

# UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea in Fisica

Tesi di Laurea

**Diffusione di specie in ambienti frammentati**

Relatore

Prof. Amos Maritan

Correlatore

Dr. Giorgio Nicoletti

Laureando

Arman Singh Bains

Anno Accademico 2022/2023



Alla mia famiglia, per esserci sempre stata,  
e a Dittadi e Ferracci,  
che racconteranno per sempre questa storia.



# Indice

iii

<b>1</b>	<b>Introduzione</b>	<b>3</b>
<b>2</b>	<b>Dinamica dei Sistemi Complessi</b>	<b>5</b>
2.1	Processi di Markov . . . . .	5
2.2	Master Equation . . . . .	6
2.3	Applicazioni della Master Equation . . . . .	7
2.3.1	Birth-Death Processes . . . . .	7
2.3.2	Settled Population . . . . .	8
<b>3</b>	<b>Descrizione Fenomenologica</b>	<b>9</b>
3.1	Il Modello di Hanski e Ovaskainen . . . . .	9
3.2	Generalizzazione del Modello . . . . .	10
3.2.1	Matrice di Diffusione . . . . .	10
3.3	La Capacità di Metapopolazione . . . . .	11
3.3.1	Persistenza Forte . . . . .	12
3.3.2	Rischio di Estinzione . . . . .	12
3.4	Persistenza della Metapopolazione . . . . .	13
<b>4</b>	<b>Modello Microscopico</b>	<b>15</b>
4.1	Dinamica Microscopica . . . . .	15
4.2	Rate Equations . . . . .	16
4.2.1	Approssimazione Quasistazionaria . . . . .	16
4.3	Kernel di Diffusione . . . . .	18
4.4	Stime della Capacità di Metapopolazione . . . . .	19
4.5	Confronto con il Modello HO . . . . .	19
4.6	Effetti della Topografia Ambientale . . . . .	21
<b>5</b>	<b>Conclusioni</b>	<b>23</b>



# Abstract

*Ecologi e biologi della conservazione hanno utilizzato molte misure della struttura del paesaggio per prevedere le conseguenze dinamiche sulle popolazioni di specie dovuto alla frammentazione degli habitat. Lo scopo della tesi è di studiare un modello "coarse-grained" recentemente proposto dal nostro gruppo e derivato rigorosamente a partire da un modello "microscopico" sottostante dove si tiene conto della diffusione, colonizzazione ed occupazione dell'ambiente. Il modello può essere facilmente applicato a reti reali con aree e attività note. Lo studente, dovrà studiare la "metapopulation capacity" (una misura dell'habitat di sostenere la biodiversità) che può essere calcolata facilmente dal modello come autovalore di una matrice che tiene conto delle proprietà della rete dove avviene la dinamica delle popolazioni. Pertanto, la capacità di metapopolazione può essere convenientemente utilizzata per classificare diversi paesaggi in termini di capacità di sostenere metapopolazioni vitali.*





# Capitolo 1

## Introduzione

Lo studio della struttura degli ecosistemi ha evidenziato particolari caratteristiche macroscopiche che si ripresentano, in maniera sorprendentemente simile, in comunità ecologiche differenti, portando gli scienziati a intuire che queste siano influenzate da alcune semplici ma ricorrenti interazioni fondamentali. Per modellizzare questi fenomeni sono sicuramente richieste le competenze del fisico, in quanto già in meccanica statistica e termodinamica si studia la connessione tra alcuni ingredienti microscopici principali, individuati accuratamente, e una descrizione macroscopica sufficientemente accurata.<sup>1</sup>

