Università degli Studi di Padova

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea in Fisica

Tesi di Laurea

PROBLEMI DI PRIMO PASSAGGIO PER SISTEMI CON BIRTH-DEATH RATE

Candidato: GIOVANNI FREZZATO

Relatore: PROF. AMOS MARITAN

Anno accademico 2016-2017

Indice

Indice **iii**

1 Un Nuovo Modo di Approciarsi alla Biodiversità **1**
1.1 Nascita della Neutral Theory 1
1.2 Obiettivo della Tesi 4

2 Sistemi con Birth e Death Rate **5**
2.1 Definizione Birth-Death Rates 5
2.2 Birth e Death Rate Costanti 6
2.3 Birth e Death Rate Lineari 7
2.3.1 Fisher's Log Series 7
2.4 Birth e Death Rate a Popolazione Fissata 8

3 Problemi di Primo Passaggio **11**
3.1 Problema di Primo Passaggio per una Particella 1-D 11
3.1.1 Probabilità di Occupazione Discreta P(m,N) 11
3.1.2 Probabilita di Occupazione Continua P(m,t) 12
3.2 Barriere Assorbenti 13
3.2.1 Probabilità di Primo Passaggio 13

4 Tempi di Estinzione **15**
4.1 Tempo di Estinzione per Popolazioni Puramente Immigranti 16
4.2 Tempo di Estinzione per Popolazioni Continentali 16
4.2.1 Lifetime Distribution 17
4.2.2 Tempi di Estinzione per Specie all'Equilibrio 18

5 Conclusioni **19**

Bibliografia **21**

Capitolo 1

Un Nuovo Modo di Approciarsi alla Biodiversità

Storicamente, lo studio e la modellizzazione di un sistema ecologico si sono fondati sull'idea che il numero delle specie e di singoli esemplari in un determinato habitat dipendano dal rapporto tra prede e predatori e dal numero di nicchie biologiche che essi possono occupare, concetti su cui si basa la cosidetta *niche theory*.
In tale ottica furono formulate indipendentemente da Alfred J. Lotka nel 1925 e da Vito Volterra nel 1926, le equazioni differenziali che descrivono l'andamento della popolazione di due specie nella situazione in cui le risorse disponibili per le prede siano virtualmente illimitate. Se chiamiamo *x(t)* il numero di prede presenti nella regione di studio ad un determinato istante t e corrispondentemente *y(t)* quello dei predatori, possiamo scrivere

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = [c_1 - c_2 y(t)]x(t) \\ \dot{y}(t) = [-c_3 + c_4 x(t)]y(t) \end{cases} \tag{1.1}$$

Tale semplice modellizzazione comporta difetti evidenti che possono tuttavia essere facilmente corretti fino a dare una ragionevole coerenza con le popolazioni reali. Ad esempio, un caso in cui queste equazioni riproducono bene l'andamento del sistema è quello di due colonie di batteri in cui una si nutre dell'altra. Le popolazioni seguiranno un andamento oscillante fino a quando le risorse di cui si nutrono le prede non si siano consumate.
Ciò che rende però inefficace tale visione è la difficoltà di generalizzare il problema a n specie differenti che interagiscono tra loro in modi diversi in un determinato ecosistema. La difficoltà risiede non solo nell'identificazione dei parametri, che richiederebbe di conoscere come ogni specie si rapporta con le altre, quanto anche nella risoluzione effettiva del sistema.
Cerchiamo invece di approciarci al problema con una prospettiva diversa, introdotta per la prima volta da Stephen Hubbell (Hubbell, 1979). Proviamo innanzitutto a seguire il ragionamento che lo portò a formulare la sua *Neutral Theory* così come lo riporta nel suo libro (Hubbell, 2001). Costruiremo il nostro glossario in itinere.

1.1 Nascita della Neutral Theory

L'osservazione base da cui Hubbell partì si può così riassumere : Il mondo è vastissimo e la vita su di esso è varia oltre ogni immaginazione; perchè allora possiamo trovare dei pattern di somiglianza tra esistenze così distanti come quelle dei plankton nell'oceano e gli alberi in Amazzonia?
Nasce così l'idea che un meccanismo più semplice, dettato dalla casualità, possa essere usato per descrivere il numero di specie differenti e la numerosità di ognuna di esse in un determinato habitat, per descriverne cioè la sua *biodiversità*.. In particolare Hubbell si propose di andare a spegare la similitudine tra RSA come quelle riportate in figura 1.1 dove l'RSA,

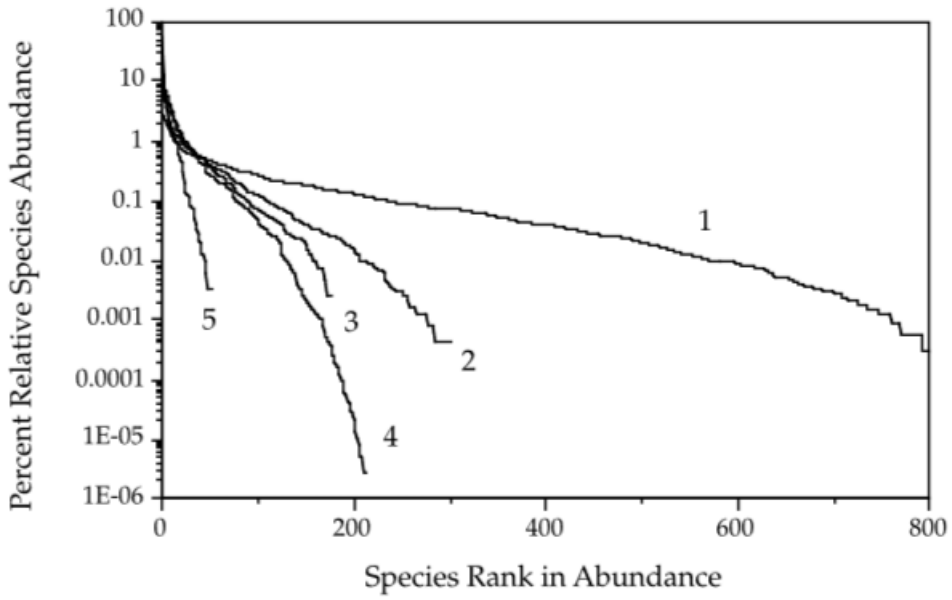

FIGURA 1.1: Forma dell'RSA percentuale per diverse popolazioni. L'asse x è ordinato dalle specie più comuni (a sinistra) a quelle più rare (a destra). 1.Foresta tropicale umida, Amazzonia, 2. Foresta tropicale arida, Costa Rica, 3.Plankton, Nord-Pacifico, 4.Uccelli terrestri non migratori, UK, 5.Pipistrelli tropicali, Panama

