarà approssimativamente descritta da:

$$\mathbf{x}(t) = k_+ e^{\lambda_+ t} \mathbf{v}_+ + k_- e^{\lambda_- t} \mathbf{v}_- \quad (21)$$

con $k_{\pm} \in \mathbb{R}$ dipendenti dalle condizioni iniziali, ma in ogni caso ci sarà un forte smorzamento esponenziale verso lo stazionario;

- debole se $\Delta < 0$ ($\lambda_{\pm} \in \mathbb{C}$) e le soluzioni oscilleranno con pulsazione $\omega_{det} = \sqrt{|\Delta|}$ e fattore di smorzamento $\mu = |\operatorname{Re}\{\lambda_{\pm}\}|$; in tal caso l'equilibrio è detto fuoco stabile, ossia è una spirale attrattiva nello spazio delle fasi e le soluzioni per condizioni iniziali vicine allo stazionario saranno approssimativamente:

$$\mathbf{x}(t) = e^{-\mu t} (k_+ e^{i\omega_{det} t} \mathbf{v}_+ + k_- e^{-i\omega_{det} t} \mathbf{v}_-) \quad (22)$$

con $k_{\pm} \in \mathbb{C}$ dipendenti dalle condizioni iniziali, ma in ogni caso ci sarà un'evoluzione oscillatoria smorzata verso lo stazionario. Per una rappresentazione grafica di questo caso si consulti la [Figura 3].

Si nota che $\Delta > 0$ se e solo se $\gamma\rho_1(\gamma - \beta_1) > 4\beta_1^2\rho_2$ ossia $d_1 b^2 > 2bp_1 d_1 + 4p_1^2(2b - d_2)$: questa condizione è violata se si scelgono *transition rate* intrinseci di simile valore numerico, come quelli scelti in questa tesi; per dare un'idea, nessun parametro deve essere più del doppio degli altri, eccetto p_2 da cui il segno di Δ non dipende. Inoltre, se si prende il minimo possibile per ρ_2 , che per rendere reali positivi le componenti dell'equilibrio deve essere $\rho_2 > \gamma \frac{\rho_1}{\beta_1}$, allora si ottiene che $\gamma > 5\beta_1\rho_1$ (i.e. $b > 5p_1 d_1$) è una condizione necessaria per $\Delta > 0$.

Si nota che nel modello di Volterra evidentemente non esiste un integrale primo e quindi deterministicamente non esistono soluzioni periodiche, come invece era riscontrato nel modello di Lotka-Volterra ([Sezione 1]), che si può da questo recuperare nel limite $\gamma \rightarrow 0$. Infatti, in questo limite, per qualsiasi scelta di parametri positivi risulta $\Delta < 0$ e $\mu = 0$, per cui non si ottiene lo smorzamento esponenziale ma solo un moto periodico che conserva l'integrale primo del sistema di Lotka-Volterra. Quest'ultimo si trova considerando la 1-forma differenziale associata al sistema differenziale dell'[Equazione 16]:

$$\eta_{\gamma} := x^2(\rho_2 - \gamma x^2 - \beta_2 x^1)dx_1 - x^1(-\rho_1 + \beta_1 x^2)dx_2$$

Se $\gamma \neq 0$, questa 1-forma non è riconducibile ad una forma esatta e quindi non ammette integrali primi. Nel caso $\gamma = 0$, invece, per $x \neq 0$ la forma differenziale η_0 è equivalente alla seguente forma differenziale esatta η'_0 di integrale primo $\mathcal{E}(\mathbf{x})$:

$$\eta'_0 := \frac{(\rho_2 - \beta_2 x^1)}{x^1} dx_1 - \frac{(-\rho_1 + \beta_1 x^2)}{x^2} dx_2 \implies \rho_1 \ln x_2 - \beta_1 x_2 + \rho_2 \ln x_1 - \beta_2 x_1 := \mathcal{E}(\mathbf{x}) \quad (23)$$

Il periodo dell'orbita nel caso del modello di Lotka-Volterra ($\gamma = 0$) sarà $T := 2\pi\omega_{det}^{-1} = 2\pi/\sqrt{\rho_1\rho_2}$ come riportato nella [Sezione 1].

Riassumendo quanto spiegato nell'introduzione ([Sezione 1]), la mancanza di ciclicità nel modello di Volterra ha portato alcuni fisici (tra cui McKane e Newman) a considerare stocastico un sistema basato su incontri "discreti"; altri, invece, hanno continuato a considerare modelli deterministici con interazioni più sofisticate elencate nella [Sezione 1]. Fra tali modelli, l'esempio più semplice, ma comunque non di facile intuizione, è quello di Holling-Tanner, per cui si rimanda a [15].

3.1.2 Power spectrum

Tornando al modello stocastico, si elencano di seguito le altre matrici che sono state introdotte nella [Sezione 2], declinandole nello specifico caso del modello di McKane e Newman, e si calcola analiticamente il *Power Spectrum*.

Innanzitutto, si nota che il Jacobiano di \mathbf{F} ([Equazione 18]) coincide con il tensore $A_{\beta}^{\alpha} := A_{\beta}^{\alpha}(\mathbf{X})$ introdotto nell'[Equazione 11]: oltre a simulare la *Master Equation* tramite l'algoritmo di Gillespie, si potrebbe, allora, simulare l'equazione di Langevin per \mathbf{z} ([Equazione 10]), sebbene contenga un'approssimazione teorica prima ancora che numerica (si veda la [Sezione 3.2.2]).

Per stimare il *Power Spectrum* teorico del sistema, la strada più veloce è utilizzare l' [Equazione 12]. Il primo passo sarà il calcolo del tensore $gg^T = A^{\alpha\beta}(\mathbf{X}) := D^{\alpha\beta}$ che rappresenta il termine di diffusione della Fokker-Planck per la variabile \mathbf{z} ([Equazione 8]). Dalla definizione di tale matrice ([Equazione 4]) e dai *transition rate* trovati ([Tabella 2]), si ottiene:

$$D^{\alpha\beta} := A^{\alpha\beta}(\mathbf{X}) = \begin{pmatrix} 2d_1 X^1 & -d_1 X^1 \\ -d_1 X^1 & 2d_1 X^1(1 + \frac{p_2}{p_1}) + 2d_2 X^2 \end{pmatrix} \quad (24)$$

Per semplificare l'espressione si è notato che $2p_1 X^2 = d_1$ ([Equazione 17]). Adesso, utilizzando appunto l' [Equazione 12], si ottiene il *Power Spectrum* per i predatori¹¹ (S_{11}):

$$S_{11}(\omega) = \frac{1}{2\pi} \frac{(A_2^1)^2 D^{22} - 2A_2^1 A_2^2 D^{12} + (A_2^2)^2 D^{11} + \omega^2 D^{11}}{(A_2^1 A_1^2)^2 + 2A_2^1 A_1^2 \omega^2 + \omega^4 + (A_2^2)^2 \omega^2} := \frac{1}{2\pi} \frac{\alpha + \beta \omega^2}{(\omega^2 - \Omega_0^2)^2 + (\Gamma \omega)^2} \quad (25)$$

Dove sono stati introdotti i parametri:

$$\begin{aligned} \alpha &= (A_2^1)^2 D^{22} - 2A_2^1 A_2^2 D^{12} + (A_2^2)^2 D^{11} = \\ &= 8X^1 \left[X^1 p_1^2 \left(d_2 X^2 + d_1 X^1 \left(1 + \frac{p_2}{p_1} \right) \right) + d_1 (bX^2)^2 - d_1 p_1 bX^1 X^2 \right] \simeq 0.00035 \text{ days}^{-1} \\ \beta &= D^{11} = 2d_1 X^1 \simeq 0.0375 \text{ days}^{-1} \\ \Gamma &= -\text{Tr}(A_\beta^\alpha) = -A_2^2 = 2bX^2 \simeq 0.04 \text{ rad/days} \\ \Omega_0 &= \sqrt{\det(A_\beta^\alpha)} = \sqrt{-A_1^2 A_2^1} = \sqrt{2d_1 sX^1} \simeq 0.1225 \text{ rad/days} \end{aligned}$$

Si nota che il fattore di normalizzazione $\frac{1}{2\pi}$ non è riportato da McKane e Newman in [14] perché essenzialmente nasce da come è stata definita la trasformata di Fourier ([Equazione 30]). Nel caso in cui lo stazionario sia un fuoco stabile, tale *Power Spectrum* ammette un unico punto di massimo positivo e reale, che risulta:

$$\omega_{max} = \sqrt{-\frac{\alpha}{\beta} + \frac{1}{\beta} \sqrt{\alpha^2 - \alpha\beta\Gamma^2 + 2\alpha\beta\Omega_0^2 + \beta^2\Omega_0^4}} \simeq 0.121 \text{ rad/days} \quad (26)$$

Se, invece, l'equilibrio è un nodo stabile, tutti i punti di massimo risultano immaginari, come si vedrà anche dai grafici della prossima sezione (in particolare [Figura 9]). In tal caso, tutta la trattazione che segue vale solo euristicamente e sarà soltanto effettuato un commento basato su simulazioni numeriche nella [Sezione 3.2].

Sostituendo i vari parametri si trova che, approssimativamente, $\omega_{max} \approx \sqrt{\Omega_0^2 - \frac{1}{2}\Gamma^2}$, mentre la pulsazione deterministica di piccole oscillazioni attorno allo stazionario è $\omega_{det} = \sqrt{-\frac{1}{4}(A_2^2)^2 + A_2^1 A_1^2} = \sqrt{\Omega_0^2 - \frac{1}{4}\Gamma^2}$ ([Equazione 19]). Per la maggior parte delle scelte dei parametri, queste due pulsazioni non sono numericamente troppo diverse perché Γ è di un ordine di grandezza inferiore a Ω_0 (a causa del fatto che Ω_0 è definita come la radice quadrata di un numero piccolo che è dello stesso ordine di grandezza di Γ). Per questo si può in generale affermare che in molti casi la pulsazione di risonanza è circa quella deterministica, a meno di fattori correttivi dovuti alla matrice di diffusione $A^{\alpha\beta}$ che entra nella dinamica del processo stocastico \mathbf{x} nell' [Equazione 9] attraverso la matrice $g^{\alpha\beta}$. Per questo, inoltre, non è totalmente sbagliata l'idea intuitiva che il rumore stocastico, coprendo tutte le frequenze, ecciti anche quelle corrispondenti agli autovettori della matrice A_β^α , provocando delle ampie oscillazioni e originando l'amplificazione stocastica.