Storicamente, i primi modelli che descrivevano la dinamica di specie ecologiche interagenti tramite interazioni asimmetriche (per esempio, modelli preda e predatore) erano stati proposti da Volterra<sup>21</sup> nella prima metà del novecento, mentre una prima giustificazione di essi per mezzo della meccanica statistica venne in seguito fornita da Kerner.<sup>12</sup> Un passo fondamentale fu in seguito dato dagli studi di Robert MacArthur<sup>15</sup> quando, su ispirazione dei modelli di Lotka e Volterra, sviluppò ricerche su interazioni tra consumatori che attingono a risorse comuni, arrivando perfino a chiedersi come specie in competizione tra loro potessero coesistere nello stesso ambiente. Tuttavia, ci si rese conto che gli approcci scaturiti nel lavoro di raffinazione di queste teorie, basandosi (oltre che dalle equazioni di Lotka-Volterra) sul principio di esclusione competitiva di Gause,<sup>6</sup> sfruttavano modelli fondamentalmente dipendenti dal concetto di nicchia ecologica, che può però essere definita solamente a posteriori.<sup>19</sup> Inoltre, questi modelli sono deterministici, quindi non tengono conto di effetti stocastici, e al crescere del numero di specie diventano non trattabili analiticamente e costosi computazionalmente, senza comunque permettere uno studio agevole di effetti macroecologici comuni ai vari ecosistemi.

Una prima soluzione di questi problemi fu proposta da MacArthur e Wilson nel 1967 in un trattato dal titolo “The theory of island biogeography”,<sup>16</sup> in cui, sostenendo che la variazione del numero di specie presenti in un’isola dipende dai fenomeni di estinzione e immigrazione, formularono una prima teoria in forte contrasto con modelli precedenti, poiché affermarono che la stocasticità demografica e ambientale ha un ruolo significativo nella comunità locale, che il numero di specie che coesistono dipende da immigrazione ed estinzione e che tutte le specie devono essere trattate come identiche. Sulla base di questi spunti, altri scienziati proposero studi che ponevano maggior enfasi sul ruolo della casualità nel plasmare una comunità ecologica.

Un framework ora particolarmente apprezzato da matematici e fisici è la teoria neutrale, proposta da Stephen Hubbell<sup>10</sup> a inizio secolo a seguito di decine di anni di dibattito, la quale si prefigge di studiare specie appartenenti allo stesso livello tropico, ossia specie che sono allo stesso livello della catena alimentare e che per cui devono condividere le stesse risorse limitate. Assumendo una equivalenza competitiva tra le specie interagenti, questa teoria propone, a partire da processi ecologici di base, modelli macroecologici stocastici a diffusione vincolata, in cui le probabilità pro-capite di nascita, morte, migrazione e speciazione sono identiche per la varie specie.

Da un punto di vista epistemologico, le assunzioni della teoria neutrale sono falsificabili, il che permette effettivamente di testare la validità della teoria. Inoltre, nella sua semplicità, non solo permette una trattazione analitica, ma è anche in grado di fornire buoni risultati quando la si utilizza per descrivere sistemi osservati,<sup>20</sup> fornendoci un modello che rappresenta una teoria “termodinamica”

degli ecosistemi da sfruttare come base per poi elaborare descrizioni che sottostanno ad assunzioni più complesse.

In ecosistemi reali gli individui non sono distribuiti uniformemente nello spazio, bensì sono soggetti a vincoli di diffusione che li concentrano in aggregati in determinate zone geografiche; si possono per questo sviluppare modelli neutrali stocastici che tengono conto dello spazio, implicitamente o esplicitamente.

In questo ambito, è particolarmente rilevante un modello, sviluppato da Ilkka Hanski e Otso Ovaskainen, che riesce ad incapsulare le caratteristiche spaziali in un solo parametro, la capacità di metapopolazione. Lo scopo di questa tesi sarà approfondire questo modello e mostrare come una derivazione di esso proposta recentemente dagli autori di [18, under review] possa renderlo applicabile in situazioni più generali, valendosi debitamente della dinamica dei sistemi complessi.

## Capitolo 2

# Dinamica dei Sistemi Complessi

Lo studio dei modelli oggetto di questa tesi richiede come prerequisiti elementari conoscenze di dinamica di sistemi complessi, che verranno qui introdotte.