Relative Species Abundance, è l'abbondanza relativa di una specie rispetto al numero totale di esemplari presenti nell'area. Come possiamo notare tutte le curve mostrano una distintiva forma ad "S", indipendentemente dal tipo di specie analizzate. La Neutral Theory, tuttavia, non nasce dal nulla. Negli anni sessanta, infatti, MacArthur e Wilson presentarono una nuova teoria per descrivere l'andamento del numero di specie presenti su un'isola (MacArthur e Wilson, 1967) che assumeva tutte le specie uguali e dipendeva soltanto da un tasso di immigrazione e uno di estinzione (figura 1.2). In tale visione non potevano nascere nuove specie sull'isola e i numero di esse all'equilibrio dipendeva sostanzialmente dalla distanza dalla terraferma, che forniva il flusso migratorio. Tra i perfezionamenti successivi ci furono ad esempio ridefinizioni dei tassi di immigrazione ed estinzione per simulare meglio la dinamica del sistema e i dati empirici (si veda figura 1.3). La teoria rimase però sempre lontana da affrontare in dettaglio la relazione tra esemplari, e quindi dalle *niche theories*, dominanti nella biologia dell'epoca e non solo.
Uno dei contributi fondamentali di Hubbell fu quello di rivisitare il concetto di equivalenza tra specie introdotto dai due. Se nel loro lavoro essi proponevano una equivalenza diretta tra le specie, egli propose invece di portare questa *neutralità* al livello individuale. Egli assunse quindi che ogni individuo di una determinata specie avesse la stessa probabilità di procreare, introducendo così la casualità nella dinamica del sistema. Tramite questo nuovo modello risultò finalmente possibile andare ad analizzare non solo il numero di specie ma anche la loro abbondanza relativa, che fino a quel momento si era solo cercata di descrivere empiricamente. Le varie forme per l'RSA trovate nel corso degli anni (si veda ad esempio Fisher, Corbet e Williams (1943) e Preston (1948)) possono essere ritrovate cambiando la scelta dei parametri naturali definiti dalla formulazione matematica della Neutral Theory. Nel capitolo 2 ne vedremo un esempio.

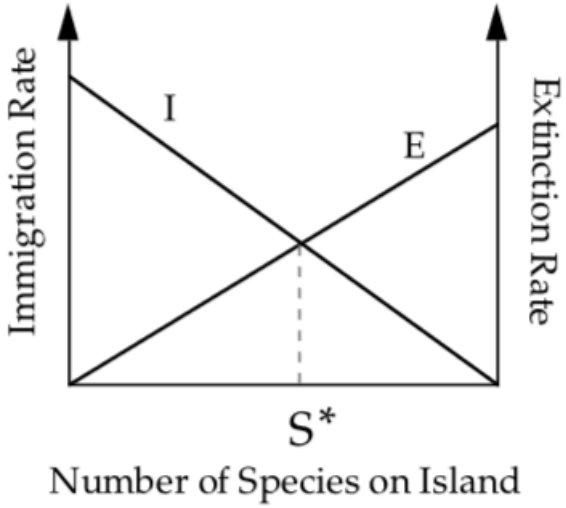

FIGURA 1.2: Extiction Rate e Immigration Rate lineari nella formulazione di MacArthur e Wilson

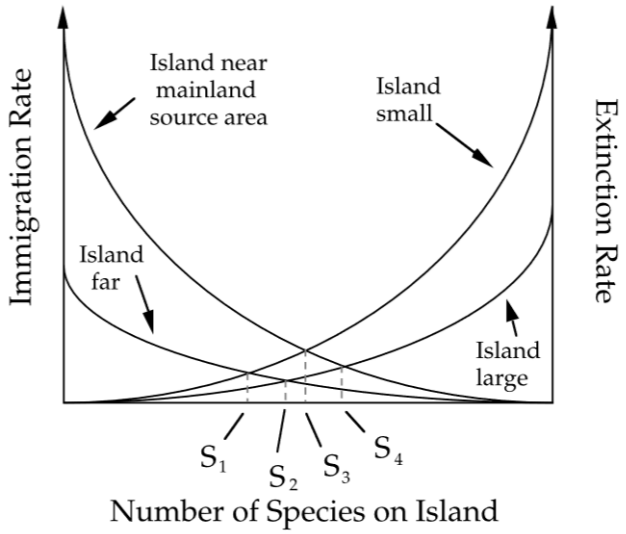

FIGURA 1.3: Extiction Rate e Immigration Rate modificati nella formulazione di MacArthur e Wilson

Ai fini del nostro studio considereremo un habitat all'equilibrio, assumendo soltanto un ammontare costante e limitato di risorse, che comporterà un numero in media costante di esemplari che si nutrono di esse. Non considereremo, ad esempio, il numero di predatori che si nutrono delle popolazioni soggetto di studio. Analizzeremo, cioè, un solo *livello trofico*. Questo nostro nuovo modo di approciarci al problema potrebbe, a prima vista, sembrare ingenuo. Decidere di non considerare la presenza di predatori sembrerebbe andare contro ogni osservazione sperimentale, dopotutto la quantità di prede *dipende* dal numero di predatori. I risultati, tuttavia, descrivono il dati sperimentali di particolari habitat in maniera spesso sorprendente (si veda ad esempio Volkov et al., 2007).

1.2 Obiettivo della Tesi

Come il titolo suggerisce, in questa breve trattazione ci si propone di studiare il comportamento di sistemi stocastici dominati da due parametri (birth e death rate) per ricavare il tempo che essi impiegano a raggiungere per la prima volta un particolare valore. La ricerca di tale tempo, detto per l'appunto di *primo passaggio*, ha radici storiche ben antecedenti alla nascita della Neutral Theory e l'applicazione dei metodi che utilizzeremo spazia ben oltre la modellizzazione della biodiversità. Tra i campi toccati contiamo la chimica, la fisica, la finanza e molti altri. Un esempio (Redner, 2001) è quello dell'applicazione allo studio dei neuroni, in cui si va a studiare il tempo che impiega la cellula a polarizzarsi fino alla soglia oltre cui emette un impulso.
Per rendere la spiegazione più agevole introdurremo separatamente i due argomenti. Ogni sezione si tratterà sia la formulazione matematica sia come tali argomenti si relazionino all'ecologia.

Capitolo 2

Sistemi con Birth e Death Rate

Cerchiamo ora una formalizzazione matematica di quanto discusso nel primo capitolo. Siccome il nostro obiettivo è quello di dare una descrizione estremamente scarna del problema, dominata dal caso, lo stato del nostro sistema potrà essere descritto da una distribuzione di probabilità che assegni ad ogni configurazione possibile una probabilità. Spieghiamo meglio questo concetto. All'istante t nella nostra regione di studio saranno in generale presenti S specie e la k-esima specie conterà n_k esemplari. Diremo allora che il sistema si trova nella configurazione $\mathbf{n} = \{n_1, n_2, ..., n_S\}$. Possiamo allora definire P[$\mathbf{n}$,t;$\mathbf{n}_0$,t_0] la probabilità che il nostro sistema assuma all'istante t la configurazione $\mathbf{n}$ sapendo soltanto che all'istante t_0 esso si trovava nella configurazione $\mathbf{n}_0$. D'ora in avanti scriveremo per semplicità P[$\mathbf{n}$,t;$\mathbf{n}_0$,t_0] $\equiv$ P[$\mathbf{n}$,t].
Se facciamo l'ulteriore assunzione che P[$\mathbf{n}, t+1$] dipenda soltanto da P[$\mathbf{n}$,t], ovvero che lo stato all'istante $t+1$ dipenda solo da quello all'istante precedente, l'evoluzione temporale del nostro sistema è descritta (Kampen, 2007;Gardiner, 2009) dalla Master Equation per problemi a statistica Markoviana

$$\frac{\partial P(\mathbf{n},t)}{\partial t} = \sum_{\mathbf{n}'} [T(\mathbf{n},\mathbf{n}')P(\mathbf{n}',t) - T(\mathbf{n}',\mathbf{n})P(\mathbf{n},t)] \tag{2.1}$$

dove $T(\mathbf{n},\mathbf{n}')$ è il *transition rate* dalla configurazione **n**' alla **n**, ovvero la probabilità per unità di tempo che avvenga il passaggio da una configurazione all'altra. Se effettivamente il nostro sistema descrive una distribuzione di specie all'equilibrio, $P(n,t)$ dovrà raggiungere dopo tempi sufficientemente lunghi una situazione stazionaria in cui essa non dipende dal tempo $P(n,t) = P_s(n)$ e sarà quindi $\frac{\partial P(\mathbf{n},t)}{\partial t} = 0$ nell'equazione 2.1. Ciò è effettivamente garantito se si introduce una probabilità di speciazione b_0 per tenere conto delle specie che si estinguono.
Per come abbiamo scritto la condizione di stazionarietà, però, essa dipenderebbe da una sommatoria su tutte le possibili configurazioni e ciò la renderebbe di difficile trattazione. Ci limiteremo quindi al caso in cui valga

$$T(\mathbf{n},\mathbf{n}')P_s(\mathbf{n}') - T(\mathbf{n}',\mathbf{n})P_s(\mathbf{n}) = 0 \tag{2.2}$$

per ogni **n**, in cui valga cioè il bilancio dettagliato. Questo equivale a chiedere la probabilità che il sistema passi da uno stato ad un altro sia pari alla probabilità del processo inverso.