Volendo trovare un analogo meccanico, si nota che il *Power Spectrum* trovato ha la forma analoga alla curva di risonanza di un oscillatore armonico di frequenza naturale Ω_0 , linearmente smorzato con fattore di smorzamento Γ a cui è applicata una forzante esterna armonica di pulsazione ω . La differenza concettuale fra questo sistema stocastico e l'analogo meccanico è che la forzante non è esterna, bensì interna e dovuta alla stocasticità caratterizzante le reazioni discrete fra gli individui.

¹¹Per le prede il risultato è analogo, quindi per brevità non si riportano né l'espressione analitica né le rappresentazioni grafiche nella [Sezione 3.2]

3.2 Risultati numerici

In tutti i programmi utilizzati i parametri sono stati i seguenti: $b = 0.1$, $d_1 = 0.1$, $d_2 = 0.01$, $p_1 = 0.25$, $p_2 = 0.05$ da cui $\mathbf{X} \simeq (0.1875, 0.2)$, $\alpha \simeq 0.00035$, $\beta \simeq 0.0375$, $\Omega_0 \simeq 0.12247$, $\Gamma \simeq 0.04$. Il massimo numero di individui nell'ecosistema è stato preso pari a $N = 3000$, la condizione iniziale è sempre stata $m_1(0) = 1000$, $m_2(0) = 1500$ e l'intervallo di tempo della simulazione è stato $[0, 1200]$ days. Il timestep è stato appositamente stimato in modo che fosse molto minore (400 volte) del tempo medio fra due reazioni successive stimato secondo i parametri e le condizioni iniziali (vedere la prossima sezione per una spiegazione più dettagliata): risultava, infine, $dt \simeq 0.04115$ days e conseguentemente un numero di timestep pari a 29161.

In primis sono state effettuate delle singole simulazioni della *Master Equation* utilizzando l'algoritmo di Gillespie ([Sezione 3.2.1]) e dell'equazione di Langevin utilizzando il propagatore di Eulero-Maruyama ([Sezione 3.2.2]). Per verificare che il rumore stocastico fosse a media nulla e il modello di Volterra coincidesse effettivamente con quello di McKane e Newman una volta rimosso il rumore, è stata effettuata una media di ensemble di 5000 singole simulazioni per entrambi i metodi utilizzati. I risultati sono mostrati e commentati nelle [Figure 2, 3, 4 e 5].

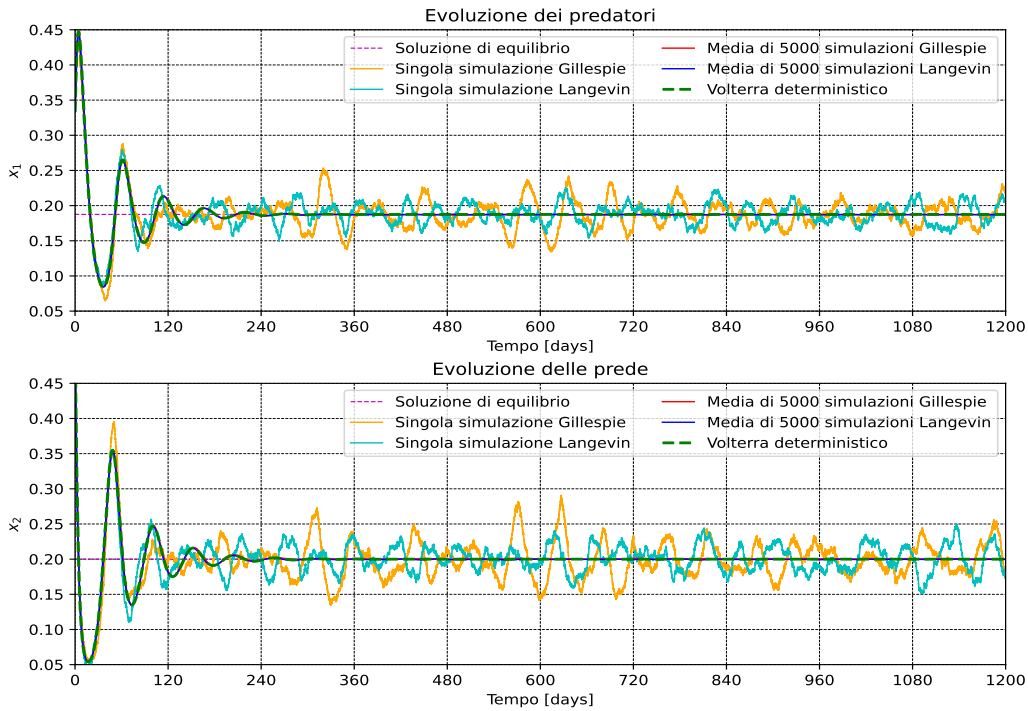


Figura 2: Simulazione dell'evoluzione temporale della frazione dei predatori (x_1) e delle prede (x_2) secondo il modello di Volterra (deterministico), la singola simulazione con l'algoritmo di Gillespie e quella dell'equazione di Langevin, e le medie di 5000 di tali simulazioni (vedere [Sezioni 3.2.1 e 3.2.2]). Si nota la presenza dell'amplificazione stocastica nelle singole simulazioni e l'ottimo accordo fra il moto deterministico e le evoluzioni ottenute tramite medie di ensemble: si rimanda alla [Figura 4] per un confronto più preciso fra questi.

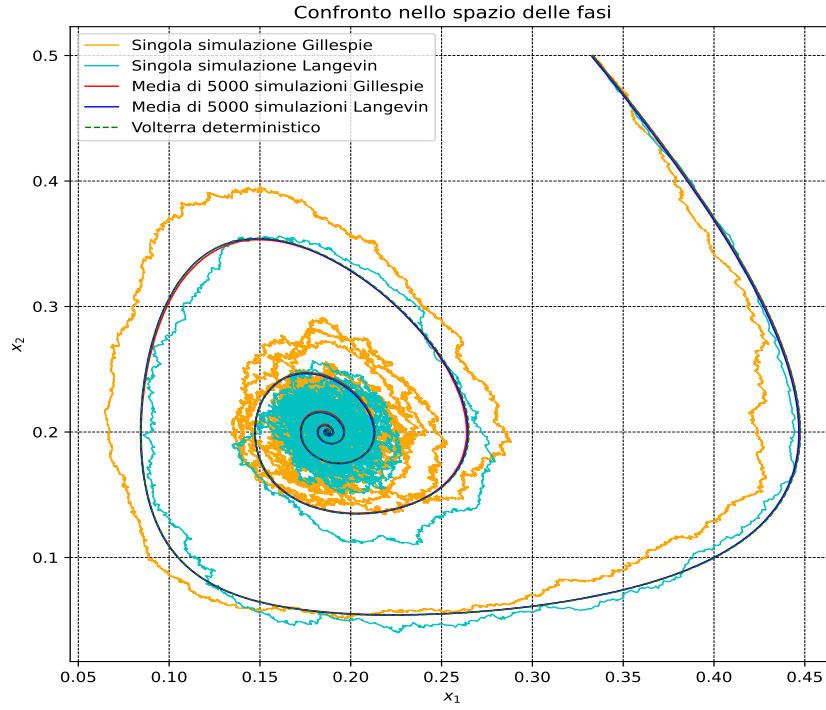


Figura 3: Simulazione dell'evoluzione temporale della frazione dei predatori (x_1) e delle prede (x_2) secondo i vari modelli nello spazio delle fasi. Si nota la forma a spirale attrattiva tipica di un fuoco stabile quale è il punto di equilibrio \mathbf{X} . Tutte le traiettorie sono percorse in senso orario.

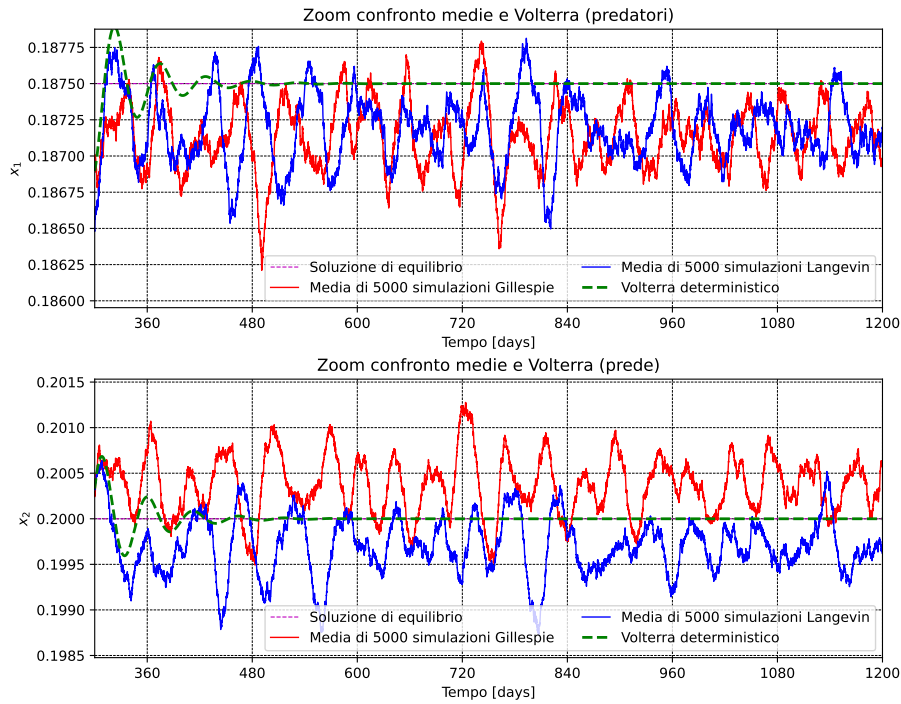


Figura 4: Ingrandimento della [Figura 2] per confrontare le medie delle simulazioni e il moto deterministico nel tempo, dove si notano alcuni leggeri scostamenti sistematici che saranno commentati nelle [Sezioni 3.2.1 e 3.2.2]. Gli estremi temporali sono stati scelti per avere il moto deterministico quasi totalmente smorzato considerando un tempo di attenuazione pari a $6\mu^{-1}$ (con μ il coefficiente di smorzamento dell'[Equazione 22])

