UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia "Galileo Galilei"

Corso di Laurea in Fisica

Tesi di Laurea

Auto-organizzazione e pattern evolutivi in modelli ecologici competitivi

Relatore
Prof. Amos Maritan

Laureando
Carlo Andreas Passarini

Anno Accademico 2024/2025

Indice

Introduzione **2**

1 Analisi Teorica **3**

1.1 Analisi lineare di stabilità delle soluzioni stazionarie 5

1.2 Generalizzazione a un *niche axis* non omogeneo 7

1.3 Configurazione dei cluster lungo il *niche axis* 8

2 Analisi Numerica **14**

2.1 Condizioni al Contorno 14

2.2 Ulteriori variazioni nell'implementazione numerica 16

2.3 Ruolo dell'autointerazione nella stabilizzazione dei cluster 18

2.4 Numero di specie all'equilibrio 19

3 Evidenze Sperimentali **22**

Conclusione **24**

Introduzione

Un problema classico dell'ecologia è quello di spiegare la presenza in natura di un numero molto elevato di specie [1]. Assumendo che solo un certo numero di specie possano convivere in un ecosistema, e che specie simili tra loro siano maggiormente in competizione, cosicché nel lungo termine solo quella in grado di sfruttare meglio le risorse sopravviverà (il principio della *competitive exclusion* [2]), ci si potrebbe aspettare che un ecosistema stabile dovrebbe essere composto di un certo numero di specie sufficientemente diverse tra loro e nel complesso in grado di coprire il maggior numero possibile di nicchie. Questo fenomeno, detto *limiting similarity* [3], seppur importante non esaurisce la complessità degli ecosistemi reali, dove spesso si osserva un'abbondanza di specie simili tra loro.
Sono state proposte diverse spiegazioni per questo comportamento: ad esempio, le nicchie di specie apparentemente simili potrebbero essere in realtà differenti sotto aspetti difficili da notare; oppure meccanismi come la predazione [4, 5], o la variabilità dell'ambiente [6, 7, 8] potrebbero favorire la coesistenza di specie simili; infine si può considerare l'idea alla base della *neutral theory* [9, 10], ossia che specie sufficientemente simili non abbiano modo di imporsi l'una sull'altra.

In questa tesi ci si propone di studiare in che modo un fenomeno come quello appena descritto possa emergere spontaneamente da un modello puramente competitivo, ossia tale per cui l'abbondanza di una specie influisce negativamente sulla crescita delle altre. Nel Capitolo I verrà introdotto il modello matematico utilizzato, ossia il modello di Lotka-Volterra competitivo a N specie (LVCM), e verranno studiate le condizioni necessarie alla creazione di cluster di specie simili su uno spazio di nicchia unidimensionale. Nel Capitolo II si studierà il sistema tramite simulazioni numeriche stabilendo anche la robustezza dei risultati rispetto a diversi metodi di implementazione delle condizioni al contorno. Infine, nel Capitolo III si darà una panoramica delle osservazioni sperimentali a supporto dei risultati ottenuti.

Capitolo 1

Analisi Teorica

In questo capitolo, dopo aver introdotto il modello matematico utilizzato per rappresentare l'interazione competitiva tra specie, verranno presentate alcune condizioni teoriche che portano alla presenza di cluster di specie simili. Consideriamo un ecosistema di N specie e introduciamo il modello di Lotka-Volterra competitivo (LVCM), dato dalle equazioni:

$$\dot{n_i} = r_i\, n_i \left(1 - \frac{1}{K_i} \sum_{j=1}^{N} \alpha_{ij} n_j\right) \qquad i = 1,\ ..., N \tag{1.1}$$

dove n_i è l'abbondanza della specie i, r_i è il tasso di crescita della specie i, K_i è la capacità portante della specie i, e α_{ij} è il coefficiente di interazione competitiva tra le specie i e j. Da notare che le equazioni così scritte contengono anche un termine di auto-interazione dato da α_{ii}, e che non necessariamente si ha $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$.
Caratterizziamo inoltre le specie come punti in uno spazio astratto detto *niche space*, nel nostro caso unidimensionale, in cui il valore della coordinata x_i rappresenta un qualche tratto fenotipico (grandezza del corpo, temperatura corporea, etc.). Inizialmente consideriamo il *niche axis* come un intervallo $[0,\, L]$ con condizioni al contorno periodiche, in modo che ogni specie abbia un egual numero di concorrenti in entrambe le direzioni (si veda il Capitolo 2 per una discussione più approfondita sulle condizioni al contorno). Si può rappresentare la nicchia di una certa specie con una funzione $g_i(x)$ sul *niche axis*, ad esempio una gaussiana:

$$g_i(x) = \sqrt{\frac{2}{\pi R^2}}\; e^{-2\left(\frac{x-x_i}{R}\right)^2} \tag{1.2}$$

dove R indica la larghezza della nicchia, dunque il range tipico di interazione. Assumendo che l'intensità della competizione tra due specie dipenda dalla sovrapposizione tra le rispettive nicchie, possiamo calcolare i coefficienti α_{ij} come:

$$\alpha_{ij} = \frac{\int dx\, g_i(x) g_j(x)}{\int dx\, g_i^2(x)} = e^{-\left(\frac{x_i - x_j}{R}\right)^2} \tag{1.3}$$

Più in generale, possiamo definire una funzione decrescente e non negativa $g(y)$, detta kernel di interazione, e calcolare i coefficienti di interazione come[1]:

$$\alpha_{ij} = g(|x_i - x_j|) \tag{1.4}$$

così facendo i coefficienti saranno tutti positivi e specie simili interagiranno più intensamente rispetto a specie lontane nel *niche axis*.
Una classe di kernel importanti che permette di esemplificare i risultati che saranno ottenuti in seguito è quella dei kernel esponenziali:

$$g_m^R(y) = \exp\left[-(y/R)^m\right] \tag{1.5}$$

da cui, per $m = 2$, si ottiene il kernel gaussiano di equazione 1.3. A questo punto è utile effettuare una prima simulazione numerica del sistema 1.1. In Figura 1.1 sono riportati i risultati ottenuti variando il kernel di interazione. Queste simulazioni sono svolte con $N = 200$ specie distribuite casualmente su un *niche axis* di lunghezza $L = 1$, con $r_i = 1$, $K_i = 10$, $n_i(0) = 0.01\ \forall i$ e il sistema viene integrato per tempi sufficientemente lunghi (indicati nella didascalia) in modo da esibire le proprietà qualitative rilevanti alla discussione che segue (ulteriori simulazioni effettuate variando questi parametri e le condizioni iniziali sono presentate e discusse nel Capitolo 2). Il solver utilizzato è ode45 di MATLAB_R2024B. Per $m = 1$ si osserva come le specie occupino l'intero *niche axis*, mentre per $m = 4$ si osserva una soluzione "a pettine" (d'ora in avanti detta *delta comb*), con sole quattro specie sopravvissute ed approssimativamente equidistanti. Per il kernel gaussiano ($m = 2$) invece si osserva una fase transiente molto lunga in cui le specie si organizzano in cluster lungo l'asse, e necessitano di moltissimi timestep in più per approcciare lo stato a *delta comb* osservato in precedenza. Ulteriori simulazioni mostrano che per $m < 2$ e $m > 2$ il comportamento del sistema è qualitativamente simile rispettivamente a $m = 1$ e $m = 4$, dunque il kernel gaussiano sembrerebbe essere un caso limite che separa i due tipi di andamento.

[1] Nel caso di condizioni al contorno periodiche l'argomento della funzione g diventa $\min\{|x_i - x_j|; L - |x_i - x_j|\}$