2.1 Definizione Birth-Death Rates

Consideriamo ora in dettaglio il transition rate. Il passaggio da una configurazione ad un'altra, per come le abbiamo definite, può avvenire soltanto tramite nascita e morte di esemplari appartenenti alle S specie. Se in generale assumiamo che i processi di nascita e morte di esemplari appartenenti a specie differenti siano indipendenti (ipotesi ragionevole poichè stiamo lavorando sullo stesso livello trofico) il nostro transition rate totale sarà il risultato di S

processi di nascita e morte indipendenti, dove con S si indica il numero di specie presenti nella nostra sottoregione. Ognuno di tali processi sarà caratterizzato da una rate di nascita e uno di morte, *birth e death rate*, rispettivamente $b_k(n)$ e $d_k(n)$, indipendenti dal tempo. Essi sono da intendersi come una probabilità per unità di tempo e non sono altro che i transition rates a k fissata della Master Equation (ME) assumendo che non ci siano nascite o morti multiple.
In tale ottica possiamo ridurre il nostro problema a S problemi unidimensionali indipendenti il cui k-esimo si può esprimere come

$$\frac{\partial P_k(n_k,t)}{\partial t} = P_k(n_k-1,t)b_k(n_k-1) + P_k(n_k+1,t)d_k(n_k+1) - P_k(n_k,t)[b_k(n_k)+d_k(n_k)] \tag{2.3}$$

che equivale idealmente a "contare" i processi che portano il sistema nella configurazione con n_k esemplari e quelli che da essa lo fanno uscire. Chiaramente se i due valori risultano uguali il sistema soddisfa le condizioni di bilancio dettagliato introdotte precedentemente. Se scegliamo che b_k e d_k siano uguali $\forall k$, assumendo una teoria neutrale non solo rispetto agli individui ma anche alle specie, possiamo abbandonare il pedice. Consideriamo ora

$$P(n) = P_0 \prod_{z=1}^{n} \frac{b(z-1)}{d(z)} \tag{2.4}$$

Essa ha derivata temporale nulla e quindi è una buona candidata per essere una soluzione. Se poi andiamo a verificare sostituendola nella (2.3) otteniamo

$$P_0\{\prod_{z=1}^{n-1} \frac{b(z-1)}{d(z)} b(n-1) + \prod_{z=1}^{n+1} \frac{b(z-1)}{d(z)} d(n+1) - \prod_{z=1}^{n} \frac{b(z-1)}{d(z)} [b(n)+d(n)]\} = 0 \tag{2.5}$$

e quindi è proprio la soluzione stazionaria cercata. P_0 sarà allora definito dalla condizione di normalizzazione $\sum P_s(n) = 1$ in modo che P_s sia una vera probabilità.

I nostri birth e death rate dovranno soddisfare delle condizioni. Dovremo imporre $d(0) = 0$ ed entrambi dovranno essere positivi per $n \neq 0$. Essendo queste le uniche condizioni strettamente necessarie potremo usare l'arbitrarietà di b e d per adattare al meglio il sistema al nostro problema.

Avendo assunto le specie indipendenti la soluzione S-dimensionale sarà quindi la produttoria delle singole soluzioni unidimensionali

$$P_{staz}(\mathbf{n}) = \prod_{k=1}^{S} P_{k,staz}(n_k) \tag{2.6}$$

2.2 Birth e Death Rate Costanti

Apriamo una piccola parentesi non ecologica. Se scegliamo i nostri rates indipendenti dalla popolazione riconduciamo di fatto il nostro problema al moto di una particella unidimensionale soggetta ad una forza costante.

$$\begin{cases} b(n) = b \\ d(n) = d \end{cases} \tag{2.7}$$

Questa scelta è infatti equivalente a definire la probabilità che la nostra particella venga trascinata in una direzione o nell'altra lungo il l'asse che costituisce lo spazio 1D durante il suo *random walk*. Con questa semplice scelta di b e d e ponendo $b_0 \neq 0$ (che equivale a porre

una barriera riflettente in $n = 0$) otteniamo da (2.4)

$$P_s(n) = P_0 \frac{b_0}{d} \left(\frac{b}{d}\right)^{n-1} = P_0 \frac{b_0}{b} \left(\frac{b}{d}\right)^{n} \tag{2.8}$$

che ci dà un decadimento esponenziale in base $\alpha := b/n$, la cui normalizzazione è ben nota.

$$P_s(n) = (1-\alpha)\alpha^n \tag{2.9}$$

Nel caso poi sia $b = d$ avremo un cammino completamente casuale, non soggetto a potenziali esterni. Non esisterà più, però, una soluzione stazionaria (o meglio esisterà a $t \to \infty$ e sarà l'equiprobabilità). Vedremo questo caso più nello specifico nel prossimo capitolo, quando lo useremo come esempio per i problemi di primo passaggio.

2.3 Birth e Death Rate Lineari

La scelta più semplice possibile di birth e death rate che abbia senso dal punto di vista ecologico è quella lineare.

$$\begin{cases} b(n) = b_1 n \\ d(n) = d_1 n \end{cases} \tag{2.10}$$

a ciò bisognerà chiaramente aggiungere che $n > 0$. Questa scelta di birth e death rate equivale a ignorare la dipendenza dalla densità della popolazione, come sarà più chiaro quando tratteremo il caso in cui invece la dipendenza viene considerata.
Se poniamo inoltre $b(0) = b_0 > 0$ stiamo introducendo la possibilità di immigrazione di una nuova specie o, nel caso in cui si stia trattando una regione molto estesa composta da molte comunità semi-isolate (*metacomunità*), la probabilità di speciazione. Con i rate così definiti otteniamo alla stazionarietà (Volkov et al., 2003)

$$P(n) = \nu[1 - \nu \; log \; (1-\alpha)]^{-1} \frac{\alpha^n}{n} \tag{2.11}$$

dove $\alpha = \frac{b_1}{d_1}$ e $\nu = b_0/b_1$.
Verificarlo è semplice. sostituendo nella 2.4 come per i rates costanti si ottiene

$$P_s(n) = P_0 \frac{b_0}{d_1} \prod_{n=2}^{n} \left(\frac{(n-1)b_1}{nd_1}\right) = P_0 \frac{b_0}{nb_1} \left(\frac{b_1}{d_1}\right)^{n} = P_N \frac{\alpha^n}{n} \tag{2.12}$$

funzione di cui ancora una volta conosciamo la normalizzazione.