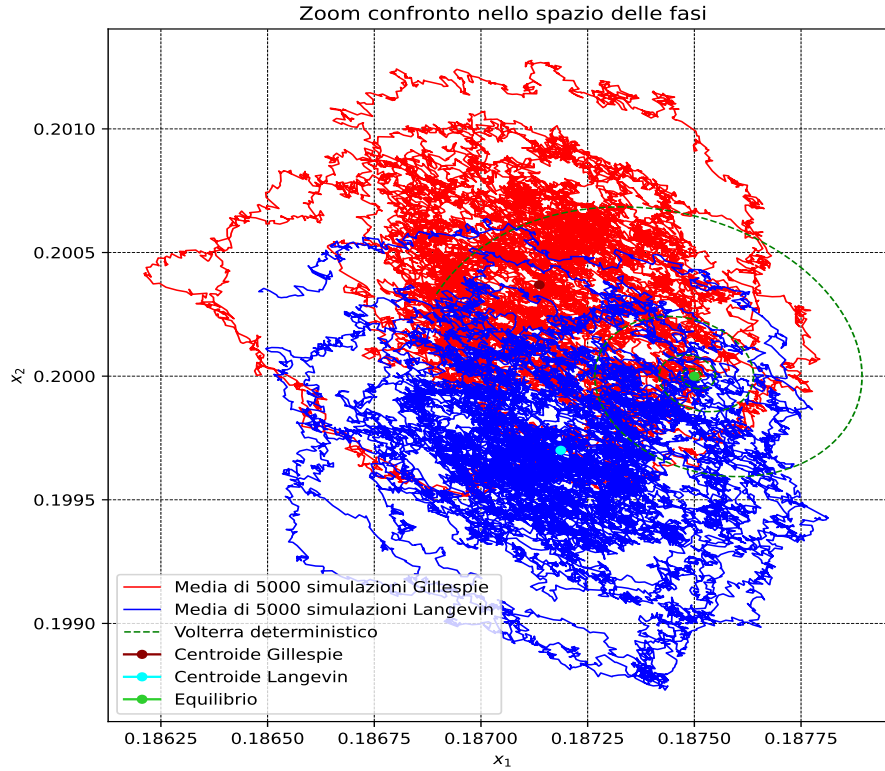


Figura 5: Ingrandimento della [Figura 3] per confrontare le medie delle simulazioni e il moto deterministico nel tempo: si nota lo scostamento sistematico dal punto di equilibrio deterministico (osservare i centroidi, che sono le medie temporali delle evoluzioni rappresentate). Come nella precedente immagine, è stato escluso dal grafico il transiente temporale in cui il moto deterministico è ancora dominante, rappresentando i dati per $t \geq 6\mu^{-1}$.

Successivamente, per dimostrare che le oscillazioni presenti non fossero casuali ma seguissero delle frequenze risonanti, come atteso per l'amplificazione stocastica, è stata calcolata la *Power Spectral density* tramite gli algoritmi "Periodogram" e Lomb-Scargle, per la cui spiegazione si rimanda alla [Sezione 3.2.3]. Vista l'alta variabilità in processi come questi, è stata effettuata la media di ensemble di 1000 PSD di singole simulazioni ottenute con l'algoritmo di Gillespie per ottenere la *Power Spectral density* riportata in figura, che ha un ottimo accordo con quella trovata nella [Sezione 3.1.2].

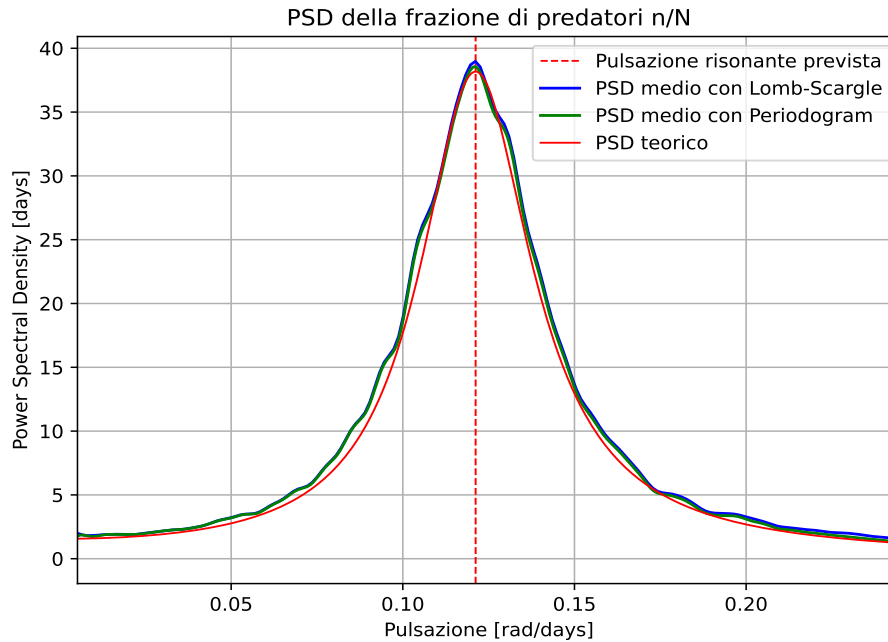


Figura 6: Confronto fra PSD teorico dei predatori e medie di ensemble delle PSD simulate attraverso i due algoritmi (Lomb-Scargle e Periodogram). Le medie sono state effettuate considerando 1000 singole simulazioni con l'algoritmo di Gillespie. Si nota l'ottimo accordo fra risultato numerico e previsione teorica sia nella forma sia nel massimo della PSD.

Si conclude che sia teoricamente ([Sezione 2]) sia numericamente nel caso di un sistema preda-predatore caratterizzato da un fuoco stabile come punto stazionario si ottengono oscillazioni stocastiche guidate da una frequenza risonante, confermando la presenza di amplificazione stocastica.

Si è voluto effettuare anche una simulazione nel caso in cui l'equilibrio fosse un nodo stabile per verificare almeno numericamente se l'amplificazione stocastica si verifichi anche in questo caso. L'attesa è che non ci sia una vera frequenza di risonanza, in quanto il punto di massimo della *Power Spectral density* teorica risulta immaginario (vedere i commenti all'[Equazione 26]), ma che comunque un range di frequenze dominino rispetto al resto dello spettro. La scelta di parametri è stata $b = 0.4$, $d_1 = 0.1$, $d_2 = 0.01$, $p_1 = 0.1$, $p_2 = 0.05$ da cui $\Delta > 0$, $\mathbf{X} \simeq (0.3545, 0.5)$, $\alpha \simeq 0.01$, $\beta \simeq 0.07$, $\Omega_0 \simeq 0.197$, $\Gamma \simeq 0.4$. Tutte le altre condizioni sono state poste uguali al precedente caso, eccetto il timestep che, stimato come in precedenza, risulta $dt \simeq 0.0056 \text{days}^{-1}$. Per semplicità, visto l'ottimo accordo ottenuto nel precedente caso con gli altri metodi, sono stati soltanto utilizzati soltanto l'algoritmo di Gillespie e Periodogram rispettivamente per le singole simulazioni e per il calcolo della *Power Spectral density*.

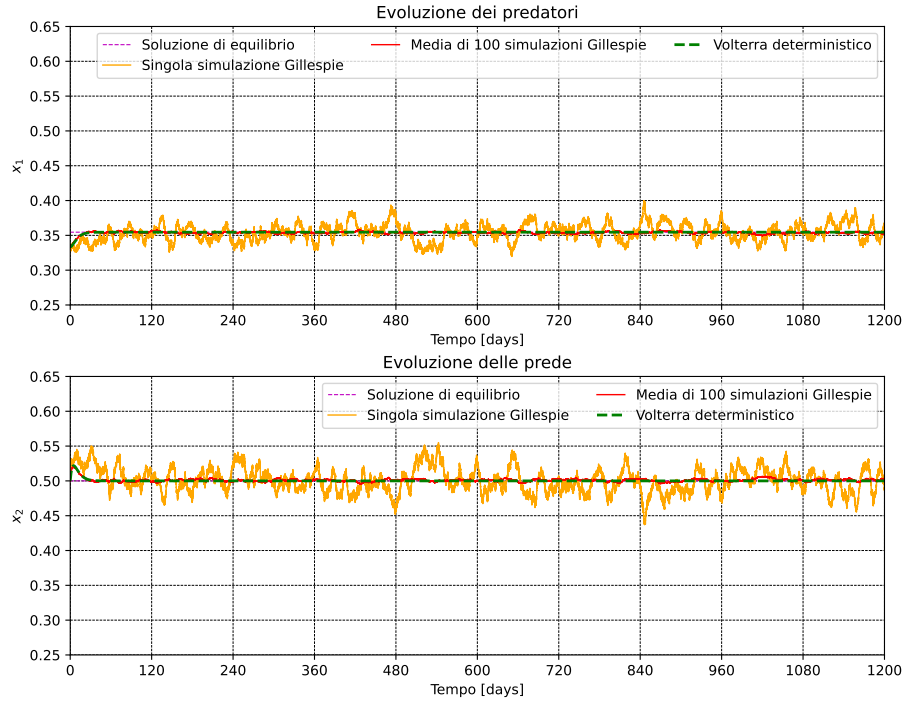


Figura 7: Simulazione dell'evoluzione temporale della frazione dei predatori (x_1) e delle prede (x_2) secondo il modello di Volterra (deterministico), la singola simulazione con l'algoritmo di Gillespie e le medie di 100 di tali simulazioni (vedere [Sezione 3.2.1]). È stata appositamente lasciata la stessa scala sulle ascisse per rendere visibile che, rispetto al caso precedente ([Figura 2]) lo smorzamento è molto più forte e le oscillazioni stocastiche meno marcate. Si nota il buon accordo fra il moto deterministico e le evoluzioni ottenute tramite medie di ensemble, nonostante 100 singole simulazioni non siano molte.