### 2.1 Processi di Markov

Un processo di Markov descrive l'evoluzione di un sistema dove la probabilità di transizione da uno stato  $m$  al tempo  $t$  allo stato  $m'$  al tempo successivo  $t' > t$  può essere calcolata sfruttando solamente l'informazione data dallo stato  $m$ .<sup>5</sup> Formalmente, questa probabilità di transizione si scrive  $\mathbb{P}(m', t' | m, t)$ , evidenziando che non dipende da istanti di tempo  $\hat{t} < t$ . Nel caso triviale, ogni stato è completamente indipendente dagli stati precedenti, per cui è lecito scrivere  $\mathbb{P}(m', t' | m, t) = \mathbb{P}(m', t')$ .

La probabilità che il sistema si evolverà secondo una specifica evoluzione sarà data dalla probabilità congiunta

$$\mathbb{P}(m_k, t_k; m_{k-1}, t_{k-1}; \dots; m_1, t_1) = \mathbb{P}(m_k, t_k | m_{k-1}, t_{k-1}) \mathbb{P}(m_{k-1}, t_{k-1} | m_{k-2}, t_{k-2}) \cdot \dots \cdot \mathbb{P}(m_2, t_2 | m_1, t_1) \mathbb{P}(m_1, t_1)$$

dove  $t_k > t_{k-1} > \dots > t_1$  sono istanti arbitrari di tempo mentre  $m_k, \dots, m_1$  sono i rispettivi stati. In questa equazione, i termini del tipo  $\mathbb{P}(m, t | m', t')$  sono chiamati propagatori e possono anche essere usati per calcolare la probabilità che si presenti uno stato  $m$  al tempo  $t$  quando si ha una distribuzione di stati al tempo iniziale  $t_0$ :

$$\mathbb{P}(m, t) = \sum_{m_0} \mathbb{P}(m, t | m_0, t_0) \mathbb{P}(m_0, t_0). \quad (2.1)$$

Per cui, se prendiamo tre istanti di tempo  $t_0 < t' < t$ , la probabilità condizionata di giungere ad uno stato  $m$  a partire da  $m_0$  può essere ottenuta marginalizzando su tutti i possibili stati intermedi  $m'$

$$\mathbb{P}(m, t | m_0, t_0) = \sum_{m'} \mathbb{P}(m, t; m', t' | m_0, t_0) = \sum_{m'} \mathbb{P}(m, t | m', t') \mathbb{P}(m', t' | m_0, t_0) \quad (2.2)$$

che è detta equazione di Chapman-Kolmogorov.

## 2.2 Master Equation

Per poter descrivere l'evoluzione nel tempo di un'osservabile, si introduce innanzitutto una cosiddetta master equation, che si ottiene sostituendo  $t' = t - \Delta t$  nella 2.2

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(m, t|m_0, t_0) &= \sum_{m'} \mathbb{P}(m, t|m', t - \Delta t) \mathbb{P}(m', t - \Delta t|m_0, t_0) = \\ &= \left[ \sum_{m' \neq m} \mathbb{P}(m, t|m', t - \Delta t) \mathbb{P}(m', t - \Delta t|m_0, t_0) \right] + \\ &\quad + \mathbb{P}(m, t|m, t - \Delta t) \mathbb{P}(m, t - \Delta t|m_0, t_0), \end{aligned}$$

in cui si può sostituire  $\mathbb{P}(m, t|m, t - \Delta t) = 1 - \sum_{m' \neq m} \mathbb{P}(m', t|m, t - \Delta t)$  perché, siccome il sistema deve per forza essere in qualche stato deve valere  $\sum_{m'} \mathbb{P}(m', t|m, t - \Delta t) = 1$ , da cui si separa il termine  $m' = m$ :

$$\left[ \sum_{m' \neq m} \mathbb{P}(m', t|m, t - \Delta t) \right] + \mathbb{P}(m, t|m, t - \Delta t) = 1.$$