2.3.1 Fisher's Log Series

Avevamo accennato nel capitolo 1 al fatto che fosse stimare possibile l'RSA tramite la Neutral Theory. Andiamo a vedere un facile esempio.
Il numero di specie che all'equilibrio contano n esemplari sarà dato da una distribuzione binomiale con probabilità P_n ovvero

$$\phi_n = \sum_{k=1}^{S} \chi_k \tag{2.13}$$

dove χ_k vale 1 con probabilità P_n e 0 altrimenti. Tale distribuzione dà come valore di aspettazione

$$\langle \phi_n \rangle = \sum_{k=1}^{S} P_n \tag{2.14}$$

che sarà quindi

$$\langle \phi_n \rangle = S\nu[1 - \nu \; log \; (1-\alpha)]^{-1} \frac{\alpha^n}{n} = \theta \frac{\alpha^n}{n} \tag{2.15}$$

dove θ è il numero di Fisher, che ci dà una stima della biodiversità della nostra regione di studio (Fisher, Corbet e Williams, 1943). Abbiamo così visto come la Neutral Theory ci permetta di riottenere risultati empirici partendo solo da ipotesi a priori su nascita e morte degli individui.

2.4 Birth e Death Rate a Popolazione Fissata

Un approcio diverso alla questione, in cui si pone una condizione netta sul numero totale di esemplari in una comunità, è quello proposto da McKane, Alonso e Solé (2000). Affrontiamo qualitativamente l'argomento. Consideriamo una comunità locale in cui il limite dato dalle risorse disponibili è di grande importanza (e.g. terreno libero nella foresta amazzonica per gli alberi). Sarà allora ragionevole considerare fisso il numero di esemplari all'equilibrio e considerare un processo di nascita-morte come una sostituzione di un esemplare con un altro che potrà o meno appartenere alla stessa specie. In tale ottica definiremo una *comunità locale* partendo da un raggio di interazione massimo tra individui e come *metacomunità* l'insieme di tutte queste comunità semi-indipendenti (e.g. una vasta zona dell'Amazzonia). Questo equivale a risolvere il problema in approssimazione di campo medio. I processi di nascita e morte per specie diverse, sotto queste condizioni, non saranno più indipendenti. Consideriamo questa espressione dei rate dove J_L è la popolazione massima locale e J_M la controparte per la metacomunità:

$$\begin{cases} b_k(n) = (1-m)\frac{n_k}{J_L}\frac{J_L - n_k}{J_L - 1} + m\,\frac{n_{M,k}}{J_M}(1 - \frac{n_k}{J_L}) \\ d_k(n) = (1-m)\frac{n_k}{J_L}\frac{J_L - n_k}{J_L - 1} + m\,\frac{n_k}{J_L}(1 - \frac{n_{M,k}}{J_M}) \end{cases} \tag{2.16}$$

È evidente come contribuiscano due fattori, con peso rispettivamente $(1-m)$ e m, che descrivono due tipi differenti di processo. Analizziamoli separatamente.

- $\frac{n_k}{J_L}\frac{J_L - n_k}{J_L - 1}$ descrive la probabilità che scegliendo un individuo a caso dalla comunità locale esso appartenga alla specie k (fattore $\frac{n_k}{J_L}$) e al contempo generi una prole che vada a sostituire un esemplare di un'altra specie (fattore $\frac{J_L - n_k}{J_L - 1}$)
- $\frac{n_{M,k}}{J_M}(1 - \frac{n_k}{J_L})$ descrive invece la probabilità che un individuo proveniente dalla metàcomunità della specie k (scelto con probabilità $\frac{n_{M,k}}{J_M}$) sostuisca uno di un'altra specie.

Vediamo allora che adesso i nostri b_k dipenderanno dalla abbondanza relativa della specie e non saranno più uguali tra loro ma dipenderanno invece dall'RSA della metacomunità. Le probabilità di occupazione e l'RSA si otterrano come per il caso lineare ma avranno espressioni complicate. Un'esempio della forma di un'RSA così ottenuta è riportato in figura 2.1 (Volkov et al., 2003)

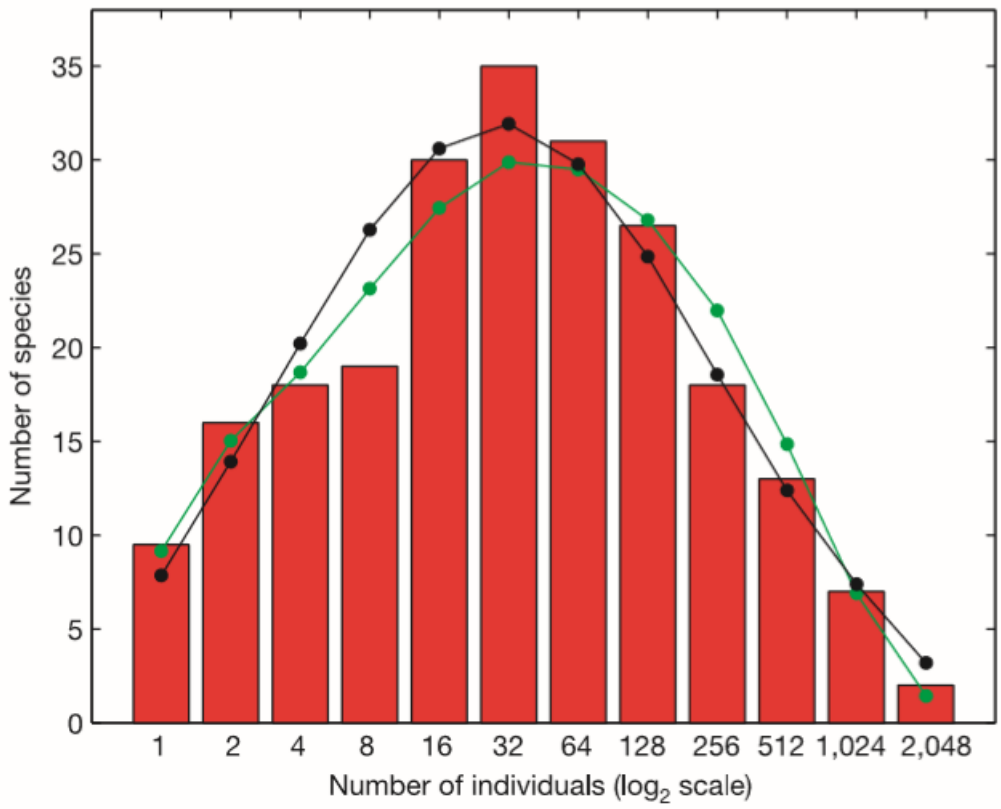

FIGURA 2.1: Dati provenienti da un appezzamento di 50 ettari di foresta tropicale arida a Panama. 21457 alberi più alti di 10 cm in totale. La curva nera rappresenta il fit con una log-normal distribution, celebrata nella letteratura ecologica classica, mentre quella verde rappresenta il fit con il risultato della scelta fatta in sezione 2.4

Capitolo 3

Problemi di Primo Passaggio

Il secondo argomento che affronteremo per costruire le basi della nostra trattazione sono per l'appunto i problemi di primo passaggio. Un processo stocastico come quello presentato dalla Neutral Theory, ma più in generale un qualunque problema in cui la configurazione del sistema al tempo t dipenda da una probabilità, ci permette di porre una semplice domanda:

Quanto tempo impiega il sistema a raggiungere una determinata configurazione per la prima volta?

Per fare un esempio concreto consideriamo una particella unidimensionale che si muova seguendo una legge di probabilità. Essa ad ogni step del tempo Δt (discretizziamo il tempo per rendere più intuitiva la trattazione, facendo tendere Δt a zero si ritroverà il caso continuo) potrà muoversi avanti o indietro di un passo Δx. Dopo un tempo $t = N\Delta t$ avrà percorso una distanza pari a $r = (f - b)\Delta x$ dove f e b sono rispettivamente il numero di passi avanti e indietro e $f + b = N$.
Diremo allora *random walk* la traiettoria nello spazio delle configurazioni seguita dalla nostra particella. Tale concetto può essere esteso a qualunque problema con cui condivida la stessa formulazione stocastica e quindi, ovviamente, anche alla nostra Master Equation unidimensionale. Andiamo ora a vedere, per prendere familiarità con l'argomento, come affrontare i problemi di primo passaggio per la nostra particella unidimensionale. Useremo poi i risultati trovati per cercare la soluzione per i sitemi con birth e death rate.