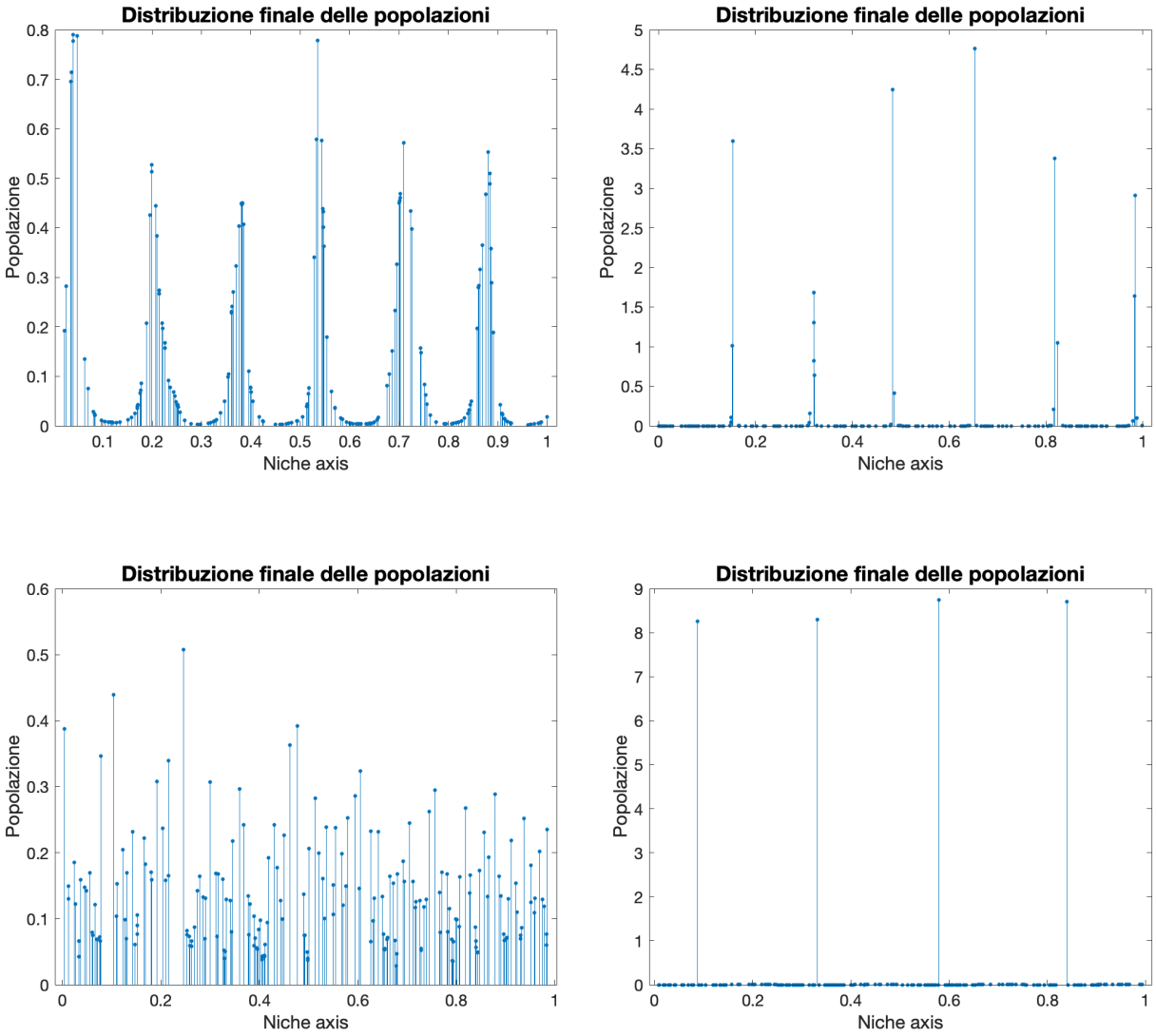

Figura 1.1: Risultati delle simulazioni del sistema 1.1 con $N = 200$ specie distribuite casualmente sull'asse di nicchia di lunghezza $L = 1$, con $r = 1$ e $K_i = 10 \ \forall i$. Nei pannelli in alto sono mostrate due simulazioni con kernel gaussiano $g_2^{0.2}$, come definito in (1.5), rispettivamente dopo $2 \cdot 10^4$ e $1 \cdot 10^5$ timestep. In basso i risultati dopo $2 \cdot 10^4$ timestep di: a sinistra il kernel $g_1^{0.2}$, a destra $g_4^{0.2}$.

1.1 Analisi lineare di stabilità delle soluzioni stazionarie

Per spiegare questo tipo di comportamento si può studiare la stabilità delle soluzioni stazionarie di una versione continua del sistema 1.1, che descrive l'evoluzione di una funzione $\psi(x,t)$:

$$\dot{\psi}(x,t) = r\,\psi(x,t)\left(1 - \frac{1}{K(x)}\int dy\; g(|x-y|)\psi(y,t)\right) \tag{1.6}$$

le due visioni sono equivalenti in quanto questa equazione si può ottenere da 1.1 considerando il limite di molte specie interagenti e vicine, mentre il sistema originale si recupera dalla 1.6 considerando una funzione del tipo:

$$\psi(x,t) = \sum_{j=1}^{N} n_j(t)\,\delta(x - x_j) \tag{1.7}$$

Si cercano ora le soluzioni stazionarie di 1.6 imponendo $\dot{\psi}(x,t) = 0$. Per tutti i punti in cui $\psi(x) \neq 0$ otteniamo la condizione:

$$K(x) = \int dy\, g(|x-y|)\psi(y,t) \tag{1.8}$$

Mentre, dal momento che $\dot{\psi}(x) \propto \psi(x)$, la dinamica preserva tutti i punti tali che $\psi(x,0) = 0$. Inizialmente facciamo l'ipotesi che il *niche axis* sia omogeneo, ossia: $K(x) = K_0$. Una prima classe di soluzioni sono quelle del tipo 1.7, con n_j fissati tali che:

$$\sum_{j=1}^{N} n_j\, g(|x_i - x_j|) = K(x_i) = K_0 \qquad \forall\, i = 1,\, ...,\, N \tag{1.9}$$

Definendo $\hat{g}_0 = \int dy\, g(y)$ si trova un'altra soluzione stazionaria, l'unica costante e non nulla su tutto l'asse, che rappresenta la coesistenza di tutte le possibile specie senza che nessuna si imponga sulle altre:

$$\psi_0(x) = \frac{K_0}{\hat{g}_0} \tag{1.10}$$

Si può studiare la stabilità di questa soluzione introducendo una piccola perturbazione: $\psi(x,t) = \psi_0 + \delta\psi(x,t)$. Sostituendo in 1.6 e scartando i termini quadratici in $\delta\psi$ si ottiene:

$$\dot{\delta\psi} = -r\frac{\psi_0}{K_0}\int dy\, g(|x-y|)\delta\psi(y,t) \tag{1.11}$$

scrivendo la perturbazione in serie di Fourier $\delta\psi(x,t) = \sum_q \hat{\delta\psi}_q(t)\, e^{iqx}$ e ricordando che la convoluzione al secondo membro diventa un prodotto nello spazio delle q si ottiene, sfruttando la 1.10:

$$\partial_t \hat{\delta\psi}_q = -r\frac{\hat{g}_q}{\hat{g}_0}\hat{\delta\psi}_q \tag{1.12}$$

definendo poi $\lambda_q = -r\hat{g}_q/\hat{g}_0$ la soluzione della 1.12 risulta:

$$\hat{\delta\psi}_q(t) = \hat{\delta\psi}_q(0)\, e^{\lambda_q t} \tag{1.13}$$

Dunque quando $\lambda_q > 0$ per qualche valore di q, la soluzione 1.10 risulta instabile rispetto all'introduzione di una perturbazione, e vengono a crearsi dei pattern come quelli osservati nelle simulazioni. Dalla definizione di λ_q notiamo che la soluzione ψ_0 è stabile se la trasformata di Fourier del kernel è definita positiva, ossia se $\hat{g}_q > 0 \ \ \forall q$.
Considerando i kernel esponenziali g_m^R di equazione 1.5 si trova che la condizione affinché la trasformata sia definita positiva è $0 \leq m \leq 2$, mentre per $m > 2$ ciò non accade e la soluzione è instabile [11]. In particolare, il kernel gaussiano con $m = 2$ è un caso limite, dunque potrebbe dare origine a risultati non robusti rispetto a differenti metodi di implementazione della simulazione numerica (ad esempio variazione nelle condizioni a contorno, o introduzione di effetti secondari come diffusione nel *niche axis* [12]). In effetti, nonostante la soluzione omogenea dovrebbe risultare stabile per questo kernel, nelle simulazioni precedenti esso ha dato origine a pattern transienti molto lunghi prima di stabilizzarsi in una soluzione di tipo *delta comb*.

1.2 Generalizzazione a un *niche axis* non omogeneo

A questo punto possiamo rilassare l'ipotesi non realistica di omogeneità del *niche axis* e considerare un kernel di interazione simmetrico, ossia $g(x, y) = g(y, x)$ (generalizzazione del caso precedente, che si recupera se $g(x, y) = g(|x - y|)$). Sotto queste ipotesi definendo:

$$V[\psi] = -\int dy\, K(y)\psi(y,t) + \frac{1}{2}\iint dy\, dz\, g(y,z)\psi(y,t)\psi(z,t) \tag{1.14}$$

si può riscrivere l'equazione 1.6 in forma potenziale:

$$\dot{\psi}(x,t) = -r\frac{\psi(x,t)}{K(x)}\frac{\delta V[\psi]}{\delta\psi(x)} \tag{1.15}$$

Chiamiamo ψ_0^N la soluzione stazionaria non nulla data dalla condizione $\frac{\delta V[\psi]}{\delta\psi} = 0$, che risulta equivalente alla 1.8 sostituendo $g(x, y)$. Assumendo che $K(x)$ sia positivo mostriamo che $\dot{V}[\psi] < 0$:

$$\dot{V}[\psi] = \int dx \frac{\delta V[\psi]}{\delta\psi(x)}\dot{\psi}(x)$$

da cui, sfruttando la 1.15, si ottiene:

$$\dot{V}[\psi] = -\int dx \left(\frac{\delta V[\psi]}{\delta \psi(x)}\right)^2 \frac{\psi(x,t)}{K(x)} \leq 0 \tag{1.16}$$

dove l'uguaglianza vale solo per ψ_0^N. Dunque V è una funzione di Lyapunov per il sistema considerato. Se inoltre il kernel $g(x,y)$ definisce una forma quadratica definita positiva, ossia: $\int dy\, dx\, \psi(x) g(x,y) \psi(y) \geq 0 \;\; \forall \psi$, allora $V[\psi]$ è strettamente convesso e ammette un solo minimo, ossia ψ_0^N, che risulta essere un attrattore globale della dinamica, quindi una soluzione globalmente stabile, per condizioni iniziale ovunque non nulle. Questa condizione sul kernel è una generalizzazione al caso di nicchia non omogenea della precedente condizione di stabilità $\hat{g}_q > 0$, e mostra che, a patto che $g(x,y)$ e $K(x)$ siano tali che una soluzione come ψ_0^N esiste, la sua stabilità dipende unicamente dal kernel e non da $K(x)$.
Nel caso di kernel del tipo $g(|x-y|)$ una condizione sufficiente per l'esistenza di una soluzione di questo tipo è che le trasformate di Fourier $\hat{K}_q$ e $\hat{g}_q$ esistano e portino a densità di popolazioni positive. In tal caso la trasformata di Fourier della soluzione si può scrivere esplicitamente come:

$$\hat{\psi_0^N}_q = \frac{\hat{K}_q}{\hat{g}_q} \tag{1.17}$$

infatti partendo dalla condizione 1.8 è sufficiente riscrivere $K(x) = \sum_q \hat{K}_q e^{iqx}$ e sostituire la convoluzione a secondo membro con il prodotto $\hat{g}_q \hat{\psi_0^N}_q$ per ottenere la forma della 1.17. Per una $K(x) = K_0$, la soluzione ψ_0^N si riduce alla ψ_0 di equazione 1.10, che esiste sempre.