Riarrangiando i termini si ottiene

$$\mathbb{P}(m, t|m_0, t_0) - \mathbb{P}(m, t - \Delta t|m_0, t_0) = \quad (2.3)$$

$$= \left[ \sum_{m' \neq m} \mathbb{P}(m, t|m', t - \Delta t) \mathbb{P}(m', t - \Delta t|m_0, t_0) - \mathbb{P}(m', t|m, t - \Delta t) \mathbb{P}(m, t - \Delta t|m_0, t_0) \right]. \quad (2.4)$$

Si definiscono allora i rate di transizione  $W_t(m'|m)$  da  $m$  a  $m'$  nel limite  $\Delta t \rightarrow 0$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{1}{\Delta t} \mathbb{P}(m', t|m, t - \Delta t) \equiv W_t(m'|m), \quad (2.5)$$

se il limite esiste finito. I rate di transizione, per  $\Delta t \approx 0$ , possono essere inseriti in 2.3

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(m, t|m_0, t_0) - \mathbb{P}(m, t - \Delta t|m_0, t_0) &= \partial_t \mathbb{P}(m, t|m_0, t_0) = \\ &= \left[ \sum_{m'} W_t(m|m') \mathbb{P}(m', t|m_0, t_0) \Delta t - W_t(m'|m) \mathbb{P}(m, t|m_0, t_0) \Delta t \right], \end{aligned} \quad (2.6)$$

rimuovendo il vincolo  $m' \neq m$  perché il termine relativo si annulla autonomamente. Dividendo per  $\Delta t$  si ottiene la master equation

$$\partial_t \mathbb{P}(m, t|m_0, t_0) = \sum_{m'} [W_t(m|m') \mathbb{P}(m', t|m_0, t_0) - W_t(m'|m) \mathbb{P}(m, t|m_0, t_0)], \quad (2.7)$$

che, moltiplicando entrambi i membri per  $\mathbb{P}(m_0, t_0)$  e sommando su  $m_0$ , per 2.1 si semplifica a

$$\partial_t \mathbb{P}(m, t) = \sum_{m'} [W_t(m|m') \mathbb{P}(m', t) - W_t(m'|m) \mathbb{P}(m, t)], \quad (2.8)$$

Se i rate di transizione non dipendono da  $t$ , il processo di Markov è detto omogeneo e formalmente si sostituisce  $W$  a  $W_t$  nell'equazione precedente. Si nota che questa equazione (ma anche l'equazione più generale) rispetta la conservazione della probabilità. Infatti, sommando in  $m$  entrambi i membri della master equation, il membro a destra si annulla, per cui

$$\partial_t \sum_m \mathbb{P}(m, t) = 0,$$

ossia la probabilità totale è costante nel tempo.

## 2.3 Applicazioni della Master Equation

Come precedentemente affermato, la master equation può essere impiegata per descrizione l'evoluzione di un'osservabile, in particolare la si può utilizzare per una descrizione *media*, data la sua natura stocastica. Infatti, la master equation fornisce un metodo comodo per calcolare l'evoluzione nel tempo di una generica funzione definita come

$$\langle f \rangle_t := \sum_m \mathbb{P}(m, t) f(m),$$

ossia come la media sui possibili stati di una funzione degli stati, che potrebbe appunto essere associata ad un'osservabile fisica. Derivando nel tempo e sostituendo la master equation nei conti, si ha

$$\begin{aligned} \partial_t \langle f \rangle_t &= \sum_m \partial_t \mathbb{P}(m, t) f(m) = \sum_{m, m'} f(m) [W(m|m') \mathbb{P}(m', t) - W(m'|m) \mathbb{P}(m, t)] = \\ &= \sum_{m, m'} f(m) W(m|m') \mathbb{P}(m', t) - \sum_{m, m'} f(m) W(m'|m) \mathbb{P}(m, t) = \\ &= \sum_{m, m'} f(m') W(m'|m) \mathbb{P}(m, t) - \sum_{m, m'} f(m) W(m'|m) \mathbb{P}(m, t) \end{aligned}$$