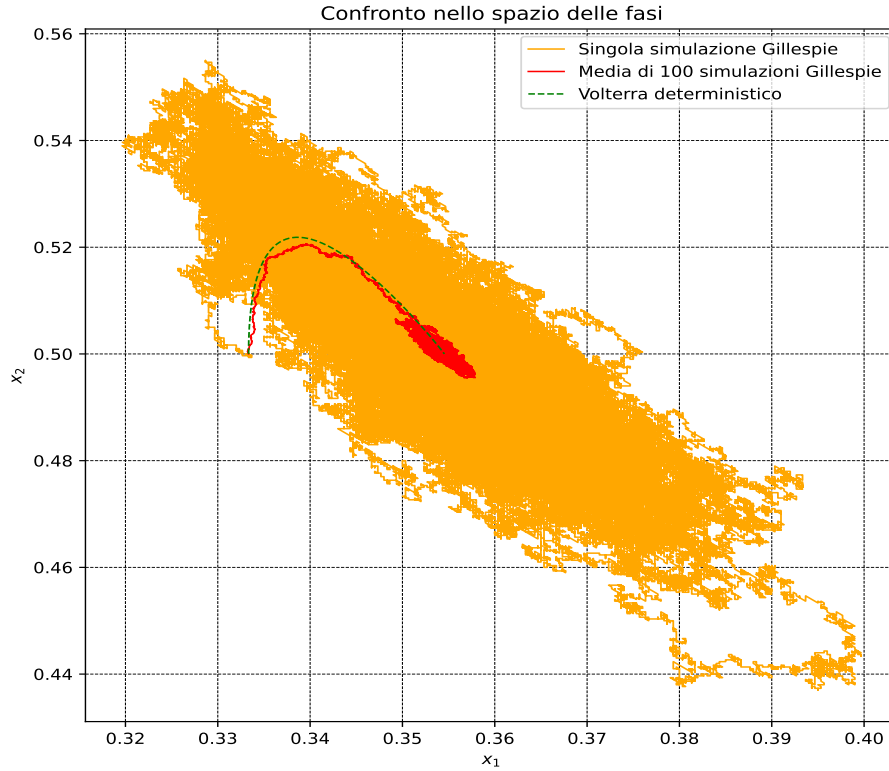


Figura 8: Simulazione dell'evoluzione temporale della frazione dei predatori (x_1) e delle prede (x_2) secondo i vari modelli nello spazio delle fasi. Si nota che le scale del grafico sono molto più piccole rispetto a quelle della [Figura 3] perché le oscillazioni stocastiche sono molto attenuate dal forte smorzamento espresso all' [Equazione 21]. Rispetto al precedente caso ([Figura 3]), in questo si osserva un profilo diagonale delle orbite nello spazio delle fasi, ossia risulta maggiormente visibile l'opposizione di fase fra l'evoluzione delle popolazioni di prede e predatori osservata sperimentalmente da Utida ([Figura 1]).

In effetti, è interessante notare come in questo caso le oscillazioni siano molto più smorzate ma sia stata recuperata l'opposizione di fase fra le due popolazioni che non è evidente, invece, nel caso di fuoco stabile. Il motivo è che il forte smorzamento esponenziale nel caso di nodo stabile fa emergere caratteristiche del moto deterministico, in cui l'opposizione di fase è evidente, rispetto alle oscillazioni stocastiche che sono piuttosto attenuate, mentre nel caso di fuoco le fluttuazioni dominano e nascondono questa caratteristica. Si sottolinea che, sebbene un nodo stabile deterministico non mostri alcuna oscillazione, l'opposizione di fase fra le variabili è comunque presente, come si osserva nelle figure.

Calcolando adesso la *Power Spectral density* ci si accorge che le attese sono verificate: non è presente una frequenza risonante e la loro potenza è molto ridotta. Anche in questo caso si potrebbe concludere la presenza di amplificazione stocastica perché le basse frequenze risultano dominanti rispetto al resto dello spettro e la *Power Spectral density* non è costante, però vista la scarsa potenza delle oscillazioni questo fenomeno non risulta dominante come nel caso in cui l'equilibrio sia un fuoco stabile; inoltre, se un sistema sperimentalmente mostrasse questo andamento le oscillazioni sarebbero probabilmente compatibili con l'errore sperimentale e altri rumori.

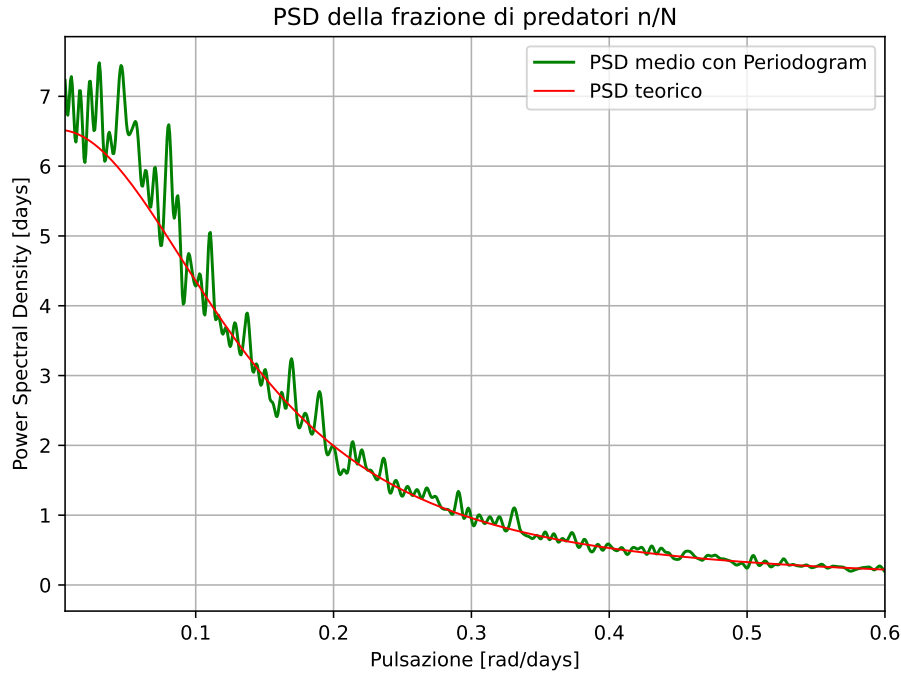


Figura 9: Confronto fra PSD teorico dei predatori e medie di ensemble di 100 PSD simulate attraverso Periodogram. Si nota il buon accordo fra risultato numerico e previsione teorica sia nella forma sia nel massimo della PSD. Si osserva, soprattutto, che non c'è una frequenza risonante, ma le basse frequenze risultano più potenti; inoltre, confrontando con la [Figura 6], si nota che la massima potenza delle frequenze è meno di un quarto di quella del caso precedente. Gli spikes nel risultato numerico sono probabilmente dovuti ad artefici computazionali e alla scarsa numerosità della media di ensemble effettuata.

3.2.1 L'algoritmo di Gillespie

L'algoritmo di Gillespie ([7]) permette di simulare direttamente una *Master Equation* di variabili discrete, noti i *transition rate* di ciascuna reazione (che Gillespie chiama *propensity rates*). L'idea è stimare la distribuzione del tempo fra una reazione e la successiva ed estrarre quale reazione avvenga secondo la distribuzione prevista dai *transition rate*. Dato uno stato \mathbf{m} al tempo t , la probabilità che non avvengano reazioni in un intervallo di tempo $[t, t + \tau]$ si stima dividendo questo in k infinitesimi intervalli $\delta\tau_i$ di lunghezza τ/k e moltiplicando le probabilità infinitesime che non avvengano reazioni in ciascuno di essi. La probabilità che in un infinitesimo intervallo di tempo avvenga una data reazione $j \in \{1, \dots, N_r\}$ è $\mathbb{P}(j \text{ in } \delta\tau | \mathbf{m}) = \hat{T}(\Delta\mathbf{m}_j | \mathbf{m})\delta\tau$ (per la notazione si veda la [Sezione 2]), per cui, considerando statisticamente indipendenti i vari intervallini di tempo, la probabilità che non avvenga nessuna reazione in $[t, t + \tau]$ è:

$$\mathbb{P}(0 \text{ in } \tau | \mathbf{m}) = \prod_{i=1}^k \left[1 - \sum_{j=1}^{N_r} \mathbb{P}(j \text{ in } \delta\tau_i | \mathbf{m}) \right] \stackrel{(a)}{=} \left[1 - \sum_{j=1}^{N_r} \hat{T}(\Delta\mathbf{m}_j | \mathbf{m}) \frac{\tau}{k} \right]^k \stackrel{(b)}{\approx} \exp \left[- \sum_{j=1}^{N_r} \hat{T}(\Delta\mathbf{m}_j | \mathbf{m}) \tau \right]$$

Dove in (a) è stato utilizzato che il processo è Markoviano (l'evoluzione futura dipende solo dallo stato presente, che non cambia perché nei vari $\delta\tau_i$ non succede nulla, [Sezione 5.1]) e in (b) è stata effettuata l'approssimazione asintotica all'esponenziale in quanto $\frac{\tau}{k} \ll 1$. Si sottolinea che la dipendenza da t è intrinseca nella dipendenza dallo stato \mathbf{m} . Si nota che questa è una distribuzione esponenziale con tempo medio fra una reazione e la successiva pari a:

$$\langle \tau \rangle := 1/a_0 := \left[\sum_{j=1}^{N_r} \hat{T}(\Delta\mathbf{m}_j | \mathbf{m}) \right]^{-1}$$

Gillespie interpreta τ come il tempo fra una reazione e la successiva, che quindi segue la distribuzione esponenziale:

$$\frac{dP(\tau)}{d\tau} = \mathbb{P}(0 \text{ in } \tau | \mathbf{m}) \cdot \mathbb{P}(\text{reaz. nell'ultimo } d\tau | \mathbf{m}) \approx a_0 e^{-a_0 \tau} \quad (27)$$

Allora, l'algoritmo di Gillespie ([7]) è il seguente:

1. si calcolano i *transition rate* (da ricalcolare dopo ogni aggiornamento dello stato visto che dipendono da \mathbf{m});
2. si estrae un tempo τ secondo la distribuzione la distribuzione dell' [Equazione 27]: poiché la distribuzione è monotona ed integrabile, invertendo la sua funzione cumulante si può estrarre un numero r distribuito uniformemente fra 0 e 1 e trovare $\tau = -a_0^{-1} \ln(r)$ (per un approfondimento sul metodo della trasformata inversa, consultare [11], sezione 3.4.1);
3. Si estrae, secondo i *transition rate* delle varie reazioni, la reazione j che avviene dopo tale intervallo di tempo: praticamente, si estrae un numero s distribuito uniformemente fra 0 e a_0 e se cade nell'intervallo $[\sum_{k=1}^{j-1} \hat{T}(\Delta \mathbf{m}_k | \mathbf{m}), \sum_{k=1}^j \hat{T}(\Delta \mathbf{m}_k | \mathbf{m})]$ allora si aggiorna lo stato con il vettore della reazione $\Delta \mathbf{m}_j$.