1.3 Configurazione dei cluster lungo il *niche axis*

Tornando ad analizzare il LVCM discreto, è possibile calcolare il numero dei picchi che appaiono nelle soluzioni di tipo *delta comb*, seguendo l'approccio di [13]. Consideriamo $K_i = K_0$ costante per ogni specie, $r_i = 1$ e $L = 1$, consideriamo inoltre $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$. In maniera analoga a quanto fatto nella Sezione 1.1, si può analizzare la stabilità di una soluzione stazionaria del sistema 1.1 del tipo $n_i = n^* \;\; \forall\, i$. Si introduce una piccola perturbazione $n_i(t) = n^* + p_i(t)$ e si sostituisce in 1.1 mantenendo solo i termini lineari in $p(t)$, infine si ottiene:

$$\dot{p_i} = -\frac{n^*}{K_0} \sum_{j=1}^{N} \alpha_{ij}\, p_i(t) \tag{1.18}$$

Si può definire la matrice di interazione:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} \alpha_{11} & \cdots & \alpha_{1N} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \alpha_{N1} & \cdots & \alpha_{NN} \end{bmatrix} \tag{1.19}$$

e riscrivere la 1.18 in forma vettoriale:

$$\dot{\mathbf{p}} = -\frac{n^*}{K_0}\,\mathbf{A}\,\mathbf{p}(t) \tag{1.20}$$

che integrata dà:

$$\mathbf{p}(t) = e^{-\frac{n^*}{K_0}\mathbf{A}t}\,\mathbf{p}(0) \tag{1.21}$$

Denotiamo gli autovalori di $\mathbf{A}$ con λ_i e i relativi autovettori con $\mathbf{v}^i$. Dunque si può riscrivere la 1.21 come: $p_i(t) = e^{-\frac{n^*}{K_0}\lambda_i t} p_i(0)$, quindi per t molto grande l'andamento di $\mathbf{p}(t)$ sarà dominato da quello dell'autovettore $\mathbf{v}^s$ associato all'autovalore minimo λ_s[2], ossia: $\mathbf{p}(t) \simeq e^{-\frac{n^*}{K_0}\lambda_s t}\mathbf{v}^s$. A questo punto si può riscrivere il sistema 1.1 come: $\dot{n}_i = -\frac{n_i(t)}{K_0}\sum_j \alpha_{ij}\, p_j(t)$, da cui, definendo $\ln \mathbf{n}$ come il vettore delle componenti $\ln n_i$: $\partial_t \ln \mathbf{n} = -\frac{1}{K_0}\mathbf{A}\mathbf{p}(t) = -\frac{\lambda_s}{K_0}\mathbf{p}(t) \simeq -\frac{1}{K_0}e^{-\frac{n^*}{K_0}\lambda_s t}\lambda_s \mathbf{v}^s$. Da ciò si ottiene, per tempi grandi:

$$n_i(t) \propto n_i(0)\, e^{-\lambda_s \mathrm{v}_i^s t} \tag{1.22}$$

In generale non esiste una soluzione analitica per gli autovalori della matrice $\mathbf{A}$, tuttavia nel caso di N specie equispaziate lungo il *niche axis*, cosicché $x_i = \frac{1}{N}(i-1)$, e considerando le condizioni al contorno periodiche, essa assume la forma di una matrice in cui tutte le righe sono permutazioni cicliche della prima:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} c_1 & c_2 & \cdots & c_{N-1} & c_N \\ c_N & c_1 & \cdots & c_{N-2} & c_{N-1} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ c_2 & c_3 & \cdots & c_N & c_1 \end{bmatrix} \tag{1.23}$$

dove, chiamando $g(y)$ il kernel di interazione e assumendo $x_1 = 0$, si ha $c_i = g(\min\{|x_1 - x_i|; 1 - |x_1 - x_i|\}) = g(\min\{x_i; 1 - x_i\}) = g(\frac{1}{N}(\tilde{\imath} - 1))$ dove $\tilde{\imath} = \min\{i, N + 2 - i\}$. Per una matrice di questo genere sono noti gli autovalori e

[2]Nel caso in esame, la matrice $\mathbf{A}$ è simmetrica perciò ha N autovalori reali, tuttavia il metodo di analisi utilizzato funziona anche per autovalori complessi, prendendo come λ_s l'autovalore con parte reale minore

gli autovettori da [14]:

$$\lambda_k = \sum_{j=1}^{N} c_j \, e^{2\pi i (k-1) x_j} = \sum_{j=1}^{N} c_j \, e^{\frac{2\pi i}{N}(k-1)(j-1)} \qquad k = 1, \dots, N \tag{1.24}$$

$$\mathrm{v}_j^k = \frac{1}{\sqrt{N}} \left[\cos\left(\frac{2\pi(k-1)(j-1)}{N} \right) + \sin\left(\frac{2\pi(k-1)(j-1)}{N} \right) \right] \tag{1.25}$$

Sfruttando la 1.22 e il risultato appena ottenuto, si deduce che il numero di cluster sarà uguale al numero di massimi dell'autovettore dominante, ossia quello con autovalore (negativo) minimo. A questo punto è possibile, al variare del kernel g, trovare l'indice $k = s$ che minimizza la 1.24, ossia quello corrispondennte a λ_s e, nel caso quest'ultimo sia negativo, trovare il numero di picchi di $\mathbf{v}^s$, che è pari a $s - 1$. Si può inoltre confrontare l'andamento dato dalla 1.22 con la distribuzione ottenuta tramite simulazione. In Figura 1.2 sono riportati i grafici dei valori di λ_s e del suo indice s per il kernel gaussiano g_2^R e per g_4^R al variare di R e del numero di specie N. Dai grafici si osserva come il valore dell'indice s smetta di dipendere da N dopo una certa soglia. Questo perché la dinamica di N specie può mostrare al massimo $N/2$ cluster, corrispondenti ai picchi dell'autovettore $\mathbf{v}^s$ (ad ogni picco infatti deve corrispondere anche una valle), dunque se il numero di picchi è superiore a $N/2$ non si potranno osservare tutti. Inoltre si osserva come, a meno di valori di N piccoli, λ_s sia sempre negativo, condizione per osservare i cluster. In Figura 1.3 sono riportati i valori di λ_s e del suo indice in particolare per $N = 200$, interessante in questo caso è che per il kernel gaussiano si ha sempre s dispari, dunque sempre un numero pari di picchi. Inoltre per R sufficientemente piccolo, si ha che λ_s resta negativo ma diventa molto vicino a 0, questo comporta un rallentamento critico della dinamica, che necessita di tempi lunghissimi per discostarsi dalla soluzione di equilibrio ed esibire i cluster.