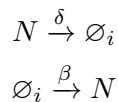
dove si sono invertiti gli indici  $m$  e  $m'$ ; raccogliendo ora  $\mathbb{P}(m, t)$  si ottiene

$$\partial_t \langle f \rangle_t = \sum_m \mathbb{P}(m, t) \sum_{m'} [(f(m') - f(m)) W(m'|m)]. \quad (2.9)$$

La scelta di aver finora assunto che la variabile  $m$  fosse discreta è dovuta puramente a questioni di semplicità, non a un'impossibilità di adattare tali risultati al caso continuo.

### 2.3.1 Birth-Death Processes

Un'applicazione molto semplice di questi risultati la si trova nel caso si abbia un sistema di un numero non negativo di particelle in un reservoir infinito, in cui ogni particella può decadere con un death rate  $\delta$  o può comparire dal nulla con un certo birth rate  $\beta$  (entrambi numeri reali non negativi). La situazione può essere descritta dalle reazioni



dove  $N$  denota una delle  $n$  indistinguibili particelle mentre  $\emptyset$  indica uno spazio vuoto. In particolare, questa situazione è un jump process dove il numero di particelle può aumentare o diminuire di 1, per cui i rate di transizione non nulli sono  $W(n+1|n) = \beta$  e  $W(n-1|n) = \delta n$ . Per ricavare l'evoluzione di un'osservabile generica  $f(n)$ , funzione del numero di particelle, è prima necessario calcolare

$$\begin{aligned} \sum_{m'} [(f(m') - f(m)) W(m'|m)] &= (f(m+1) - f(m)) W(m+1|m) + \\ &+ (f(m-1) - f(m)) W(m-1|m) = (f(m+1) - f(m)) \beta + (f(m-1) - f(m)) \delta m \end{aligned}$$

Per ottenere il numero medio di particelle  $\langle n \rangle$  basta quindi porre che l'osservabile sia proprio  $f(n) = n$  e utilizzare l'ultima espressione in 2.9

$$\begin{aligned} \partial_t \langle n \rangle &= \sum_{n=0}^{\infty} \mathbb{P}(n, t) \sum_{n'} [n' W(n'|n) - n W(n'|n)] = \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} \mathbb{P}(n, t) [(n+1-n)\beta + (n-1-n)\delta n] = \sum_{n=0}^{\infty} \mathbb{P}(n, t) [\beta - \delta n] \\ \partial_t \langle n \rangle &= \beta - \delta \langle n \rangle \end{aligned} \quad (2.10)$$

ottenendo come desiderato la variazione del numero medio di particelle in pochi e semplici passaggi.

### 2.3.2 Settled Population

Per i calcoli che verranno svolti in seguito, è utile mostrare come sviluppare i conti per una dinamica del tipo

$$\begin{aligned} S_i &\xrightarrow{e_i} \emptyset_i \\ X_i + \emptyset_i &\xrightarrow{\lambda} S_i \end{aligned}$$

dove i rate di transizione non nulli sono definiti come  $W(S_i - 1|S_i) = e_i S_i$  e  $W(S_i + 1|S_i) = \lambda X_i \emptyset_i$ . Il significato esatto di questi simboli verrà esposto più avanti, è sufficiente per questo esempio stabilire che  $S_i$ ,  $X_i$  e  $\emptyset_i$  siano numeri interi non negativi con il vincolo  $S_i + \emptyset_i = M$ , mentre  $e_i$  e  $\lambda$  saranno numeri reali non negativi. L'obiettivo di questo esempio è descrivere l'evoluzione nel tempo della media di  $S_i$ . Per fare ciò, analogamente all'esempio precedente, si calcola innanzitutto, per la generica osservabile  $f(S_i)$ , ponendo successivamente  $f(S_i) = S_i$