3.1 Problema di Primo Passaggio per una Particella 1-D

Abbiamo appena visto che il random walk di una particella unidimensionale può essere descritto da una serie di passi di uguale lunghezza in avanti o indietro la cui scelta dipende da una probabilità ma fino ad ora non avevamo fatto assunzioni sulla natura di questa probabilità. Se consideriamo una particella in assenza di potenziale sarà naturale imporre che la probabilità di un passo in avanti sia pari a quella di un passo indietro e le sceglieremo quindi pari a $\frac{1}{2}$. Sebbene in principio dopo N passi la particella possa trovarsi in ogni punto (discreto essendo Δx finito e costante) tra $x_o - N\Delta x$ e $x_o + N\Delta x$, per la simmetria del problema lo spostamento medio sarà nullo. Quello che possiamo chiederci, invece, è la probabilità P(m,N) che il sistema si trovi nella configurazione $x_o + m\Delta x$ dopo N passi.

3.1.1 Probabilità di Occupazione Discreta P(m,N)

Iniziamo con il notare che ogni cammino percorso è a priori equiprobabile. Per come abbiamo definito la probabilità di fare uno step in una direzione o l'altra, infatti, ogni cammino avrà probabilità $(\frac{1}{2})^N$. La probabilità che dopo N passi il sistema si trovi nella configurazione $x_0 + m\Delta x \equiv \mathbf{m}$ sarà quindi data dal numero di cammini che conducono lì moltiplicato per $(\frac{1}{2})^N$

Andiamo ora quindi a contare questi cammini. Abbiamo due condizioni da soddisfare:

$$\begin{cases} f - b = m \\ f + b = N \end{cases} \tag{3.1}$$

che conduce direttamente a

$$\begin{cases} f = (N+m)/2 \\ b = (N-m)/2 \end{cases} \tag{3.2}$$

da cui tra l'altro deduciamo che m deve essere pari o dispari in accordo a N.
Il numero di cammini che portano a **m** sarà quindi, dal calcolo delle combinazioni possibili, $\frac{N!}{f!b!}$ e si ottiene dunque

$$P(\mathbf{m},N) = \frac{N!}{\frac{(N+m)}{2}!\frac{(N-m)}{2}!}(\frac{1}{2})^N \tag{3.3}$$

Questa altri non è che una distribuzione di Bernoulli, di cui si conoscono il valori di aspettazione. In particolare avremo $\langle m \rangle = 0$ come avevamo previsto inizialmente e $\langle m^2 \rangle = N$ da cui deduciamo che lo spostamento medio sia $\langle r \rangle = \sqrt{N}\Delta x$

3.1.2 Probabilita di Occupazione Continua P(m,t)

Supponiamo ora che N sia molto grande. Mediamente sarà allora $m \ll N$ e possiamo usare l'approsimazione di Stirling per semplificare l'espressione della nostra P(m,N) (Chandrasekhar, 1943). Calcolando

$$\log P(m,N) \simeq (N+\frac{1}{2})\log N - \frac{1}{2}(N+m+1)\log\left[\frac{N}{2}(1+\frac{m}{N})\right] - \frac{1}{2}(N-m+1)\log\left[\frac{N}{2}(1-\frac{m}{N})\right] -$$

$$-\frac{1}{2}\log 2\pi - N\log 2 \tag{3.4}$$

Se ora espandiamo in serie il logaritmo fermandoci al secondo ordine e semplifichiamo (ricordando che $m \ll N$ è giustificato) Otteniamo

$$\log\ P(m,N) \simeq -\frac{1}{2}\log N + log\ 2 - \frac{1}{2}\log 2\pi - \frac{m^2}{2N} \tag{3.5}$$

che offre immediatamente

$$P(m,N) = \left(\frac{2}{N\pi}\right)^{\frac{1}{2}} e^{-m^2/2N} \tag{3.6}$$

Supponiamo ora che la particella faccia n passi per unità di tempo. Sostituendo $N = nt$ nella (3.6) otteniamo allora

$$P(m,t) = \left(\frac{1}{2n\pi t}\right)^{\frac{1}{2}} e^{-m^2/2nt} \tag{3.7}$$

che ha le stesse dipendenze della forma che abbiamo usato nel capitolo 2 per descrivere gli stati. Si noti che abbiamo diviso per due per togliere la condizione che m abbia la stessa parità di N. Sarebbe più corretto esprimere questa probabilità come la media su un intervallo di tempo piccolo rispetto a t andando implicitamente a definire dei bin con probabilità data dalla somma delle probabilità dei dati all'interno. Osserviamo infine che nella forma (3.7) stiamo imponendo che il sistema faccia un numero definito di passi per unità di tempo e si definisce una probabilità che questi passi vengano fatti in una direzione o nell'altra. Nei nostri sistemi, invece, usiamo la probabilità che in dt avvenga un passo in una definita direzione.

3.2 Barriere Assorbenti

Se finora abbiamo visto come trovare la probabilità che un sistema si trovi in una certa configurazione al tempo t ci vogliamo chiedere ora quale sia tale probabilità nel caso esista una configurazione da cui il sistema non può uscire. ci stiamo cioè chiedendo cosa succeda in presenza di una *barriera assorbente*.
Continuiamo con l'esempio affrontato finora. Il numero di passi compiuti dal sistema per portarsi in **m** è ancora N e quindi necessariamente anche il numero di passi in avanti e indietro continua ad essere lo stesso. Ciò che cambia in questo scenario è che si deve imporre che l'ordine in cui i passi sono compiuti sia tale che la barriera non sia mai raggiunta se non con l'ultimo passo (in tal caso si parla proprio di *primo passaggio*).
Andiamo a cercare quindi un modo di esprimere tale condizione. Poniamo una barriera in **A** e supponiamo per semplicità di trattazione A>m Notiamo innanzitutto che la barriera crea una simmetria per i cammini che la raggiungono almeno una volta. Andiamo a chiarire questo concetto. Se infatti una traiettoria raggiunge **A** in assenza della barriera, essa ha la stessa probabilità di raggiungere **m** o **2A-m**. Se togliamo allora ai cammini possibili 2 volte quelli porterebbero in **A** otterremo tutti e solo quelli che non raggiungono mai la barriera. Chiamando quindi $P(\mathbf{m},N,A)$ la probabilità da noi cercata possiamo scrivere

$$P(\mathbf{m},N,A) = P(\mathbf{m},N) - 2P(\mathbf{2A\text{-}m},N) \tag{3.8}$$

3.2.1 Probabilità di Primo Passaggio

Come risulta chiaro a prima vista l'espressione appena data non vale quando A=m (avevamo infatti imposto A>m) ma il problema è solo apparente. Se andiamo a considerare l'ultimo passo di un problema di primo passaggio è chiaro che esso debba provenire da **m-1**. Ci sono ora due modi equivalenti di arrivare al risultato cercato (si usi come riferimento figura 3.1).