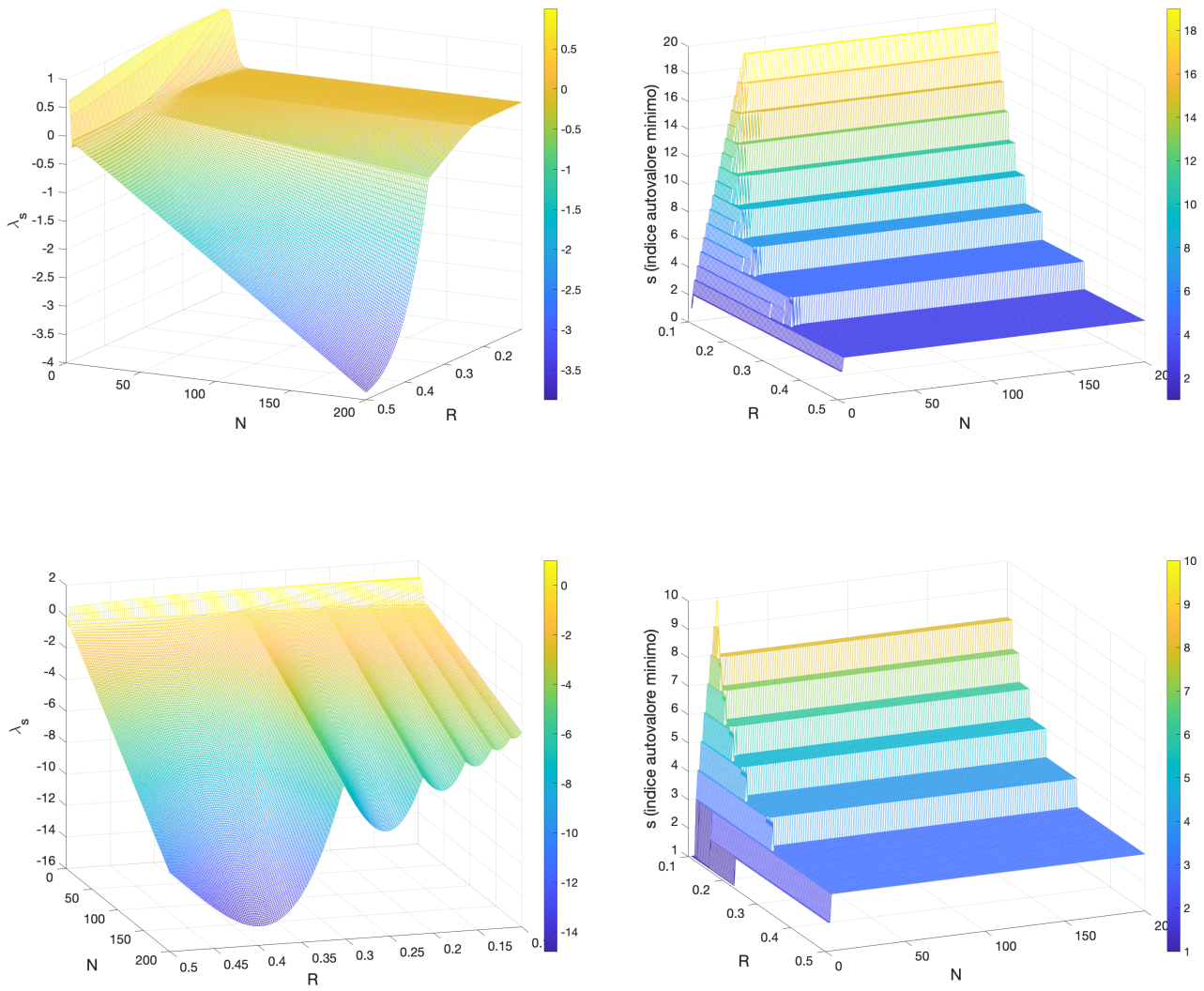

Figura 1.2: Valori calcolati analiticamente con la 1.24 dell'autovalore minimo λ_s della matrice $\mathbf{A}$ e del suo indice s al variare di R e N per il kernel g_2^R (in alto) e g_4^R (in basso). Si osserva come in entrambi i casi, dopo un certo valore di N, il valore di s smette di dipendere da N. Per quanto riguarda λ_s, esso diventa positivo (condizione per non avere clustering) solo per valori di N molto piccoli.

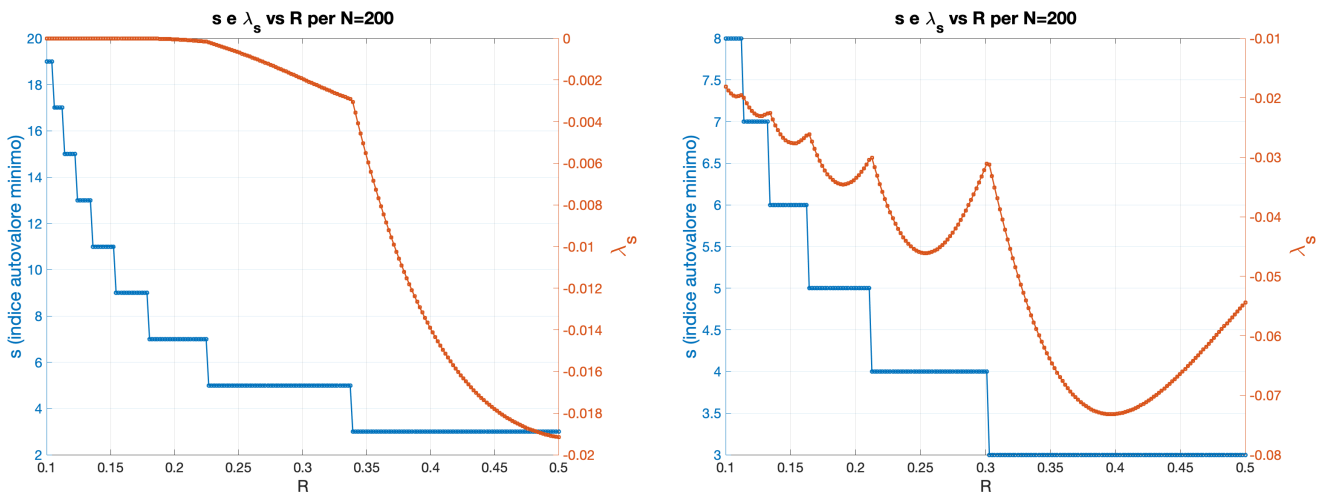

Figura 1.3: Valori calcolati analiticamente con la 1.24 dell'autovalore minimo λ_s (diviso per N) della matrice $\mathbf{A}$ e del suo indice s al variare di R nel caso $N = 200$ per il kernel g_2^R (sinistra) e g_4^R (destra). Si osserva come per valori sufficientmente piccoli di R, nel caso di g_2^R, λ_s tenda a 0, il che porta ad un rallentamento critico della dinamica.

Da notare che, a differenza della trattazione fatta nelle sezioni precedenti con l'equazione continua 1.6, si ottengono autovalori negativi per la matrice $\mathbf{A}$ anche per esponenti $1 < m < 2$, ma solo per valori di R sufficientemente grandi, dunque anche in questi casi ci si aspetta clustering. Tuttavia questi autovalori sono molto piccoli anche rispetto al caso $m = 2$, perciò la scala di tempi necessaria per ottenere i cluster è molto più grande dei casi precedenti.

Infine, in Figura 1.4 si possono osservare i confronti tra l'approssimazione analitica 1.22 e la simulazione con $N = 200$ specie equispaziate. Si osserva che l'accordo è buono, specialmente per tempi lunghi, e l'appossimazione analitica è in grado di catturare anche il regime transiente nel caso gaussiano. Se invece di specie equispaziate si considerano specie distribuite casualmente, il numero di cluster dato dall'approssimazione analitica rimane corretto ma il loro posizionamento si discosta leggermente da quello dato dalla 1.22.

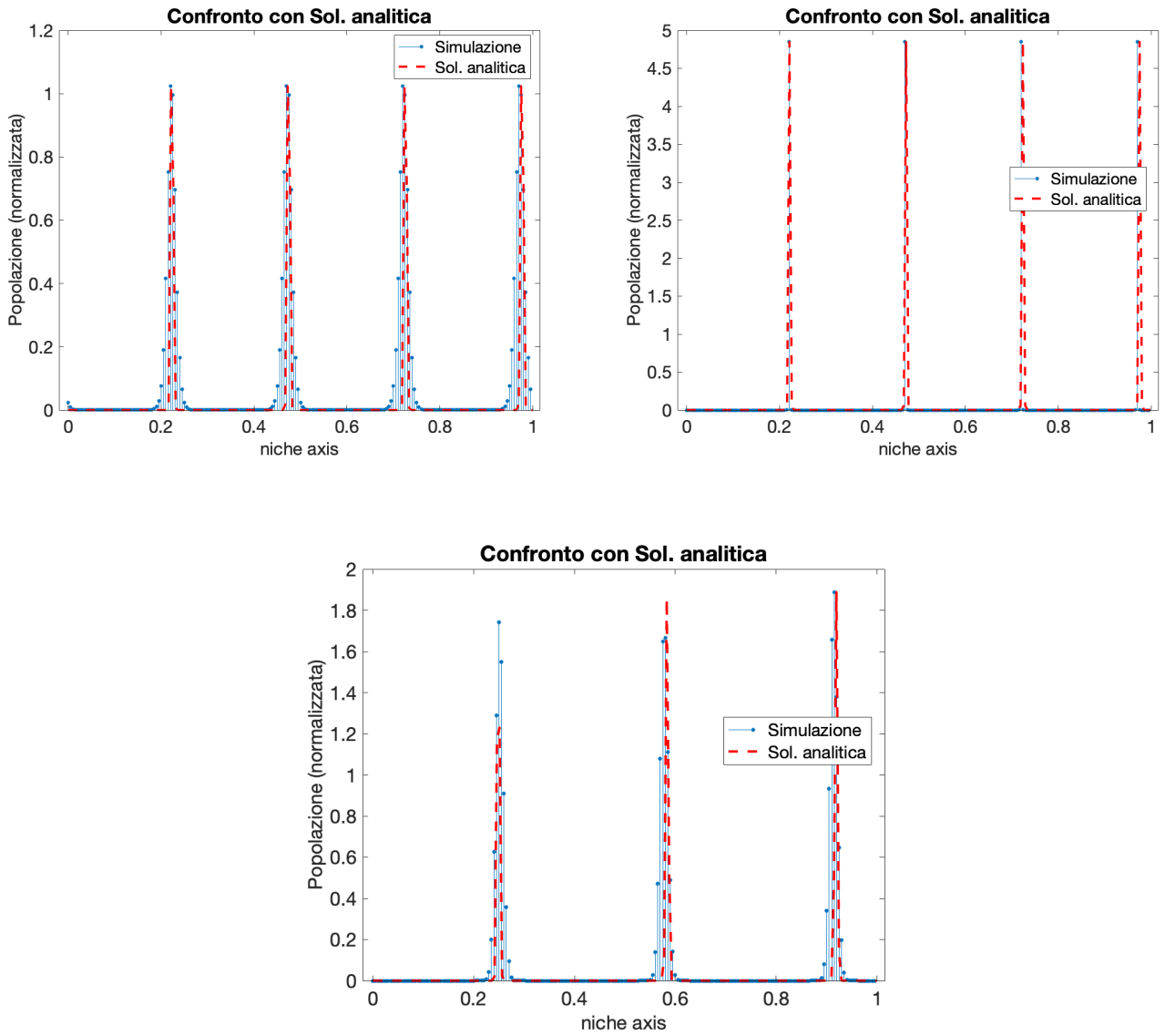

Figura 1.4: Confronto tra l'andamento teorico per tempi grandi dato dalla 1.22 (in rosso) e la simulazione di $N = 200$ specie equispaziate (la soluzione analitica è riscalata per avere il massimo pari a quello della simulazione, in quanto siamo interessati solo alla forma delle soluzioni). In alto è mostrato il caso di kernel gaussiano $g_2^{0.3}$ dopo rispettivamente 10000 e 20000 timestep; in basso il kernel $g_4^{0.3}$ dopo 1000 timestep. L'accordo tra la soluzione analitica e la simulazione è buono, e migliora per tempi grandi, come atteso. Inoltre nel caso del kernel gaussiano la soluzione analitica riesce a riprodurre bene anche la forma dei cluster nel transiente prima di arrivare alla *delta comb*.