Tale algoritmo risulta perfettamente applicabile per il modello di McKane e Newman attraverso la [Tabella 2] e, consultando le [Figure 2 e 3], si nota evidentemente che la singola simulazione ammette delle pseudo-oscillazioni anche quando l'evoluzione deterministica, calcolata attraverso il metodo esplicito di Runge-Kutta¹² applicato al modello di Volterra ([Equazione 16]), coerentemente con l'amplificazione stocastica discussa nelle precedenti sezioni.

Per verificare numericamente che attraverso una media di ensemble si recuperasse il modello PLM (ossia quello di Volterra), sono state effettuate un gran numero (5000 per il caso di fuoco stabile) di singole simulazioni, sono state “campionate” con un timestep piccolo rispetto al tempo medio tra una reazione e la successiva nello stato iniziale ($dt \simeq 0.041 \text{ days} = \frac{1}{400a_0}$ per il caso di fuoco stabile). Avendo adesso a disposizione serie temporali equispaziate è stata effettuata una media istante per istante delle simulazioni ed è stato ottenuto quanto visibile nelle [Figure da 2 a 5]. È stato trovato che lo scostamento percentuale della media di 5000 simulazioni effettuate attraverso l'algoritmo di Gillespie differisce dalla simulazione del modello di Volterra dello 0.3% per i predatori e 0.4% per le prede. In particolare dalle [Figure 4 e 5] si nota che lo scostamento, sebbene trascurabile, è sistematico: si calcola che, considerando un intervallo temporale in cui il moto deterministico si è già sufficientemente smorzato¹³, la media temporale della frazione di predatori (risp. prede) differisce di -0.19% (risp. $+0.18\%$) dallo stazionario atteso ([Equazione 17]). Uno scostamento era sicuramente atteso, ma non uno sistematico come quello osservato. La spiegazione potrebbe risiedere negli ordini di grandezza ($\mathcal{O}(N^{-1}) \sim 10^{-4}$) trascurati nell'analogia dell' [Equazione 6] per ricavare il moto deterministico $\mathbf{x}_d(t)$ dalla Fokker-Planck ([Equazione 5]). Infatti, l'algoritmo di Gillespie non ha approssimazioni teoriche rispetto alla *Master Equation*, per cui le deviazioni sistematiche sono esclusivamente da imputare al limite di campo medio applicato per estrarre il modello deterministico da quello di McKane e Newman. Questo fa sospettare che lo stocasticità del sistema sia ben approssimabile con un rumore bianco a media nulla, a meno di ordini di grandezza $\mathcal{O}(N^{-1})$, mentre a precisioni maggiori questo non vale più; sperimentalmente, però, uno scostamento di tale ordine è trascurabile rispetto alle fluttuazioni stocastiche della singola simulazione, come anche si nota dalla [Figura 2].

3.2.2 Simulazione dell'equazione di Langevin

Per confrontare i risultati ottenuti con l'algoritmo di Gillespie e verificare la validità dell'approssimazione della *Master Equation* con una Fokker-Planck attraverso l'espansione di Van Kampen ([Equazione 5]), è stata simulata anche l'equazione di Langevin ([Equazione 10]) dove si riconosce facilmente che il tensore A_{β}^{α} coincide con il Jacobiano dell' [Equazione 18]. È stato poi possibile passare dalla variabile \mathbf{z} a \mathbf{x} attraverso l' [Equazione 7]. Per il calcolo della matrice $g := g(\mathbf{X})$, che a priori deve essere una qualsiasi matrice (anche non quadrata) tale che $g^{\alpha\gamma}(\mathbf{X})g^{\beta\gamma}(\mathbf{X}) = A^{\alpha\beta}(\mathbf{X}) := D^{\alpha\beta}$ (si veda l' [Equazione 9]), per semplicità è stato imposto che g fosse la matrice quadrata tale che $g = P^T \sqrt{\Lambda} P$, dove Λ è la matrice diagonale di D e P quella diagonalizzante ($D = P^T \Lambda P$). Si sottolinea che $A^{\alpha\beta}$ risulta diagonalizzabile in quanto reale e simmetrica per il teorema spettrale reale.

¹²In particolare, è stato utilizzato il metodo esplicito di Runge-Kutta di ordine 4, la cui discussione generale è consultabile nel capitolo II di [8] (in particolare da pagina 134 a 139).

¹³Prendendo come fattore di smorzamento μ quello che si ricava dagli autovalori del Jacobiano del modello di Volterra (vedere le [Equazioni 18 e 22]), il moto deterministico è stato considerato sufficientemente smorzato dopo un tempo $t_{\text{attenuazione}} = 6\mu^{-1}$, che nelle simulazioni effettuate corrisponde circa a 300 days.

Per simulare questa equazione differenziale stocastica è stato utilizzato il propagatore di Eulero-Maruyama (per la definizione e l'implementazione consultare [10]), che è essenzialmente il metodo di Eulero esplicito esteso alle SDEs: ad ogni step gli incrementi dovuti ai processi di Wiener (dB nella notazione differenziale) vengono calcolati come $\sqrt{dt} \cdot N(0, 1)$ dove $N(0, 1)$ è un numero casuale distribuito secondo una gaussiana standard. Consultare anche l'appendice [Sezione 5.2] per la definizione di rumore bianco, processo di Wiener e il loro utilizzo nella simulazione delle SDEs.

Come si vede dalle [Figure da 2 a 5], l'accordo con il metodo di Gillespie è ottimo sia per quanto riguarda il fenomeno dell'amplificazione stocastica, sia per la media di ensemble. Anche per questo metodo, infatti, è stata effettuata una media di 5000 simulazioni e lo scostamento con il modello di Volterra risulta dello 0.2% per entrambe le specie, mentre la differenza sistematica fra la media temporale (tolto il transiente in cui ancora il moto deterministico non è trascurabile come fatto in precedenza) di tale media di ensemble dal punto stazionario deterministico risulta -0.16% per i predatori e -0.15% per le prede. Il fatto che, rispetto a quanto ottenuto con l'algoritmo di Gillespie, tali differenze sistematiche siano sempre in difetto è stato imputato agli ordini di grandezza trascurati nel ricavare una Fokker-Planck per la distribuzione di z : come si nota nell'[Equazione 8], sono stati trascurati $\mathcal{O}(N^{-1/2})$ che, grazie all'ulteriore divisione per \sqrt{N} nel cambio di variabili $x = x_d(t) + \frac{z}{\sqrt{N}}$ ([Equazione 7]) risultano in un'approssimazione totale di ordine $\mathcal{O}(N^{-1}) \sim 10^{-4}$ sul moto di x . D'altro canto, non si riesce a distinguere esattamente quale termine trascurato abbia causato questa differenza fra gli scostamenti sistematici ottenuti con l'algoritmo di Gillespie e quelli trovati simulando l'equazione di Langevin.

Viste le approssimazioni introdotte con l'espansione di Van Kampen e quelle appena menzionate, è stato deciso di continuare l'analisi numerica solo utilizzando l'algoritmo di Gillespie. Fra l'altro, questo algoritmo simula senza approssimazioni teoriche il modello di McKane e Newman (se non quella $N \approx N - 1$ effettuata nel calcolo dei *transition rate*, [Tabella 2]), perché dalle ipotesi discende direttamente una *Master Equation* e non una Fokker-Planck.

3.2.3 Power Spectral Density delle simulazioni

Si è voluto verificare che, mediamente, la power spectral density (PSD, si rimanda alla [Sezione 5.1] per la definizione) delle simulazioni fosse coerente con la PSD teorica trovata ([Equazione 25]), così da dimostrare numericamente che le oscillazioni indotte dal rumore stocastico non sono casuali ma seguono una frequenza risonante.

Visto che l'algoritmo di Gillespie non restituisce serie temporali equispaziate sono stati utilizzati due algoritmi differenti per stimare la PSD di una singola simulazione e mediare poi un numero sufficiente (1000 per il caso di fuoco stabile, 100 per l'altro) per effettuare un confronto con la PSD teorica. Il primo è stato l'algoritmo di Lomb-Scargle, che, attraverso delle interpolazioni su intervalli temporali opportuni, restituisce la PSD nel caso di serie temporali non equispaziate (per una spiegazione dettagliata si rimanda all'articolo [18] e alla documentazione del Python Package "Astropy" al sito [16]). Questo risulta molto potente e versatile, ma se si impone una griglia di frequenze al posto di quella automaticamente trovata dall'algoritmo a volte può stimare delle false risonanze o altri artefatti computazionali, perciò sono state solamente imposte una frequenza massima e una minima. Conseguentemente, la griglia di frequenze calcolate dall'algoritmo differiva del per mille fra una simulazione e l'altra: nell'effettuare medie di ensemble (istante per istante) di PSD calcolate da diverse simulazioni queste differenze sono state trascurate. Per eliminare l'effetto delle oscillazioni deterministiche sulla PSD, dal processo stocastico è stato rimosso il contributo deterministico ed è stato ottenuto il processo $z(t)$ attraverso il cambio di variabili ([Equazione 7]). È inoltre stato scartato il primo transiente ($6\mu^{-1}$) come fatto in precedenza, perché in quel frangente $z(t)$ potrebbe essere stato viziato dagli stati m a cui il sistema si è trovato a causa del moto deterministico.