$$\begin{aligned} \sum_{S'_i} [(f(S'_i) - f(S_i)) W(S'_i|S_i)] &= [f(S_i + 1) - f(S_i)] W(S_i + 1|S_i) + [f(S_i - 1) - f(S_i)] \cdot \\ &\cdot W(S_i - 1|S_i) = [f(S_i + 1) - f(S_i)] \lambda X_i \emptyset_i + [f(S_i - 1) - f(S_i)] e_i S_i = \\ &= [S_i + 1 - S_i] \lambda X_i \emptyset_i + [S_i - 1 - S_i] e_i S_i = \lambda X_i \emptyset_i - e_i S_i. \end{aligned}$$

Allora, sfruttando il vincolo  $S_i + \emptyset_i = M \implies \emptyset_i = M - S_i$ , si ottiene

$$\begin{aligned} \partial_t \langle S_i \rangle &= \sum_{n=0}^{\infty} \mathbb{P}(S_i, t) \sum_{S'_i} [(f(S'_i) - f(S_i)) W(S'_i|S_i)] = \sum_{n=0}^{\infty} \mathbb{P}(S_i, t) [\lambda X_i (M - S_i) - e_i S_i] \\ \partial_t \langle S_i \rangle &= \lambda X_i (M - \langle S_i \rangle) - e_i \langle S_i \rangle. \end{aligned} \tag{2.11}$$

# Capitolo 3

## Descrizione Fenomenologica

### 3.1 Il Modello di Hanski e Ovaskainen

Per capire l'importanza del modello di Hanski e Ovaskainen<sup>1</sup>, è bene cominciare osservando i limiti di modelli precedenti, in particolare quelli spazialmente impliciti. Nel caso particolare di una specie di farfalle a rischio di estinzione il cui areale comprende isole la cui posizione può essere schematizzata da un grafo, il modello di Levins<sup>14</sup> prevede che la frazione di isole occupate in condizioni stazionarie è

$$p^* = 1 - \frac{\delta}{h} \quad (3.1)$$

con  $h$  frazione di isole disponibili ad essere occupate e  $\delta = \frac{e}{c}$  rapporto tra i parametri dei rate di estinzione e colonizzazione. Un difetto noto di questo e altri modelli è che non permette di fare analisi precise nel caso di specifiche caratteristiche spaziali, nonostante si noti dalle simulazioni che, assunta una dipendenza spaziale della colonizzazione, la persistenza della metapopolazione dipende fortemente dal fatto che la perdita dell'habitat avvenga casualmente o no.

Per costruire un modello che sia contemporaneamente simile a quello di Levins ma che tenga conto di caratteristiche spaziali, Hanski e Ovaskainen partono proponendo che la variazione della probabilità che la  $i$ -esima isola venga occupata sia dipendente dai tassi di colonizzazione  $c_i$  e immigrazione  $e_i$  come

$$\frac{dp_i(t)}{dt} = c_i(1 - p_i(t)) - e_i p_i(t) \quad (3.2)$$

con  $c_i = c \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}) A_j p_j(t)$  e  $e_i = (e/A_i) p_i(t)$  dove  $A_i$  è l'area della  $i$ -esima isola,  $d_{ij}$  la distanza euclidea tra le isole  $i$  e  $j$ -esima,  $1/\alpha$  è la distanza media di migrazione (il che la rende indicativa della connettività di una configurazione di isole),  $e$  e  $c$  costanti appropriate che rappresentano dei tassi base.<sup>9</sup>

È stato scelto questo particolare tasso di estinzione, perché, in ambienti con moderata stocasticità, ci si aspetta che all'aumentare della dimensione dell'isola (e della popolazione che ci vive), diminuisca il rischio di estinzione.<sup>8</sup> Analogamente, la colonizzazione sarà proporzionale alla dimensione delle popolazioni delle isole vicine, con l'accortezza che il fenomeno di colonizzazione avvenga più probabilmente tra isole vicine piuttosto che lontane (nella sezione 3.4 si approfondirà più nel dettaglio come vari il modello a seconda del tipo di funzioni utilizzate).