Capitolo 2

Analisi Numerica

In questo capitolo ci si concentra sullo studio del LVCM tramite simulazioni numeriche, trattando la robustezza dei risultati precedenti rispetto a differenti implementazioni delle condizioni al contorno e variazioni nei parametri del sistema.

2.1 Condizioni al Contorno

Nel capitolo precedente è stato utilizzato un *niche axis* circolare, definito tramite l'imposizione di condizioni al contorno periodiche, ossia considerando come distanza tra due specie x_i e x_j il minimo tra $|x_i - x_j|$ e $L - |x_i - x_j|$. Questa scelta, necessaria per affrontare analiticamente il problema, rappresenta una condizione in cui tutte le specie hanno un numero uguale di concorrenti in entrambe le direzioni e il *niche axis* è virtualmente infinito.

Al fine di indagare la robustezza dei risultati precedenti, si vuole considerare ora il caso più realistico di un asse finito di lunghezza $[0, L]$. Detto $g(y)$ il kernel di interazione, i coefficienti di competizione risultano essere:

$$\alpha_{ij} = \frac{\int_0^L g(x - x_i) g(x - x_j) dx}{\int_0^L g^2(x - x_i) dx} \tag{2.1}$$

Simulando il sistema usando i kernel esponenziali di equazione 1.5 si trova che il clustering si verifica per ogni esponente $m > 1$, sebbene presenti delle differenze qualitative con i casi precedenti. Innanzitutto i cluster vicino ai bordi dell'asse presentano meno specie, ciascuna con un'abbondanza più elevata, e approcciano più rapidamente una configurazione a *delta comb* rispetto a quelli vicini al centro. Questo perché per le specie vicino agli estremi una porzione significativa della nicchia si estende oltre il dominio non contribuendo alla competizione, portando a minore pressione competitiva complessiva (i.e. coefficienti più piccoli), e a un'interazione

significativa limitata alle poche specie vicine. Si nota inoltre che il numero di cluster è minore rispetto ai casi precedenti, solitamente di una unità. In Figura 2.1 è riportata una simulazione fatta usando lo stesso kernel di Figura 1.1 (a sinistra), che esemplifica queste differenze.

Come accennato nel capitolo precedente per il *niche axis* circolare, anche considerando l'asse finito è necessario selezionare un valore di R sufficientemente elevato per osservare clustering se $1 < m < 2$. Per R piccoli però, a differenza del caso precedente, ora non si osserva che le specie occupano tutto l'asse, ma si formano due cluster ai bordi e una parte continua dove convivono molte specie al centro. Un caso del genere è illustrato in Figura 2.1.

Con questo tipo di implementazione, il problema agli autovalori della matrice di interazione $\mathbf{A}$ non è più risolvibile analiticamente e, non essendo $\mathbf{A}$ simmetrica, ammette anche autovalori complessi. Lo stato finale del sistema non è dominato dall'autovettore con parte reale minore e gli autovalori sono più piccoli in modulo rispetto ai casi precedenti. Dunque il clustering in questo caso potrebbe essere causato da meccanismi differenti rispetto a quelli discussi in precedenza. In ogni caso se ne conclude che considerare un asse ecologico finito non solo mantiene il clustering, ma lo facilita.

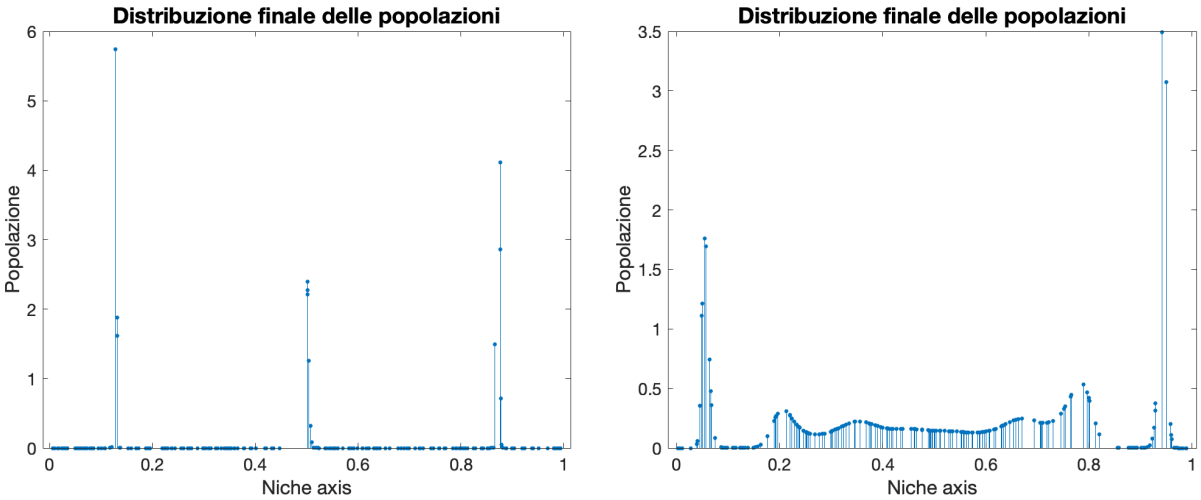

Figura 2.1: Risultati di una simulazione del sistema 1.1 con $N = 200$ specie distribuite casualmente sull'asse di nicchia di lunghezza $L = 1$, con $r = 1$ e $K_i = 10 \ \forall i$. A sinistra: dopo $2 \cdot 10^4$ timestep con il kernel $g_4^{0.2}$ e i coefficienti calcolati con la 2.1. Rispetto al caso di Figura 1.1, dove i coefficienti sono calcolati con la 1.4, si osserva un cluster in meno e i cluster laterali più piccati. A destra: dopo 1000 timestep con il kernel $g_{1.5}^{0.1}$ e i coefficienti calcolati con la 2.1. Si osserva come appaiono due cluster laterali e una parte centrale in cui convivono diverse specie.

2.2 Ulteriori variazioni nell'implementazione numerica

Altre simulazioni mostrano come, per entrambi i tipi di condizioni al contorno, cambiamenti nelle condizioni iniziali non portino a variazioni qualitative nella dinamica del sistema: il numero di cluster che appare rimane invariato. In effetti, limitandosi al caso in cui si osserva clustering e osservando l'abbondanza delle popolazioni in funzione del tempo, si osserva che, a prescindere dalle condizioni iniziali, dopo tempi molto corti rispetto a quelli necessari per raggiungere la condizione di equilibrio, tutte le simulazioni raggiungono stati simili, in cui tutte le specie hanno circa la stessa abbondanza relativa, per poi procedere verso lo stato stazionario a *delta comb*. Similmente, cambiando il tasso di crescita r_i non si osservano differenze qualitative nella dinamica e nello stato finale raggiunto. Ciò conferma che le proprietà rilevanti del LVCM dipendono piuttosto dai termini tra parentesi in 1.1, che non da r_i.

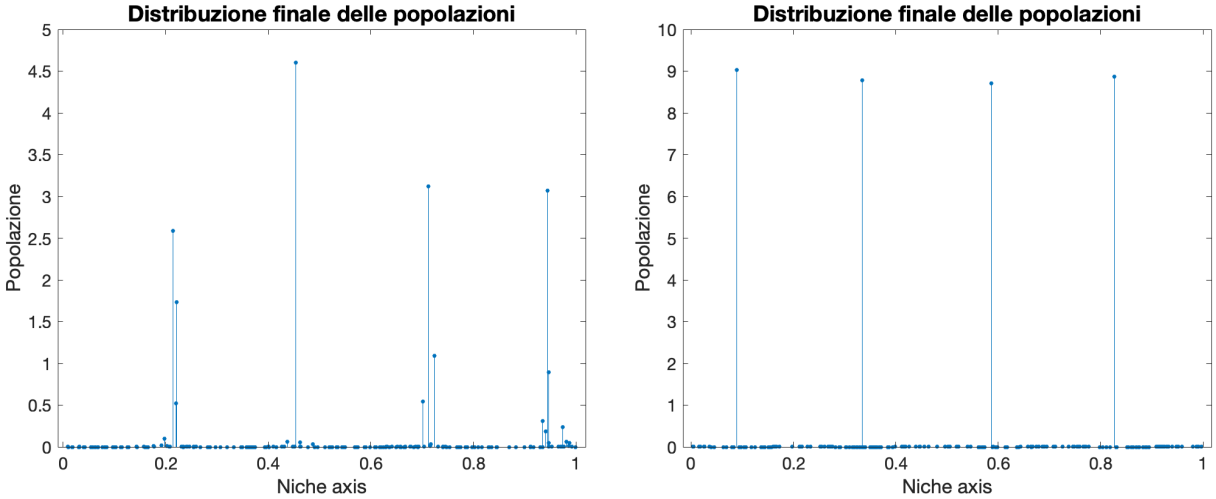

Figura 2.2: Risultati di una simulazione del sistema 1.1 con $N = 200$ specie distribuite casualmente sull'asse di nicchia di lunghezza $L = 1$, con $r = 1$, dopo $2 \cdot 10^3$ timestep. A sinistra: $K_i \in [9.95; 10.05]$ (estratto casualmente) con il kernel $g_2^{0.3}$, si osserva clustering ma, rispetto al caso di K_i uniforme (si veda Figura 1.1), la dinamica è molto più veloce e i cluster sono meno definiti, inoltre diminuendo R o aumentando il range in cui sono estratti i K_i il clustering scompare. A destra: $K_i \in [9.5; 10.5]$ (estratto casualmente) con il kernel $g_4^{0.2}$, nonostante la variazione di $K(x)$ non si osservano differenze qualitative rispetto al caso di Figura 1.1.