Per confronto, è stato adottato anche il metodo della "FullFFT" attraverso la funzione "Periodogram" della libreria Python SciPy ([19]), che restituisce la PSD di una serie temporale equispaziata stimando la trasformata di Fourier attraverso l'algoritmo *Fast-Fourier-Transform*. Le serie temporali sono state dunque campionate come spiegato nella [Sezione 3.2.1] ed è stato ottenuto il processo $z(t)$ attraverso il cambio di variabili ([Equazione 7]).

I risultati ([Figura 6]) sono coerenti con l'attesa teorica e si verifica anche un ottimo accordo fra quanto ottenuto con i due algoritmi. I punti di massimo, ossia le pulsazioni risonanti, rispettivamente teorica ([Equazione 26]), estrapolata con Periodogram e con Lomb-Scargle risultano circa 0.1212 rad/days, 0.1211 rad/days e 0.1211 rad/days, quindi perfettamente coerenti fra loro. La differenza con la pulsazione caratteristica del moto deterministico $\omega_{det} = \sqrt{|\Delta|} \simeq 0.1208$ rad/days (vedere sotto l'[Equazione 18]) non è pronunciata a causa della scelta dei parametri ma comunque visibile.

Per completezza, si riporta che è risultato necessario introdurre delle normalizzazioni legate sia alla delta di Dirac che si nota nell'[Equazione 12] sia al fatto che ogni algoritmo normalizza la PSD in un modo differente. Per quanto riguarda il primo aspetto, si nota che considerando una griglia di frequenze discrete di passo $\delta\omega$, la delta di Dirac si trasforma in una funzione a box di ampiezza $\delta\omega$ e altezza $1/\delta\omega$, quindi, a partire dall'[Equazione 12], risulta:

$$\langle \tilde{z}(\omega)[\tilde{z}(\omega')]^{*T} \rangle = 4\pi^2 S(\omega) \delta(\omega - \omega') \approx 4\pi^2 S(\omega) (\delta\omega)^{-1} \quad (28)$$

Da questo, per confrontare la PSD teorica con quello che si calcola a partire dalle simulazioni, ossia $\langle \tilde{z}(\omega)[\tilde{z}(\omega')]^{*T} \rangle$, si deve moltiplicare la PSD simulata per $\delta\omega$. Inoltre, per via delle differenti definizioni di trasformata di Fourier, queste ultime sono state moltiplicate per un fattore 8 (provenienti dai vari 2π che nelle trasformate di Fourier a volte sono presenti). Infine, a causa delle normalizzazioni introdotte da Periodogram, è stato necessario moltiplicare per un fattore 100 la PSD calcolata con questo algoritmo.

Al di là delle normalizzazioni, si nota che l'accordo fra le PSD ottenute tramite simulazione e quella teorica è buona ma non perfetta nonostante l'alto numero di run effettuato (1000). In particolare nel caso di fuoco stabile, lo scostamento percentuale rispetto alla PSD teorica risulta di circa il 6% per quanto ottenuto con Lomb-Scargle e di circa il 5% per quanto ottenuto con Periodogram. Probabilmente, il tutto è ancora una volta da imputarsi ai troncamenti ($\mathcal{O}(1/\sqrt{N})$) effettuati per ricavare la distribuzione di probabilità di z ([Equazione 8]).

4 Conclusioni

Il crescente interesse verso questioni ecologiche portò negli anni '20 dello scorso secolo all'inaugurazione di un approccio più fisico-matematico alla demografia da parte di Lotka e Volterra, che per primi nel 1926 formularono indipendentemente lo stesso modello deterministico per il sistema preda-predatore. L'obiettivo era quello di riuscire a spiegare qualitativamente la ciclicità nell'evoluzione delle due popolazioni, che era dapprima attesa intuitivamente e poi osservata in alcuni esperimenti, fra cui quello di Utida ([17]). Come discusso nella [Sezione 1], il modello di Lotka-Volterra riusciva nell'intento, ma aveva caratteristiche troppo poco realistiche per un modello ecologico, fra cui l'ipotesi di risorse infinite per la preda e la presenza di un integrale primo, che comportava una ciclicità "conservativa" piuttosto inverosimile. Cercando un modello più plausibile ma non eccessivamente complicato, Volterra ne formulò uno deterministico abbastanza essenziale, che però perdeva la ciclicità del precedente in quanto prevedeva un'oscillazione sotto-smorzata (o sovra-smorzata in base alla scelta dei parametri) per l'evoluzione delle popolazioni. Con l'obiettivo di recuperare la ciclicità senza complicare ulteriormente le ipotesi ecologiche, al posto di cercare un altro modello deterministico McKane e Newman ([14]) proposero di studiare il sistema interpretando gli individui delle due specie come se fossero delle particelle di gas differenti contenuti in una scatola che supportasse un numero massimo di individui N ; gli individui, come molecole, erano supposti interagire attraverso cinque reazioni, che sono quelle essenziali in un sistema preda-predatore: nascita della preda in un posto vacante, morte naturale della preda, quella del predatore, predazione per la sussistenza del predatore e predazione per la riproduzione.

Il formalismo della *Master Equation* descritto nella [Sezione 2] è quello che rende possibile la descrizione di questi tipi di sistemi stocastici, ossia quelli caratterizzati da variabili discrete, ad esempio le popolazioni, e da trasformazioni stocastiche discrete che gestiscono l'evoluzione temporale dello stato, come le reazioni chimiche o le interazioni fra preda e predatore. In queste ipotesi estremamente generali, attraverso l'espansione di Van Kampen, la *Master Equation* è stata approssimata con un'equazione di Fokker-Planck che ha reso possibile ottenere la teoria di campo medio associata al modello stocastico (attraverso il limite $N \rightarrow \infty$), che fondamentalmente è il modello deterministico ottenibile con le stesse ipotesi di quello stocastico. Nella [Sezione 3.1] è stato dimostrato che il modello di Volterra rappresenta proprio la controparte deterministica di quello di McKane e Newman, a conferma della essenzialità delle ipotesi introdotte dai due autori. Nella [Sezione 2.0.1] è stato poi dimostrato in via generale che se nel modello di campo medio il sistema ammette un equilibrio stabile e attrattivo, lo scostamento (z) del moto stocastico da quello previsto nel limite di campo medio è un processo stazionario che potrebbe ammettere una frequenza di risonanza nel *Power Spectrum*. Nella [Sezione 3.1] il formalismo della *Master Equation* è stato specializzato al caso di sistema preda-predatore e, calcolando il *Power Spectrum* dello scostamento z , si è dimostrato analiticamente che nel caso in cui l'equilibrio fosse un fuoco stabile esiste una frequenza di risonanza che, stimolata dal rumore stocastico, comporta forti oscillazioni non casuali anche quando il moto deterministico è completamente smorzato. Questo fenomeno è stato chiamato "amplificazione stocastica" da McKane e Newman, che, vista la grande generalità della trattazione effettuata, oltre che in demografia risulta applicabile in svariati contesti. È importante sottolineare che sia la frequenza risonante sia la stocasticità sono interne al sistema: per quest'ultima questa caratteristica non banale nasce proprio dalla discretezza delle variabili, degli stati e delle reazioni, e differenzia l'amplificazione stocastica dalla risonanza stocastica trovata in [2] da Benzi *et al.*. Nella [Sezione 3.2] tutti i risultati analitici sono stati verificati numericamente, oltre a dimostrare computazionalmente che l'amplificazione stocastica è presente anche nel caso in cui l'equilibrio del modello di campo medio sia un nodo stabile, ma risulta altamente depotenziata dal forte smorzamento.

Fra le applicazioni più interessanti di questo fenomeno, si commentano brevemente quelle riscontrate [1] in epidemiologia e in [9] nel campo delle neuroscienze. Per quanto riguarda la prima ([1]), Alonso *et al.* considerano l'*individual-level model* del modello deterministico SIR (*susceptible, infective, recovered*) con immigrazione e senza stagionalità, che è il più semplice modello per rappresentare la diffusione di una malattia in una città (di N abitanti massimi) non isolata. Come richiesto per avere amplificazione stocastica, il modello deterministico mostra un fuoco stabile, oltre alla discretezza degli individui e delle reazioni. Posto come al solito ϕ la specie vacante, sono considerate solamente le reazioni di contagio interno $SI \rightarrow II$, esterno della città $S \rightarrow I$, la guarigione $I \rightarrow R$, la morte $S/I/R \rightarrow \phi$ e la nascita $\phi \rightarrow S$ (in realtà queste ultime due possono essere interpretate come il passaggio da guarito a suscettibile). Gli autori concludono che la ciclicità osservata sperimentalmente è qualitativamente spiegata dall'amplificazione stocastica anche in assenza di stagionalità, che fa

dipendere l'infettività dal tempo; inoltre, la frequenza risonante per amplificazione stocastica risulta robusta anche nel caso in cui si aggiunga la stagionalità, che ovviamente introduce un'altra frequenza dominante, e la vaccinazione. In particolare, si conclude anche che il comportamento instabile e irregolare di certe malattie nel caso di vaccinazione e bassa infettività, non spiegata da modelli deterministici in maniera semplice, è previsto in un *individual-level model* perché in quel limite la stocasticità domina esattamente come succede in ecologia per popolazioni esigue. Ancora una volta, quindi, l'approccio della *Master Equation* e l'amplificazione stocastica forniscono una spiegazione qualitativa sia semplice sia esaustiva dei risultati sperimentali, mettendo in primo piano nel modello la stocasticità che inevitabilmente caratterizza questi sistemi.