Definiti gli elementi di matrice di  $M$  come

$$M_{ij} = \begin{cases} 0 & \text{se } i = j \\ \exp(\alpha d_{ij}) A_i A_j & \text{se } i \neq j \end{cases}$$

---

<sup>1</sup>Anche abbreviato come modello HO

e chiamato  $\lambda_M$  il suo autovalore principale (più grande), si può dimostrare che una soluzione stazionaria  $p^* > 0$  esiste se e solo se  $\frac{c}{c} =: \delta < \lambda_M$ .  $\lambda_M$  quindi contiene le informazioni riguardo la possibilità di una specie di occupare una determinata isola; in particolare, una metapopolazione può sopravvivere se il rate d'estinzione è tale da soddisfare la disuguaglianza sopra.

Da queste definizioni si può ottenere un'equazione molto simile alla 3.1 ricavata dal modello di Levins, infatti si può dimostrare che, posto  $\lambda_i = v_i^2 \lambda_M$  (dove  $v_i$  è la  $i$ -esima componente dell'autovettore principale) e  $p_\lambda^* = \sum_i \lambda_i p_i^* / \lambda_M$ , vale in buona approssimazione

$$p_\lambda^* = 1 - \frac{\delta}{\lambda_M} \quad (3.3)$$

dove si nota che  $\lambda_M$  riveste lo stesso ruolo di  $h$  nel modello precedente e viene perciò chiamata capacità di metapopolazione di un ambiente frammentato. La capacità di metapopolazione racchiude le informazioni riguardo la struttura dell'habitat e su come questa incide sulla persistenza della metapopolazione, in particolare deve essere maggiore della  $\delta$  specifica del caso di interesse perché sia garantita la sopravvivenza a lungo termine della specie.

Siccome la capacità di metapopolazione è proporzionale alla connettività, a parità di  $\alpha$  questa ci permette di stabilire un criterio di paragone per determinare quale ambiente frammentato sia il più adatto a sostenere una metapopolazione, rendendo possibile lo sviluppo di algoritmi per la progettazione di riserve naturali (metodi attuali non tengono conto di dinamiche spaziali).

Per quanto riguarda gli altri termini introdotti, si può dimostrare che il termine  $\lambda_i$  così definito misura l'impatto di una certa isola sulla condizione di soglia per la sopravvivenza di una metapopolazione, di conseguenza  $p_\lambda^*$ , che non è altro che una media pesata in cui si tengono conto dei contributi relativi dei frammenti di ambiente, indica quanto  $\lambda_M$  venga effettivamente "sfruttata" dalla specie all'equilibrio.

## 3.2 Generalizzazione del Modello

I risultati ottenuti da Hanski e Ovaskainen possono facilmente essere generalizzati, infatti loro stessi ammettono che nei modelli epidemiologici si ottengono condizioni di soglia simili, sebbene in questo caso, invece della disposizione spaziale, bisogna tenere conto di fattori biologici come genere o età.

Strutturalmente, una generalizzazione del modello lascia l'equazione 3.2 sostanzialmente invariata<sup>7</sup>, in quanto è sufficiente sostituire solamente la funzione esponenziale del coefficiente di colonizzazione con un generico kernel di diffusione  $f(\alpha d_{ij})$ . È tuttavia comodo astrarre cosa rappresenta  $A_i$ , definendolo una misura del "valore" di una certa isola (che può essere non solo una funzione della dimensione dell'isola, ma anche, per esempio, della densità delle risorse disponibili) e riscalandolo opportunamente i tassi base in modo che  $\sum_i A_i / N = 1$ , dove  $N$  è il numero di isole.