Per quanto riguarda la capacità portante, si osserva che variando in maniera casuale K_i attorno ad un valore K_0, il clustering si verifica comunque per variazioni sufficientemente piccole, mentre non si verifica per K_i troppo diverse. Si trova anche che più è alto l'esponente m o grande il range d'interazione R (quindi meno è piccato

il kernel di interazione), più il fenomeno di clustering è robusto rispetto a variazioni di K_i. In Figura 2.2 sono riportati alcune simulazioni che esemplificano quanto detto.

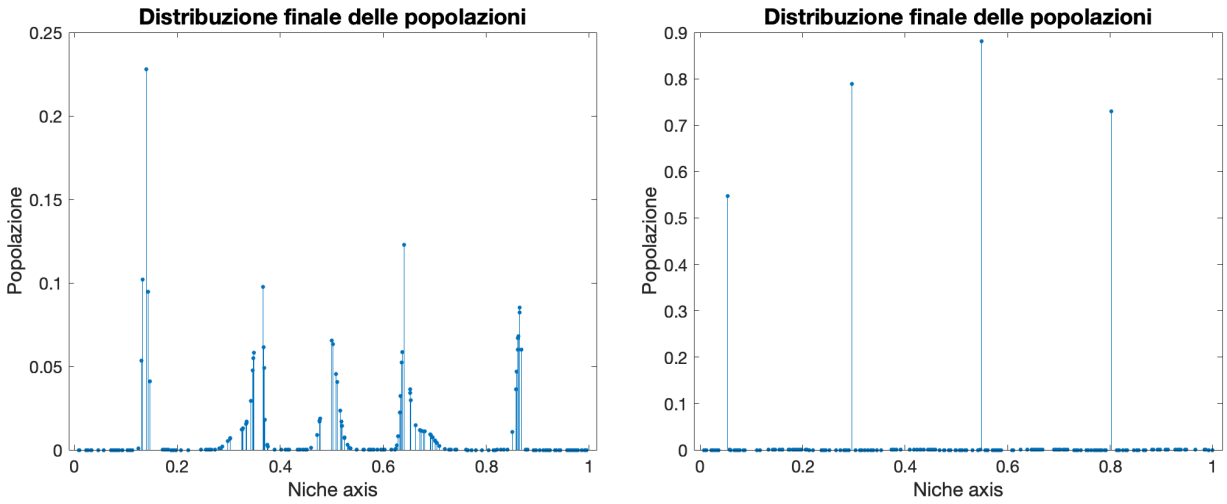

Figura 2.3: Risultati di una simulazione del sistema 1.1 con $N = 200$ specie distribuite casualmente sull'asse di nicchia di lunghezza $L = 1$, con $r = 1$ e $K(x_i) = \text{sech}(2x_i - 1)$, dopo $2 \cdot 10^4$ timestep. A sinistra: con il kernel $g_2^{0.2}$, si osserva clustering ma con differenze qualitative rispetto al caso di K_i uniforme (si veda Figura 1.1). A destra: con il kernel $g_4^{0.2}$, nonostante la variazione di $K(x)$ non si osservano differenze qualitative rispetto al caso di Figura 1.1.

Inoltre, per studiare l'ipotesi che il clustering si osservi come risposta alla presenza di nicchie ecologiche favorite dalle caratteristiche ambientali dell'ecosistema, è stato simulato il caso di una nicchia preesistente, scegliendo una funzione $K(x)$ continua lungo il *niche axis* e con un picco in corrispondenza dei valori della variabile di nicchia più favorevoli. Anche in questo caso però si osserva clustering, nonostante la distribuzione delle specie appaia in effetti influenzata. In Figura 2.3 è riportata una simulazione con la funzione $K(x) = \text{sech}(2x - 1)$. Da notare però che se la $K(x)$ favorisce troppo alcune specie rispetto ad altre, il clustering non si osserva e la distribuzione è in effetti guidata da nicchie preesistenti. Quest'ultimo risultato si può interpretare alla luce della discussione fatta nella sezione 1.2. Se si prendono sia $g(x)$ che $K(x)$ della forma data dalla 1.5 con $m = 2$, si ottiene che la soluzione globalmente stabile e attrattore della dinamica data da 1.17 esiste solo nel caso in cui il parametro R è maggiore per $K(x)$ che per $g(x)$, dunque se il kernel è più piccato della capacità portante. In conclusione, come atteso dalla discussione del capitolo precedente, la presenza dei cluster non dipende dalla natura della capacità portante $K(x)$, ammesso che non esistano nicchie troppo avvantaggiate o

specie troppo adatte all'ambiente.

Infine, sono state svolte simulazioni in cui le specie che raggiungono un'abbondanza minore di un certo limite vengono considerate estinte, ossia viene imposto $n_i = 0$. In questi casi la dinamica risulta più veloce (i.e. si raggiunge più rapidamente il *delta comb*) ma la distribuzione finale delle specie non presenta differenze qualitative. Se ne conclude che il fenomeno di clustering è robusto e indipendente dal modo in cui si svolge la simulazione numerica.

2.3 Ruolo dell'autointerazione nella stabilizzazione dei cluster

È stato osservato che aggiungere al sistema 1.1 un termine che limiti la crescita delle popolazioni sopra una certa soglia ha l'effetto di stabilizzare i cluster che si osservano nel transiente per il kernel gaussiano [15]. Questo effetto si può conseguire aumentando la forza dell'autointerazione, ad esempio aggiungendo una delta di Kronecker riscalata $a\delta_{y_0}$ ai kernel esponenziali di equazione 1.5. Così facendo si ottengono coefficienti di autointerazione $\alpha_{ii} = g_m^R(0) + a$, mentre gli altri α_{ij} rimangono invariati. Effettuando una simulazione con $a = 1$, i cui risultati sono riportati in Figura 2.4, per il kernel $g_1^{0.2}$ non si osservano cambiamenti significativi rispetto al caso $a = 0$ (si veda Figura 1.1), mentre per $g_4^{0.2}$ l'aggiunta dell'autointerazione porta ad una condizione di equilibrio caratterizzata da cluster. Ulteriori simulazioni mostrano che questo non dipende dalla singolarità introdotta dalla δ_{y_0}, ma avviene per ogni kernel sufficientemente piccato in $y = 0$.
Esistono numerosi processi naturali, come ad esempio la predazione, che possono portare ad un effetto di limitazione della crescita di specie numerose come quello considerato, ed è noto che questi effetti facilitano la coesistenza delle specie [15]. Il risultato sorprendente in questo caso è aver ottenuto, sulla base di un modello puramente competitivo, una condizione in cui specie simili risultano in grado di coesistere in cluster, separati da intervalli nei quali nessuna specie è in grado di insediarsi.

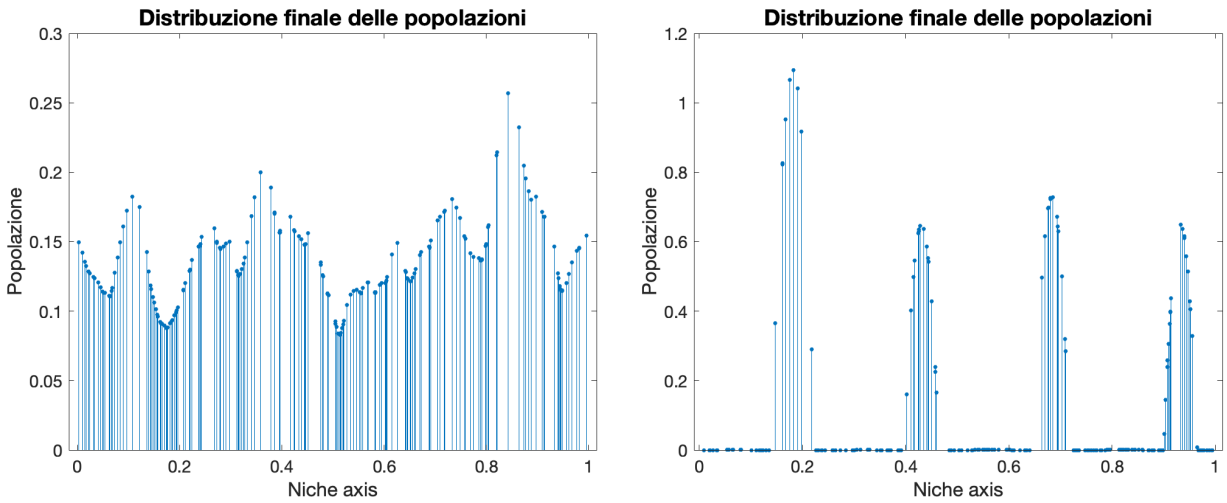

Figura 2.4: Risultati delle simulazioni del sistema 1.1 con $N = 200$ specie distribuite casualmente sull'asse di nicchia di lunghezza $L = 1$, con $r = 1$ e $K_i = 10 \ \forall i$, dopo $2 \cdot 10^4$ timestep. A sinistra il kernel $g_1^{0.2} + \delta_{y_0}$, a destra $g_4^{0.2} + \delta_{y_0}$.

2.4 Numero di specie all'equilibrio

Definendo un *threshold* n_T di estinzione per le specie, ossia un'abbondanza sotto la quale si impone $n_i = 0$ (si ricordi che la dinamica preserva tutti i punti di questo genere in quanto $\dot{n}_i \propto n_i$), è possibile indagare il numero di specie che sopravvivono all'equilibrio. Nei casi in cui la dinamica approccia uno stato a *delta comb* il numero di specie all'equilibrio non è altro che il numero di cluster che si osservano, in quanto sopravvive una sola specie per cluster.