In neuroscienze [9], l'amplificazione stocastica è utilizzata per spiegare delle oscillazioni inaspettatamente dominanti, dette onde β e γ di frequenza $10 \div 100$ Hz, che sperimentalmente sono osservate ma che i modelli deterministici non riescono a descrivere in modo semplice. In questo caso il sistema è un po' più complesso. Gli individui discreti sono i neuroni e la reazione discreta che li caratterizza è il *firing*: la membrana di ciascun neurone, di potenziale V_i , si carica grazie a stimoli provenienti dagli altri e rilascia tutta la sua energia in poco tempo (per questo la reazione è considerevole discreta), restituendola alla rete con una frequenza di circa 60 Hz. La vera nuova caratteristica di questo sistema rispetto ai precedenti è che i neuroni formano una rete discreta finita, quindi non tutti gli individui sono interagenti come avveniva nei modelli non spaziali considerati finora. Senza scendere troppo in dettaglio, sperimentalmente e teoricamente si dimostra che la rete può essere descritta dalle variabili *network-averaged membrane potential* $v(t)$ e *network-averaged synaptic potential* $u(t)$ e ammette due equilibri attrattivi detti "stati *up* e *down*", rispettivamente di alta e bassa attività neuronale. La rete, ossia le sue variabili, salta da uno stato all'altro con una frequenza di salto intrinseca fra questi di circa $0.5 \div 2$ Hz (detta onda δ). Sperimentalmente si osserva che nello stato *up* si hanno delle oscillazioni dominate da frequenza dello spettro β/γ , che viceversa non sono risonanti nello stato *down*. Con l'approccio introdotto nelle precedenti sezioni, gli autori dimostrano che lo stato *up* è un fuoco stabile per la teoria di campo medio associata al modello stocastico, mentre l'altro stato risulta un nodo stabile. Conseguentemente, a causa del rumore stocastico che nasce dalla discretezza della reazione di *firing* e dall'eterogeneità delle sinapsi, u e v sono processi stocastici aventi un *Power Spectrum* con una frequenza di risonanza come in [Figura 6] attorno ai $20 \div 30$ Hz (compatibile con lo spettro β/γ) solo quando la rete si trova nello stato *up*; viceversa, nello stato *down* si riscontra un *Power Spectrum* simile a quello di [Figura 9], che non ammette una frequenza risonante ma uno spettro di frequenze leggermente più stimulate rispetto al fondo. In resoconto, nello stato *up* sia ha una forte amplificazione stocastica delle fluttuazioni delle variabili descrittive della rete nello spettro β/γ compatibile con i risultati sperimentali, mentre in quello *down*, essendo un nodo stabile, il forte smorzamento rende l'amplificazione stocastica, sebbene presente, trascurabile, come spiegato nella [Sezione 3.2] per il sistema preda-predatore.

5 Appendici

5.1 Processi stocastici, *Power Spectrum* e funzione di autocorrelazione

Un processo stocastico X_t è una collezione di variabili casuali indicizzate da un parametro $t \in D_t$ (d'ora in poi t sarà il tempo)¹⁴. In ogni istante di tempo X_t assume un valore $x(t)$, detta realizzazione, in un dominio Ω detto spazio degli stati. Il processo può essere discreto o continuo in base alla cardinalità di Ω . L'insieme dei valori assunti da $x(t)$ nel tempo costituisce la traiettoria del processo, che è ciò che maggiormente interessa del processo stocastico. Il processo stocastico è ben descritto se si conosce la probabilità congiunta di ogni possibile serie temporale di realizzazioni (ovvero la probabilità di avere una determinata traiettoria), spesso indicata con:

$$p(x_1, t_1; \dots; x_k, t_k; \dots) \quad \text{dove } x_1, \dots, x_k, \dots \text{ sono le realizzazioni ai tempi } t_1 < \dots < t_k < \dots$$

In matematica, solitamente è nota la relazione probabilistica fra le variabili aleatorie del processo e il problema è capire le caratteristiche della traiettoria, che è essa stessa una variabile casuale. Infatti, ad un processo stocastico è associata una distribuzione di probabilità $p(x, t)$ (o densità nel caso continuo), che descrive la probabilità di avere la realizzazione $x(t)$ al tempo t e, in generale, può dipendere non solo dall'istante di tempo considerato ma anche dalla traiettoria percorsa. Un processo stocastico si dice Markoviano se "l'evoluzione futura dipende solo dallo stato presente e non dal passato" ossia se si verifica la seguente condizione nella probabilità congiunta e condizionata:

$$p(x_1, t_1; \dots; x_k, t_k; \dots | y_1, \tau_1; \dots; y_h, \tau_h; \dots) = p(x_1, t_1; \dots; x_k, t_k; \dots | y_1, \tau_1)$$

con $\dots > t_k > \dots > t_1 > \tau_1 > \dots > \tau_h > \dots$

Se tale distribuzione non dipende esplicitamente dal tempo e tutte le distribuzioni condizionate dipendono solo dalla differenza temporale ($p(x_1, t_1 | x_0, t_0) = p(x_1, t_1 - t_0 | x_0, 0)$), il processo si dice stazionario (equivalentemente, $\forall t, h \in D_t$ $x(t)$ ha la stessa statistica di $x(h)$).

Nelle scienze, invece, dalle misure sperimentali si ha accesso alla traiettoria di un processo stocastico (ad esempio, l'evoluzione delle popolazioni nel tempo) e l'obiettivo è capire se ci sono delle periodicità nascoste per avere informazioni sull'evoluzione futura del fenomeno. In tale ottica, due strumenti utili sono il *Power Spectrum* e la funzione di autocorrelazione. Il *Power Spectrum* quantifica la presenza e "l'importanza" (ossia la potenza) delle periodicità in un processo stocastico in quanto restituisce la potenza di ogni frequenza all'interno segnale. La funzione di autocorrelazione, invece, stima la correlazione temporale di $x(t)$, ossia quantifica il grado di dipendenza del processo al tempo t da se stesso ad un tempo passato. Indicando con $\langle \rangle$ la media di ensemble, le definizioni sono le seguenti:

- Il *Power Spectrum* :

$$S(\omega) := \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi T} \left\langle \int_0^T x(t_1) e^{-i\omega t_1} dt_1 \cdot \int_0^T x(t_2) e^{+i\omega t_2} dt_2 \right\rangle$$

- La funzione di autocorrelazione:

$$G(\tau) := \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \langle x(t)x(t+\tau) \rangle dt$$

Con un cambio di variabili nel *Power Spectrum* ($t_2 := t$, $t_1 = t + \tau$) e ricordando che la media di ensemble commuta con l'operazione di integrale, se i limiti in $T \rightarrow \infty$ esistono si ottiene il teorema di Wiener-Khinchin:

$$S(\omega) = \frac{1}{2\pi} \mathcal{F}[G(\tau)](\omega) := \frac{1}{2\pi} \tilde{G}(\omega) := \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} G(\tau) e^{-i\omega \tau} d\tau \quad (29)$$

È doveroso introdurre una piccola nota formale sui tipi di medie che possono essere effettuate su un processo stocastico. La media temporale del processo X_t con traiettoria $\{x(t), t \geq 0\}$ è definita come $\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt$

¹⁴La referenza per questa appendice è [5].

e si basa sul fatto che la traiettoria è una collezione di realizzazioni aleatorie. Per la media di ensemble, invece, l'idea è quella di fissare un istante t_0 , realizzare $N \rightarrow \infty$ volte il processo per ottenere un campione di $x(t_0)$ da cui estrapolare una media. In altre parole, la media di ensemble è la speranza matematica della variabile aleatoria $x(t_0)$ e quindi, nota la distribuzione di probabilità $p(x, t)$, allora $\langle x(t_0) \rangle := \int_{\Omega} x(t_0) p(x(t_0), t_0) dx$. Un processo è detto ergotico se $\exists p_s(x)$ t.c. $\lim_{t \rightarrow \infty} p(x, t | x_0, t_0) = p_s(x)$. Si ha che se un processo è ergotico, allora è stazionario e la media di ensemble coincide con la media temporale.

Si elencano di seguito alcune proprietà utili di questi due strumenti. Innanzitutto, dalla definizione del *Power Spectrum* si nota che è una funzione pari e, conseguentemente, dall'[Equazione 29] si deduce che $\tilde{G}(\omega) = \tilde{G}(-\omega)$. Inoltre, si può dimostrare ([5]) che se il processo stocastico $x(t)$ è stazionario:

- Le medie di ensemble non dipendono dal tempo:
 $\forall t \forall \tau \neq 0 \quad \langle x(t) \rangle = \langle x(0) \rangle, \langle x^2(t) \rangle = \langle x^2(0) \rangle, \langle x(t)x(t+\tau) \rangle = \langle x(0)x(\tau) \rangle$
- La funzione di autocorrelazione esiste e vale semplicemente:
 $\forall t, \tau \quad G(\tau) := \langle x(t)x(t+\tau) \rangle = \langle x(0)x(\tau) \rangle$

Senza perdere di generalità, in un processo stocastico stazionario le variabili possono essere ridefinite in modo che $\langle x(t) \rangle = \langle x(0) \rangle = 0$, allora si può dimostrare che:

$$4\pi^2 S(\omega) \delta(\omega - \omega') = \langle \tilde{x}(\omega) \cdot \tilde{x}^*(\omega') \rangle = \langle \tilde{x}(\omega) [\tilde{x}(\omega')]^{*T} \rangle \quad (30)$$

Quest'ultima proprietà si rivela molto utile nel calcolo del *Power Spectrum* di processi stazionari.