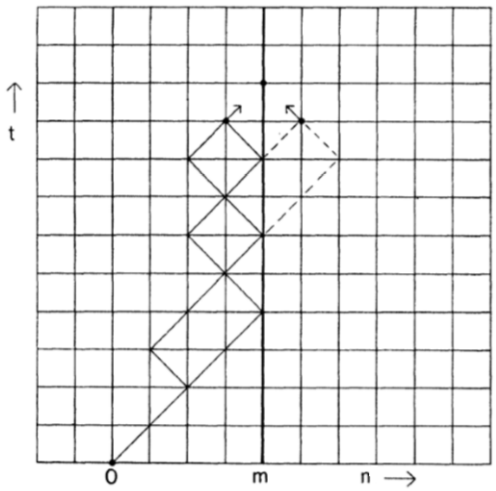

FIGURA 3.1: Barriera assorbente in **m** con $x_0 = 0$

Il primo è calcolare W(m-1,N-1,m) e moltiplicarlo per $\frac{1}{2}$ ovvero la probablità che da **m-1** il sistema vada in **m**. Il secondo modo è quello di sottrarre a $P(\mathbf{m},N)$ 2 volte la probabilità che il sistema arrivi in **m-1** all'istante N-1. In entrambi casi il calcolo porge come risultato

$$a(m,N) = \frac{m}{N}P(\mathbf{m},N) \tag{3.9}$$

Capitolo 4

Tempi di Estinzione

Dopo aver introdotto tutti gli elementi necessari alla nostra trattazione possiamo finalmente dedicarci al vero argomento di questa trattazione.
Nel capitolo 2 abbiamo visto come un sistema con birth e death rate possa raggiungere una condizione stazionaria assumendo soltanto che sia $b_0 > 0$. Tale stazionarietà, però, non ci consente di avere una dipendenza dalle condizioni iniziali delle nostre probabilità di occupazione e, conseguentemente, ci rende impossibile cercare il tempo medio che un sistema impiega a estinguersi per la prima volta. L'unica cosa che ci permette di dire, infatti, è la probabilità che una specie sia estinta ad un istante t molto distante da quello iniziale t_0, ma non che sia la prima volta che ciò accade.
Facciamo innanzitutto delle assunzioni generali che varranno per tutti i casi che tratteremo.
Seguendo le orme degli esempi del capitolo 1 scriviamo i nostri rates in forma di una serie di potenze in n

$$\begin{cases} b(n) = b_1 n + b_0 + b_{-1} n^{-1} + \mathscr{O}(n^{-2}) \\ d(n) = d_1 n + d_0 + d_{-1} n^{-1} + \mathscr{O}(n^{-2}) \end{cases} \tag{4.1}$$

sempre per $n > 0$.
Essa è semplice ma sufficientemente generale per i nostri scopi ed in questo modo, scegliendo il valore di questi sei parametri, saremo in grado di esprimere una buona varietà di ipotesi a priori sulla dinamica delle nostre popolazioni. I range all'interno dei quali possiamo sceglierli avranno tuttavia delle limitazioni. Innanzitutto dovremo porre $b_1 < d_1$ per assicurarci che la popolazione non diverga all'infinito. Notiamo inoltre che b_{-1} e d_{-1} giocano un ruolo sempre meno importante al crescere di n e possono essere usati per esprimere il vantaggio di piccole comunità nell'espansione demografica rispetto a comunità più grandi. Nei nostri esempi ci limiteremo per semplicità di trattazione ai casi in cui b_{-1} e d_{-1} siano uguali a zero ma il procedimento è lo stesso.
In maniera analoga al capitolo 3 per calcolare la probabilità di primo passaggio porremo una barriera assorbente in $n = 0$ e andremo a studiare l'andamento di $P(n,t)|_{n=0}$. A differenza del caso di random walk di una particella unidimensionale, tuttavia, non andremo a calcolare le probabilità di occupazione partendo dalla probabilità dei singoli cammini. Ciò era infatti possibile perche per la simmetria del problema ogni singolo cammino era equiprobabile. Se cercassimo lo stesso approcio in questa condizione non potremmo usare, ad esempio, la forma trovata per i primi passaggi. In tal caso dovremo risolvere il nostro problema partendo dalla Master Equation (2.3) assumendo $\frac{\partial P(n,t)}{\partial t} \neq 0$
Notiamo però che la probabilità che la specie si estingua tra t e $t + dt$ è pari a

$$E(t)dt = \left.\frac{\partial P(n,t)}{\partial t}\right|_{n=0} dt \tag{4.2}$$

Se ponessimo inoltre come condizione che

$$P(n,0) = \delta_{n,1} \tag{4.3}$$

la nostra probabilità di estinzione diverrebbe altresì la distribuzione delle vite medie di una specie (*lifetime distribution*).

4.1 Tempo di Estinzione per Popolazioni Puramente Immigranti

La prima scelta che andiamo a fare, molto semplice e dalla limitata utilità pratica, è quella di porre i parametri di ordine diverso da zero (i.e. b_1, b_{-1}, d_1, d_{-1}) uguali a zero. Questo rende di fatto le popolazioni puramente immigranti e si riconduce ad un random walk a probabilità asimmetriche di forma simile a quello affrontato esplicitamente nel capitolo 3. Scegliendo birth e death rate uguali e riparametrizzando t in modo tale che $b_0 = d_0 = 1$, si verifica che

$$P(0,t) = 1 - e^{-2t}(I_0(2t) + I_1(2t)) \tag{4.4}$$

soddisfa la ME (2.3), dove $I_k(z) = \frac{1}{\pi}\int_0^{\pi} \exp(z\cos(\theta))\cos(k\theta)d\theta$ (cit)

Usando P(0,t) nella forma (4.3) otteniamo da (4.2)

$$E(t) = -e^{-2t}(I_0(2t) - I_2(2t)) \tag{4.5}$$

Il tempo medio di estinzione si otterrebbe ora da

$$\langle T \rangle = \int_0^{\infty} -e^{-2t}(I_0(2t) - I_2(2t))tdt \tag{4.6}$$

ma tale integrale diverge come $\sqrt{t}$. Diremo allora che la specie ha vita media infinita.

4.2 Tempo di Estinzione per Popolazioni Continentali

Un'altra possibile scelta di parametri, molto più sensata dal punto di vista ecologico, è

$$\begin{cases} b(n) = b_1 n \\ d(n) = d_1 n \end{cases} \tag{4.7}$$

Tale scelta può essere riscritta più intuitivamente come

$$\begin{cases} \frac{b(n)}{n} = b_1 \\ \frac{d(n)}{n} = d_1 \end{cases} \tag{4.8}$$

che equivale ad assegnare un birth rate pro capite ad ogni esemplare, ovvero una probabilità di procreare individuale. Tale visione collima bene con la realtà in regioni molto estese dove il rapporto tra immigrazione e nascite è molto basso (e.g. un continente).
Per trovare la forma di P(n,t) trasformiamo la (2.3) in una equazione differeziale alle derivate parziali lineare di ordine 1. Per farlo introduciamo la funzione

$$G(x,t) = \sum_{n=0}^{\infty} P(n,t)x^n \tag{4.9}$$

così facendo la nostra ME diventa

$$\frac{\partial G(x,t)}{\partial t} = \frac{\partial G(x,t)}{\partial x}(\alpha x^2 - (\alpha+1)x + 1) \tag{4.10}$$

Verifichiamolo. Abbiamo, ponendo per evitare confusione $P(n,t) \equiv P_n(t)$,

$$(\alpha x^2 - (\alpha+1)x+1)\partial_x G(x,t) = \sum_{n=0}^{\infty} n x^{n-1} P_n(t)[\alpha x^2 - (\alpha+1)x+1] =$$

$$= \sum_{n=0}^{\infty} n\alpha x^{n+1} P_n(t) - \sum_{n=0}^{\infty} x^n(\alpha+1)P_n(t) + \sum_{n=0}^{\infty} x^{n-1} P_n(t)$$

Rinominando gli indici e raccogliendo otteniamo $\sum_{n=0}^{\infty} x^n$

$$\sum_{n=0}^{\infty} x^n [P_{n-1}(t)\alpha(n-1) + P_{n+1}(t)(n+1) - P_n(t)(\alpha+1)n]$$

e considerando che

$$\partial_t G(x,t) = \sum_{n=0}^{\infty} x^n \partial_t P_n$$

notiamo immediatamente che ponendo $b_1 = \alpha$ e $d_1 = 1$ l'n-esimo termine della sommatoria è proprio la ME a n fissato. Questa scelta è chiaramente sempre possibile riparametrizzando il tempo.