Nei casi in cui non si verifica clustering invece, il numero di specie che sopravvivono dipende dal modo in cui si implementa la simulazione. Considerando il kernel g_1^R, se viene fissato un numero di specie N (distribuite casualmente sul *niche axis*) all'inizio della simulazione, come fatto nei casi precedenti, il numero di specie che sopravvive all'equilibrio decresce linearmente con R.

Si consideri ora il seguente meccanismo di immigrazione Poissoniano: si parte con un numero di specie N_0 e, man mano che la simulazione procede, se ne inseriscono di nuove, posizionate casualmente sull'asse e con una bassa abbondanza iniziale η, ad intervalli di tempo Δt estratti da una distribuzione esponenziale di tasso I. Se I è sufficientemente piccolo, la dinamica del sistema ha modo di rilassarsi dopo ogni evento di immigrazione. Infine, per assicurarsi che il sistema raggiunga uno stato stazionario, si interrompe l'immigrazione dopo un certo periodo di tempo. Così facendo, il numero di specie sopravvissute all'equilibrio dipende linearmente da $1/R$. Questi risultati sono illustrati in Figura 2.5

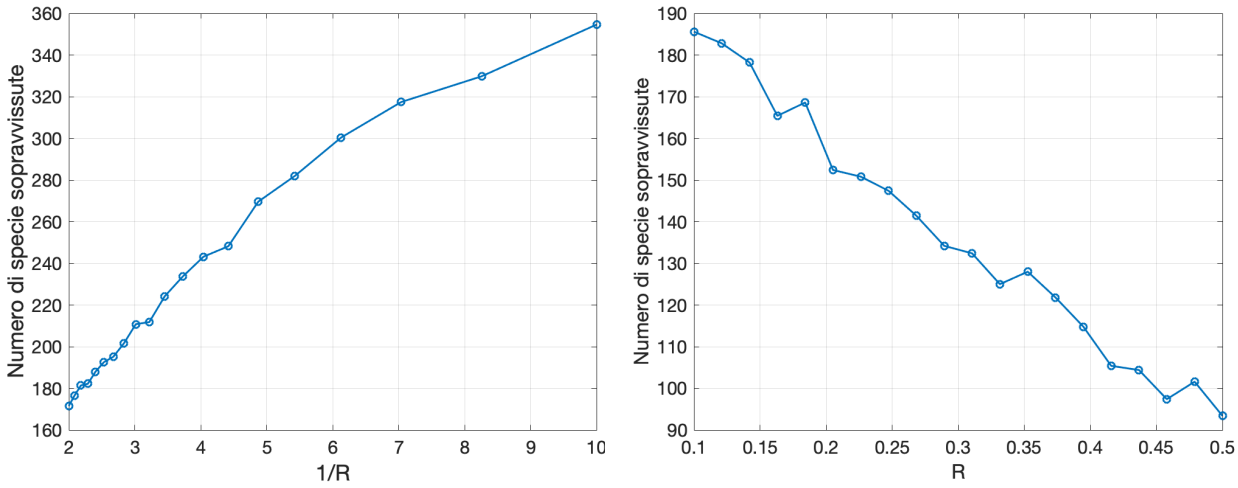

Figura 2.5: Numero di specie sopravvissute all'equilibrio con il kernel di interazione g_1^R e $n_T = 0.05$. A sinistra: in funzione di $1/R$, con meccanismo di immigrazione attivo. Ogni punto è ottenuto come media dei valori di 5 simulazioni con lo stesso R, ognuna della durata di $t = 2 \cdot 10^5$, con l'immigrazione attiva per $t \leq 10^5$; i parametri utilizzati sono $L = 1$, $r_i = 1$, $K_i = 10$, $N_0 = 50$ (distribuite casualmente sul *niche axis*) con $n_i(0) = 0.1$, $I = 0.004$, $\eta = 0.1$. A destra: in funzione di R, con meccanismo di immigrazione non attivo. Ogni punto è ottenuto come media dei valori di 5 simulazioni con lo stesso R, ognuna della durata di $t = 2 \cdot 10^5$; i parametri utilizzati sono $L = 1$, $r_i = 1$, $K_i = 10$, $N = 200$ (distribuite casualmente sul *niche axis*) con $n_i(0) = 0.1$.

Quando l'immigrazione non è attiva, lo stato di equilibrio che si raggiunge dipende unicamente dalla distribuzione iniziale delle specie lungo il *niche axis* e, guardando l'abbondanza delle popolazioni in funzione del tempo, si osserva che, per la maggior parte delle specie che si estinguono, ciò succede in tempi molto brevi. Questo perché, trovandosi molto vicine le une alle altre all'inizio della simulazione, le specie competono molto intensamente e la loro popolazione decresce, portandone alcune all'estinzione, il che fa diminuire la competizione e lascia modo alle specie sopravvissute di insediarsi. Al crescere di R, ogni specie compete fortemente con un numero maggiore delle specie vicine, dunque è naturale osservare una decrescita nelle specie che sopravvivono all'equilibrio.

Quando invece l'immigrazione è attiva, il numero di specie che sopravvivono all'equilibrio è massimizzato in quanto ogni specie viene introdotta quando la dinamica è praticamente stazionaria e, se si trova in una nicchia favorevole (dunque sufficientemente lontana dalle specie già presenti), ha tempo di insediarsi prima che sopraggiunga una nuova specie immigrante. Si può spiegare l'andamento in funzione di $1/R$ tramite una stima teorica. Si considerano N specie equispaziate con $K_i = K_0$ e $r_i = 1 \ \ \forall i$, la condizione di equilibrio del sistema 1.1 in cui tutte le specie hanno

la stessa abbondanza n^* risulta, per $i = 1, \cdots, N$:

$$1 - \frac{1}{K_0} \sum_{j=1}^{N} g(|x_i - x_j|) n^* = 0 \implies \sum_{j=1}^{N} g(|x_i - x_j|) = \frac{K_0}{n^*} \tag{2.2}$$

considerando il kernel g_1^R, il *niche axis* periodico e assumendo $R \ll L$, così da poter passare ad una sommatoria infinita, si ottiene:

$$\sum_{j=1}^{N} g(|x_i - x_j|) \simeq 1 + 2 \sum_{k=1}^{\infty} e^{-\frac{k}{NR}} = 1 + 2 \frac{e^{-\frac{1}{NR}}}{1 - e^{-\frac{1}{NR}}} = \frac{1 + e^{-\frac{1}{NR}}}{1 - e^{-\frac{1}{NR}}} \tag{2.3}$$

infine, sfruttando l'identità $\tanh(x) = \frac{1-e^{-2x}}{1+e^{-2x}}$, si trova $\tanh\left(\frac{1}{2NR}\right) \simeq \frac{n^*}{K_0}$. In presenza di immigrazione, il numero di specie N aumenta e l'abbondanza di ciascuna diminuisce finché non approccia il *threshold* di estinzione, al ché l'immigrazione si ferma in quanto nessuna nuova specie è in grado di insediarsi. Dunque all'equilibrio si avrà N grande (per cui $\tanh\left(\frac{1}{2NR}\right) \simeq \frac{1}{2NR}$) e $n^* = n_T$. Si ottiene dunque

$$\frac{1}{2NR} \simeq \frac{n_T}{K_0} \tag{2.4}$$

da cui la dipendenza $N \propto \frac{1}{R}$.

Capitolo 3

Evidenze Sperimentali

Diversi studi hanno osservato una distribuzione multimodale delle specie di diversi taxa lungo assi legati a tratti funzionali. Holling (1992) evidenzia cluster nella taglia di mammiferi nordamericani [16]. Tuttavia Siemann e Brown (1999) mostrano che, quando testate contro un'ipotesi nulla, queste stesse distribuzioni non differiscono significativamente da una distribuzione casuale [17]. Havlíček e Carpenter (2001) mostrano invece distribuzioni multimodali delle taglie di fitoplancton e zooplancton in diversi laghi nordamericani. Pur non svolgendo esplicitamente test statistici, la consistenza di questi pattern in diversi laghi è un punto a favore del clustering [18]. Borics et al. (2020), studiando la distribuzione del fitoplancton dei laghi, trovano la presenza di clustering rispetto a certi tratti funzionali, tra cui la taglia. Tuttavia attribuiscono il fenomeno alla presenza di condizioni ambientali che favoriscono fortemente certi tratti, invece che alla competizione tra le diverse specie. Mostrano inoltre differenziazione delle nicchie rispetto ad altri tratti, suggerendo che la *limiting similarity* spesso prevenga il formarsi di cluster [19].

Infine, Scheffer (2015) mostra distribuzioni multimodali della taglia di coleotteri acquatici in diverse aree zoo-geografiche del globo (si veda Figura 3.1), e mostra evidenti pattern nella taglia dei coleotteri anche in contesti locali: specie presenti nei canali in Olanda, e specie evolutesi in isolamento separatamente per 5 milioni di anni in 34 falde acquifere australiane [20].