5.2 Il processo di Wiener e il rumore bianco

Il moto Browniano o processo di Wiener ha molte definizioni, alcune più rigorose altre più intuitive. In questa appendice si riporta la definizione e le caratteristiche riportate nella sezione 3.8.1 di [5]. Una particella sospesa in un fluido all'equilibrio mostra un moto irregolare, detto Browniano, spiegato per la prima volta da Einstein nel 1905 con una trattazione basata su ipotesi abbastanza intuitive. Il suo approccio fu successivamente generalizzato nello studio dei processi stocastici e con un approccio più moderno si usa definire il processo di Wiener multidimensionale come il processo stocastico la cui distribuzione di probabilità condizionata ($p(\mathbf{B}, t | \mathbf{B}_0, t_0)$) è la soluzione della seguente equazione di Fokker-Planck:

$$\frac{\partial}{\partial t} p(\mathbf{B}, t | \mathbf{B}_0, t_0) = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \frac{\partial^2}{\partial B_i^2} p(\mathbf{B}, t | \mathbf{B}_0, t_0) \quad \text{con la condizione iniziale: } p(\mathbf{B}, t_0 | \mathbf{B}_0, t_0) = \delta^n(\mathbf{B} - \mathbf{B}_0)$$

dove $\mathbf{B} = (B_1, \dots, B_n)$ è un processo stocastico n -dimensionale e può essere inteso come la posizione della particella al tempo $t \geq t_0$. Questa è un'equazione di Fokker-Planck in cui il termine di diffusione è pari a 1 e quello di drift nullo. Attraverso il metodo della funzione caratteristica si ottiene la seguente soluzione:

$$p(\mathbf{B}, t | \mathbf{B}_0, t_0) = \frac{1}{(2\pi(t - t_0))^{\frac{n}{2}}} e^{-\frac{(\mathbf{B} - \mathbf{B}_0)^2}{2(t - t_0)}} \quad (31)$$

Si nota subito che questa rappresenta una Gaussiana n dimensionale avente media $\langle \mathbf{B} \rangle = \mathbf{B}_0$ e varianza $\text{var}(\mathbf{B}) = t - t_0$. Visto che la varianza tende all'infinito per tempi infiniti, si usa dire che la traiettoria di un moto Browniano è *irregolare*, in quanto caratterizzata da un'ampia variabilità. La covarianza fissati i tempi t_0 e t risulta

$$\text{cov}(B_i(t), B_j(t)) := \langle (B_i(t) - B_{0,i})(B_j(t) - B_{0,j}) \rangle = (t - t_0) \delta_{ij}$$

Interpretando (\mathbf{B}, t) e (\mathbf{B}_0, t_0) come due realizzazioni del processo dopo un tempo $t - t_0$, dall'[Equazione 31] si nota che gli incrementi $\Delta \mathbf{B} = \mathbf{B} - \mathbf{B}_0$ sono statisticamente indipendenti.

Questo processo non è stazionario perché si dimostra che l'autocorrelazione (data la condizione iniziale (\mathbf{B}_0, t_0)) risulta

$$\langle B_i(t_1) B_i(t_2) \rangle = B_{0,i}^2 + \min(t_1 - t_0, t_2 - t_0)$$

Essendoci dipendenza delle medie di ensemble dal tempo, è violata la seconda definizione di processo stocastico stazionario ($\forall t, h \in D_t$ $B(t)$ ha la stessa statistica di $B(h)$).

L'indipendenza degli incrementi risulta fondamentale per lo studio delle SDEs attraverso il rumore bianco. Dati il vettore di drift V e la matrice di diffusione g per il processo x , la SDE per x può essere formulata nelle seguenti due notazioni:

$$dx^\alpha = V^\alpha(x, t)dt + g^{\alpha\gamma}(x, t)dB_\gamma \quad \text{oppure} \quad \dot{x}^\alpha = V^\alpha(x, t) + g^{\alpha\gamma}(x, t)\xi_\gamma(t)$$

In queste notazioni, dB_γ è un infinitesimo incremento di un processo di Wiener e $\xi_\gamma(t) := \frac{dB_\gamma}{dt}(t)$ è detto rumore bianco. A causa dell'indipendenza degli incrementi di un processo di Wiener, il rumore bianco è caratterizzato dall'essere un processo stocastico a media nulla, varianza $1/dt \rightarrow \infty$ e autocorrelazione temporale $\langle \xi(t)_\gamma \xi_\alpha(t') \rangle = \delta(t - t')\delta_{\gamma, \alpha}$. In particolare, visto che ξ ha evidentemente media nulla, per quanto riguarda la varianza si ha, interpretando $dB = B(t + dt) - B(t)$ e utilizzando le proprietà del moto Browniano:

$$\begin{aligned} \text{var}(dB) &= \langle dB^2 \rangle = \langle B^2(t + dt) \rangle + \langle B^2(t) \rangle - 2\langle B(t)B(t + dt) \rangle = \\ &= [\text{var}(B(t + dt)) + B_0^2] + [\text{var}(B(t)) + B_0^2] - 2(t - t_0 + B_0^2) = dt \end{aligned}$$

da cui segue $\text{var}(\xi) = dt^{-1}$. Questo è il motivo per cui, il metodo numerico di Eulero-Maruyama per la simulazione delle SDEs, usato nella [Sezione 3.2.2], prevede che ξ_γ sia estratto come un numero casuale di distribuzione gaussiana $N(\mu = 0, \sigma^2 = dt^{-1})$ ovvero per ogni timestep l'incremento infinitesimo sia calcolato come $dB_\gamma = dt\xi_\gamma = \sqrt{dt} \cdot N(0, 1)$.

Bibliografia

- [1] D. Alonso et al., “Stochastic amplification in epidemics”, *Journal of The Royal Society Interface*, vol. 4, n. 14, pp. 575–582, dic. 2006. DOI: [10.1098/rsif.2006.0192](https://doi.org/10.1098/rsif.2006.0192).
- [2] R. Benzi et al., “A Theory of Stochastic Resonance in Climatic Change”, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 43, n. 3, pp. 565–578, giu. 1983. DOI: [10.1137/0143037](https://doi.org/10.1137/0143037).
- [3] F. N. Egerton, “Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology. Sharon E. Kingsland”, *Isis*, vol. 77, n. 2, pp. 355–355, giu. 1986. DOI: [10.1086/354166](https://doi.org/10.1086/354166).
- [4] “Elements of Physical Biology”, *Nature*, vol. 116, n. 2917, pp. 461–461, set. 1925, ISSN: 1476-4687. DOI: [10.1038/116461b0](https://doi.org/10.1038/116461b0).
- [5] C. W. Gardiner, *Handbook of stochastic methods for physics, chemistry and the natural sciences* (Springer Series in Synergetics), 2^a ed. Berlin: Springer Berlin, Heidelberg, 1996, pp. xix, 442, ISBN: 978-3540616344.
- [6] G. F. Gause, *The struggle for existence*. New York: Hafner Pub. Co., 1934.
- [7] D. T. Gillespie, “A general method for numerically simulating the stochastic time evolution of coupled chemical reactions.” *Journal of Computational Physics*, vol. 22, n. 4, pp. 403–434, dic. 1976, ISSN: 0021-9991. DOI: [https://doi.org/10.1016/0021-9991\(76\)90041-3](https://doi.org/10.1016/0021-9991(76)90041-3).
- [8] E. Hairer et al., *Solving Ordinary Differential Equations I: Nonstiff Problems*. 1993, vol. 8, ISBN: 978-3-540-56670-0. DOI: [10.1007/978-3-540-78862-1](https://doi.org/10.1007/978-3-540-78862-1).
- [9] J. Hidalgo et al., “Stochastic Amplification of Fluctuations in Cortical Up-States”, *PLOS ONE*, vol. 7, n. 8, pp. 1–8, ago. 2012. DOI: [10.1371/journal.pone.0040710](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040710).
- [10] D. J. Higham., “An Algorithmic Introduction to Numerical Simulation of Stochastic Differential Equations”, *SIAM Review*, vol. 43, n. 3, pp. 525–546, 2001. DOI: [10.1137/S0036144500378302](https://doi.org/10.1137/S0036144500378302).
- [11] D. E. Knuth, *The Art of Computer Programming, Volume 2: Seminumerical Algorithms*, 3^a ed. USA: Addison-Wesley Longman Publishing Co., Inc., 1997, ISBN: 0201896842.
- [12] H. Kramers, “Brownian motion in a field of force and the diffusion model of chemical reactions”, *Physica*, vol. 7, n. 4, pp. 284–304, mag. 1940, ISSN: 0031-8914. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0031-8914\(40\)90098-2](https://doi.org/10.1016/S0031-8914(40)90098-2).
- [13] J. Maynard Smith, *Models in ecology*. University Press Cambridge, 1974, pp. xii, 146, ISBN: 0521202620.
- [14] A. J. McKane e T. J. Newman, “Predator-Prey Cycles from Resonant Amplification of Demographic Stochasticity”, *Phys. Rev. Lett.*, vol. 94, 218102, pp. 1–4, iss. 21 giu. 2005. DOI: [10.1103/PhysRevLett.94.218102](https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.94.218102).

- [15] E. Renshaw, *Modelling Biological Populations in Space and Time* (Cambridge Studies in Mathematical Biology). Cambridge: Cambridge University Press, 1991. DOI: [10.1017/CBO9780511624094](https://doi.org/10.1017/CBO9780511624094).
- [16] The Astropy Developers. “Lomb-Scargle Periodograms”. (2023), indirizzo: <https://docs.astropy.org/en/stable/timeseries/lombscargle.html> (visitato il 03/05/2023).
- [17] S. Utida, “Cyclic Fluctuations of Population Density Intrinsic to the Host-Parasite System”, *Ecology*, vol. 38, n. 3, pp. 442–449, lug. 1957, ISSN: 00129658, 19399170. DOI: <https://doi.org/10.2307/1929888>.
- [18] J. T. VanderPlas, “Understanding the Lomb–Scargle Periodogram”, *The Astrophysical Journal Supplement Series*, vol. 236, n. 1, p. 16, mag. 2018. DOI: [10.3847/1538-4365/aab766](https://doi.org/10.3847/1538-4365/aab766).
- [19] P. Virtanen 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).
- [20] V. Volterra, “Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically”, *Nature*, vol. 118, pp. 558–560, 1926. DOI: [10.1038/118558a0](https://doi.org/10.1038/118558a0).
- [21] V. Volterra, *Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie*. Paris: Gauthier-Villars, 1931.