4.2.1 Lifetime Distribution

Usando ad esempio il metodo delle funzioni caratteristiche (Polyanin e Zaitsev, 2002) è possibile trovare come soluzione della (4.10) con condizione iniziale $G(x,0) = x$ (che è chiaramente equivalente a (4.3))

$$G(x,t) = \frac{(1-x) - (1-\alpha x)e^{(1-\alpha)t}}{\alpha(1-x) - (1-\alpha x)e^{(1-\alpha)t}} \tag{4.11}$$

da cui si ricava

$$P_0(t) = G(0,t) = \frac{1 - e^{(1-\alpha)t}}{\alpha - e^{(1-\alpha)t}} \tag{4.12}$$

e come prima derivando nel tempo otteniamo

$$E(t) = \left(\frac{1-\alpha}{\alpha - e^{(1-\alpha)t}}\right)^2 e^{(1-\alpha)t} \tag{4.13}$$

Andiamo ora a vedere la forma di questa distribuzione. Iniziamo considerando $b_1 \simeq d_1$. Possiamo allora definire un tempo carattetistico del sistema, che chiameremo $t^* := (1-\alpha)^{-1}$. Potremo allora riscrivere la nostra probabilità di estinzione al tempo t come

$$E(t) = \frac{1}{t^2}\left(\frac{\frac{t}{t^*}}{1 - e^{\frac{t}{t^*}}}\right)^2 e^{\frac{t}{t^*}} =: \frac{1}{t^2} f(\frac{t}{t^*}) \tag{4.14}$$

dove al dominatore si è approssimato $\alpha = 1$.
In questo modo stiamo condensando tutti i parametri del nostro sistema in uno solo, il suo tempo caratteristico. In figura 4.1 è possibile osservare i differenti andamenti della lifetime distribution ($P(t)$ in figura).

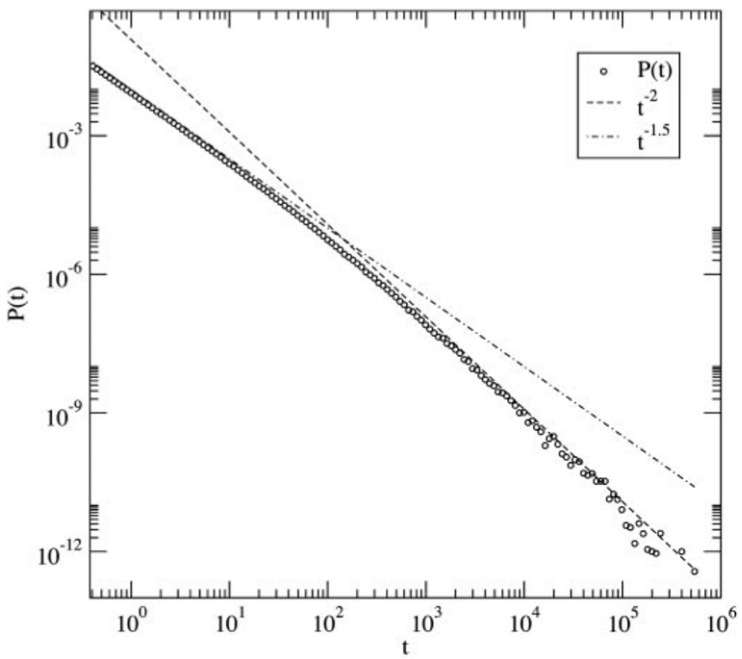

FIGURA 4.1: Andamento di E(t) in funzione del tempo, entrambi in scala logaritmica. Si può notare il punto ($t \sim 10^2$-10^3) in cui l'andamento passa da un regime che va come $t^{-1.5}$ a uno con t^{-2}

4.2.2 Tempi di Estinzione per Specie all'Equilibrio

Abbiamo finora considerato come condizione iniziale soltanto $P_n(0) = \delta_{n,1}$. Cerchiamo ora di vedere quanto ci mette una specie già presente stabilmente su un territorio a estinguersi, cerchiamo cioè E(t) usando come condizione iniziale non una configurazione definita ma una soluzione stazionaria della ME. Avevamo già visto nel secondo capitolo che tale soluzione, tenendo in conto la speciazione, era (2.11)

$$P_n = \nu[1 - \nu \log(1-\alpha)]^{-1} \frac{\alpha^n}{n} = P_N \frac{\alpha^n}{n}.$$

Usando $G(x)$ definita come sopra la condizione (2.11) diventa

$$G(x,0) = \frac{\log(1 - x\alpha)}{\log(1-\alpha)} \tag{4.15}$$

e risulta (Pigolotti et al., 2005)

$$G(0,t) = \frac{1}{\log(1-\alpha)} \log\left(\frac{(1-\alpha)e^{(1-\alpha)t}}{e^{(1-\alpha)t} - \alpha}\right) \tag{4.16}$$

che come prima derivando nel tempo ci da la nostra probabilità di estinzione $E(t) \simeq e^{-t/t^*}$

Capitolo 5

Conclusioni

Per dare una visione d'insieme andiamo infine ad analizzare un esempio concreto di come si relazionino i risultati trovati nel capitolo 4 con dei dati reali. In questo campo di studio la difficoltà nel trovare una buona modellizzazione è molto spesso dovuta alla mancanza di dati per descrivere processi a scale di tempo lunghe. I due set di dati che useremo, per quanto lunghi, coprono solo circa quattro decenni mentre, a priori, le dinamiche reali potrebbero estendersi nel reame dei secoli o dei millenni. I nostri dati descrivono rispettivamente l'andamento delle popolazioni di uccelli nidificanti e delle varietà di erbacee presenti nelle praterie del Kansas (Sauer, Hines e Fallon, 1966; Adler, Tyburczy e Lauenroth, 2007). Andremo in particolare a vedere i *tempi di persistenza* delle specie in considerazione definiti come l'intervallo trascorso tra la comparsa e l'estinzione locale di una specie in una regione. Per come è stata definita nel capitolo precedente essi dovrebbero teoricamente seguire la nostra lifetime distribution.

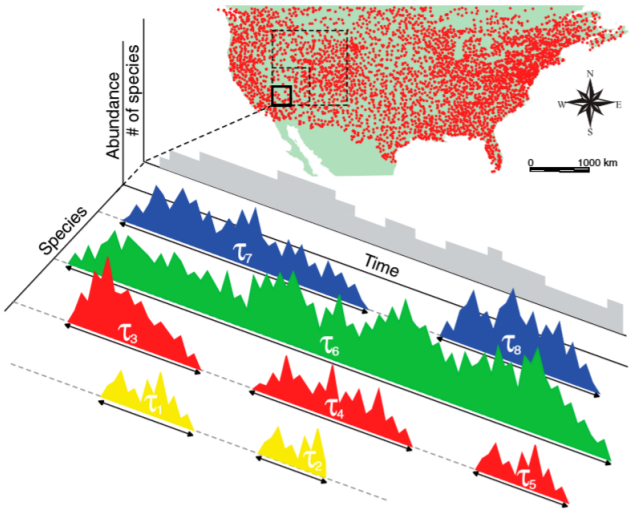

FIGURA 5.1: Tempi di persistenza delle specie in una regione.