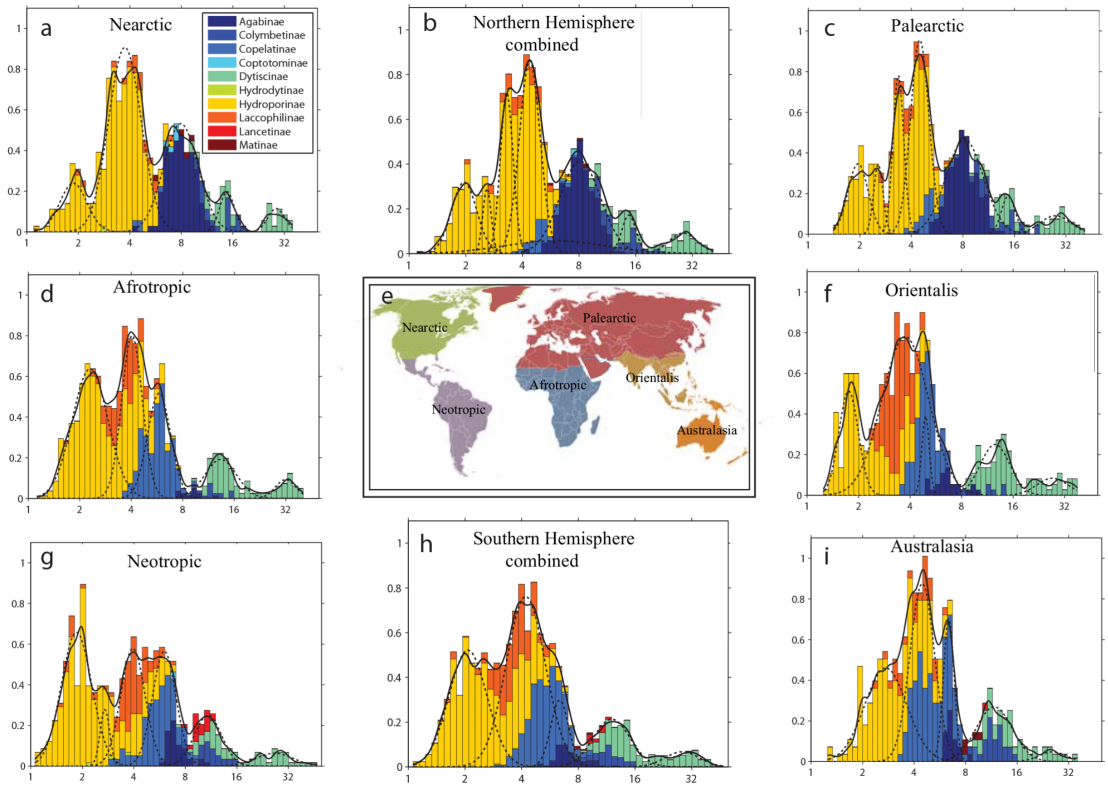

Figura 3.1: Distribuzioni della taglia di diverse sottofamiglie di coleotteri subacquei (come da legenda nel pannello (a)) nelle diverse regioni zoogeografiche indicate nel pannello centrale (e) per l'emisfero settentrionale (b) e meridionale (h) combinati. Le curve tratteggiate rappresentano le distribuzioni costituenti interpolate per ottenere la curva continua, che è una stima della distribuzione complessiva dell'abbondanza delle diverse sottofamiglie in funzione della taglia (si veda l'articolo originale per i metodi). Riprodotto da [20] secondo i termini della licenza Creative Commons Attribution (CC BY 4.0).

Da notare che il clustering può risultare più evidente se si sceglie di dividere le specie in gruppi funzionali [18], o scegliendo le specie solo in particolari aree geografiche [20].

Nonostante fino ad ora ci si sia concentrati su scale temporali ecologiche, è importante notare che anche meccanismi evolutivi possono favorire l'emergere di clustering tramite competizione [15, 21].

Conclusione

Per concludere, in questa tesi si è affrontato il problema del clustering delle specie lungo un asse fenotipico studiando le proprietà del modello di Lotka-Volterra competitivo. Sono state trovate condizioni sotto le quali, sotto la sola spinta competitiva, si osserva la formazione di gruppi di specie simili in lunghi transienti prima dell'insediarsi di una sola specie dominante per gruppo. Tramite considerazioni teoriche e differenti implementazioni numeriche, è stato provato che il fenomeno di clustering risulta piuttosto robusto e indipendente dal tipo di condizioni al contorno che vengono utilizzate. Un risultato interessante è quello legato all'autointerazione: se si aumenta la forza della competizione intraspecifica, i cluster appaiono come configurazione di equilibrio e nessuna specie è in grado di imporsi sulle altre, mentre tra i diversi gruppi esistono gap in cui nessun invasore è in grado di insediarsi. Il risultato principale che è stato ottenuto dal punto di vista teorico è che il clustering dipende dalla forma del kernel di interazione e, di conseguenza, dalle proprietà della matrice di interazione (i.e. la matrice che contiene i coefficienti di interazione tra le diverse specie, calcolati tramite il kernel): la presenza dei cluster dipende dall'esistenza o meno di un autovalore negativo di questa matrice e la forma dei cluster dipende da quella dell'autovettore legato a questo autovalore.

Importante notare che i risultati ottenuti funzionano per ecosistemi ricchi di specie, come quelli considerati in questo lavoro. Al contrario, se le specie interagenti sono poche, ci si aspetta che un invasore abbia maggiore successo se è sufficientemente diverso dagli individui già presenti.

Per quanto riguarda le evidenze sperimentali a favore della presenza di cluster in ecosistemi naturali, non esistono prove conclusive a favore del fenomeno e, nonostante siano stati osservati pattern notevoli nella distribuzione della taglia di certe specie (coleotteri, fitoplancton), l'assenza di test statistici e descrizioni quantitative di queste osservazioni non permettono di concludere a favore o contro il clustering. Inoltre, anche ammettendo la presenza di clustering, è difficile provarne la causa:

in questo lavoro è stato mostrato come sarebbe possibile osservare clustering come risultato della sola interazione competitiva tra organismi, tuttavia la presenza di nicchie ecologiche favorite o nascoste e altri fattori ecologici potrebbero avere un ruolo nell'emergere dei cluster. A tal proposito, nonostante il sistema di LV sia un importante *benchmark* per le teorie ecologiche, è importante cercare il clustering anche in altri modelli, che comprendano ad esempio la predazione o l'interazione con risorse, al fine di provare che il fenomeno è indipendente dal modello scelto.

Bibliografia

[1] G. E. Hutchinson. «Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?» In: *The American Naturalist* 93 (1959), pp. 145–159. DOI: 10.1086/282070.

[2] G. Hardin. «The competitive exclusion principle». In: *Science* 131 (1960), pp. 1292–1297. DOI: 10.1126/science.131.3409.1292.

[3] R. H. MacArthur e R. Levins. «The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species». In: *The American Naturalist* 101 (1967), pp. 377–385. DOI: 10.1086/282505.

[4] R. T. Paine. «Food web complexity and species diversity». In: *The American Naturalist* 100 (1966), pp. 65–75. DOI: 10.1086/282400.

[5] J. M. Chase et al. «The interaction between predation and competition: a review and synthesis». In: *Ecology Letters* 5 (2002), pp. 302–315. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x.

[6] G. E. Hutchinson. «The paradox of the plankton». In: *The American Naturalist* 95 (1961), pp. 137–145. DOI: 10.1086/282171.

[7] P. Chesson e N. Huntly. «Maintenance of species diversity in plant communities». In: *The American Naturalist* 150.5 (1997), pp. 519–553. DOI: 10.1086/286081.

[8] U. Sommer. «The paradox of the plankton revisited». In: *Limnology and Oceanography* 29.3 (1984), pp. 633–636. DOI: 10.4319/lo.1984.29.3.0633.

[9] Graham Bell. «The distribution of abundance in neutral communities». In: *The American Naturalist* 155.5 (2000), pp. 606–617. DOI: 10.1086/303345.

[10] S. P. Hubbell. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001. DOI: 10.1515/9781400837526.

[11] B. G. Giraud e R. Peschanski. «On positive functions with positive Fourier transforms». In: *Acta Physica Polonica B* 37.2 (2006). Open Archive: cea-02889284, pp. 331–346.

[12] S. Pigolotti, C. López e E. Hernández-García. «Species clustering in competitive Lotka–Volterra models». In: *Physical Review Letters* 98 (2007), p. 258101. DOI: 10.1103/PhysRevLett.98.258101.

[13] Hugo Fort, Marten Scheffer e Egbert H. van Nes. «The clumping transition in niche competition: a robust critical phenomenon». In: *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* 2010.05 (2010), P05005. DOI: 10.1088/1742-5468/2010/05/P05005.

[14] T. H. Berlin e M. Kac. «The spherical model of a ferromagnet». In: *Physical Review* 86.6 (1952), pp. 821–835. DOI: 10.1103/PhysRev.86.821.

[15] Marten Scheffer e Egbert H. van Nes. «Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species». In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103.16 (2006), pp. 6230–6235. DOI: 10.1073/pnas.0508024103.

[16] C. S. Holling. «Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems». In: *Ecological Monographs* 62.4 (1992), pp. 447–502. DOI: 10.2307/2937313.

[17] E. Siemann e J. H. Brown. «Gaps in mammalian body size distributions reexamined». In: *Ecology* 80.8 (1999), pp. 2788–2792. DOI: 10.1890/0012-9658(1999)080[2788:GIMBSD]2.0.CO;2.

[18] T. D. Havlíček e S. R. Carpenter. «Pelagic species size distributions in lakes: Are they discontinuous?» In: *Limnology and Oceanography* 46.4 (2001), pp. 1021–1033. DOI: 10.4319/lo.2001.46.4.1021.

[19] Gábor Borics et al. «Trait convergence and trait divergence in lake phytoplankton reflect community assembly rules». In: *Scientific Reports* 10.1 (2020), p. 19599. DOI: 10.1038/s41598-020-76645-7. URL: https://www.nature.com/articles/s41598-020-76645-7.

[20] M. Scheffer et al. «The evolution of functionally redundant species: Evidence from beetles». In: *PLoS ONE* 10.10 (2015), e0137974. DOI: 10.1371/journal.pone.0137974.

[21] Olof Leimar, Michael Doebeli e Ulf Dieckmann. «Evolution of phenotypic clusters through competition and local adaptation along an environmental gradient». In: *Evolution* 62.4 (2008), pp. 807–822. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00334.x.