L'andamento, ricavato da Bertuzzo et al. (2011), delle lifetime distribution delle due popolazioni non combacia nè con un modello a semplice drift ecologico, come il random walk presentato in sezione 2.2 a rate simmetrici, nè con l'andamento ricavato nel capitolo 4. Riferedoci all'andamento asintotico avremmo infatti rispettivamente $E(t) \sim t^{-3/2}$ e $E(t) \sim t^{-2}$. I risultati derivati dai dati empirici presentano invece $E(t) \sim t^{-1.83 \pm 0.02}$ e $E(t) \sim t^{-1.78/pm0.08}$. Facendo riferimento alla figura 5.2 intuiamo che debba esserci una dipendenza non considerata nei nostri calcoli fino ad ora. Tale dipendenza sarà spaziale. Avevamo infatti assunto che le nostre comunità fossero legate ad un raggio di interazione tra esemplari senza considerare la probabilità di interazione come dipendente dalla distanza.

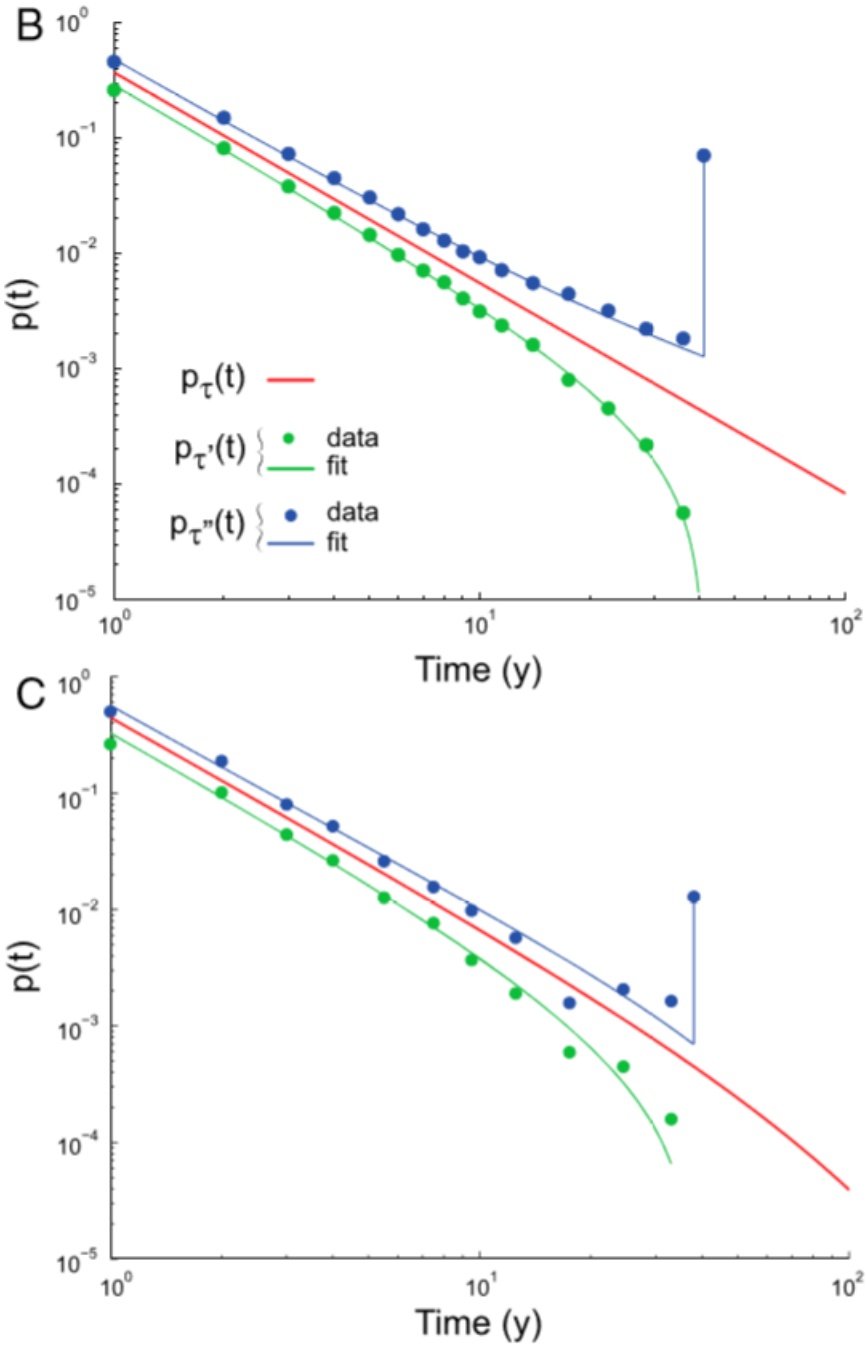

FIGURA 5.2: lifetime distributions empiriche. (B) Uccelli nidificanti in America, (C) Densità di differenti erbacee nella prateria del Kansas. In blu sono rappresentati dati e fit relativi a tempi di persistenza completamente compresi nel periodo di osservazione. In verde si considerano anche gli intervalli che hanno come estremo un limite del periodo di osservazione. In rosso i fit di cui sono stati riportati i valori nel testo.

Bibliografia

Adler, Peter B, William R Tyburczy e William K Lauenroth (2007). «long-term mapped quadrats from Kansas praire: demographic information for herbaceous plants». In: *Ecology* 88.10, pp. 2673–2673.

Bertuzzo, Enrico et al. (2011). «Spatial effects on species persistence and implications for biodiversity». In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108.11, pp. 4346–4351.

Chandrasekhar, Subrahmanyan (1943). «Stochastic problems in physics and astronomy». In: *Reviews of modern physics* 15.1, p. 1.

Fisher, Ronald A, A Steven Corbet e Carrington B Williams (1943). «The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population». In: *The Journal of Animal Ecology*, pp. 42–58.

Gardiner, CW (2009). *Stochastic Process, A handbook for the natural and social sciences*. Springer, New York.

Hubbell, S. P. (1979). «Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest». In: *Science* 203.4387, pp. 1299–1309.

— (2001). *The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.

Kampen, N. V. (2007). *Stochastic processes in physics and chemistry*. North Holland, Amsterdam.

MacArthur, R. H. e E. 0. Wilson (1967). «The theory of island biogeography». In: *Monographs in Population Biology* 1.

McKane, Alan, David Alonso e Ricard V Solé (2000). «Mean-field stochastic theory for species-rich assembled communities». In: *Physical Review E* 62.6, p. 8466.

Pigolotti, Simone et al. (2005). «Species lifetime distribution for simple models of ecologies». In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102.44, pp. 15747–15751.

Polyanin, AD e VF Zaitsev (2002). «Handbook on Nonlinear Equations of Mathematical Physics: Exact Solutions». In: *Fizmatlit, Moscow* 432.

Preston, Frank W (1948). «The commonness, and rarity, of species». In: *Ecology* 29.3, pp. 254–283.

Redner, Sidney (2001). *A guide to first-passage processes*. Cambridge University Press.

Sauer, JR, JE Hines e J Fallon (1966). «The North American breeding bird survey». In: *Results and analysis* 2003.

Volkov, Igor et al. (2003). «Neutral theory and relative species abundance in ecology». In: *Nature* 424.6952, pp. 1035–1037.

— (2007). «Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs». In: *Nature* 450.7166, pp. 45–49.