L'impiego stesso del termine "isola" è chiaramente specifico al caso preso in esame da Hanski, mentre in generale si parla di nodi del grafo che rappresenta la situazione fisica che si sta studiando. Le connessioni tra i nodi modellizzano la possibilità di una specie di spostarsi da un nodo all'altro: nel caso semplice in cui una specie può spostarsi da un nodo a quelli adiacenti con la medesima probabilità, si può impiegare un grafo non direzionale con matrice di adiacenza simmetrica e entrate pari a 0 o 1 (si parla in questo caso di grafo geometrico casuale), ma per situazioni più complesse (per esempio, per grandi mammiferi che vivono in altura, dove a parità di risorse è favorita la discesa piuttosto che la salita) si possono chiaramente utilizzare matrici di adiacenza più generali.

### 3.2.1 Matrice di Diffusione

Preso un generale kernel di diffusione funzione della distanza euclidea  $f(\alpha d_{ij})$ , si può definire una matrice  $M$  analogamente a quanto fatto in precedenza:

$$M_{ij} = \begin{cases} 0 & \text{se } i = j \\ f(\alpha d_{ij}) A_i A_j & \text{se } i \neq j \end{cases} \quad (3.4)$$



Questa matrice (chiamata matrice di diffusione) è simmetrica, non-negativa e modella la situazione in cui il tasso di diffusione dipende solo dalla distanza. Chiaramente questo è un caso speciale applicabile a situazioni semplici, che però fornisce facilmente risultati interessanti.

In particolare, per via della simmetria gli autovalori di  $M$  saranno reali; inoltre, se  $M$  è irriducibile (come spesso accade in questi studi), avrà un unico autovalore più grande<sup>3</sup> (ossia l'autovalore principale menzionato precedentemente) a cui è associato un autovettore che può essere definito in maniera tale che le sue componenti siano strettamente positive.

Sfruttando la simmetria di  $M$  si può derivare una soglia inferiore per il modulo di  $\lambda_M$ : infatti, siccome per definizione

$$\lambda_M = \max_{\theta \neq 0} \left( \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \theta_i M_{ij} \theta_j}{\sum_{k=1}^N \theta_k^2} \right), \quad (3.5)$$

con  $\theta$  vettore generico, possiamo ottenere la condizione di soglia<sup>22</sup> ponendo arbitrariamente  $\theta_i = 1 \forall i$

$$\lambda_M \geq \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N M_{ij}. \quad (3.6)$$

L'espressione a destra può essere interpretata come la media delle sommatorie lungo le righe di  $M$ ; come dimostrato, definisce un limite inferiore per l'autovalore principale. Si può mostrare che la formula più generale sia, preso un intero positivo  $q$ :

$$\lambda_M \geq \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N (M^q)_{ij}}{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N (M^{q-1})_{ij}}. \quad (3.7)$$

### 3.3 La Capacità di Metapopolazione

L'autovalore principale fornisce una condizione di persistenza, ma per ottenere informazioni sulla struttura della metapopolazione è necessario sapere anche le probabilità di occupazione  $p_i$ <sup>2</sup> in regime stazionario.

In condizione di stazionarietà, l'equazione 3.2 diventa

$$\sum_{j \neq i}^N (1 - p_i) f(\alpha d_{ij}) A_j p_j - \frac{\delta}{A_i} p_i = 0.$$

Riordinando e moltiplicando entrambi i membri per  $A_i$ , si ottiene

$$\sum_{j=1}^N (1 - p_i) M_{ij} p_j = \delta p_i \quad (3.8)$$

che però non può essere risolta analiticamente nel caso generale.

Si possono tuttavia ricavare due soluzioni limite (come mostrato in seguito), una nel caso in cui ci sia forte persistenza della metapopolazione ( $\lambda_M \gg \delta$ ), dove si ha

$$p_i \approx 1 - \left( \frac{\delta}{\sum_{l=1}^N M_{il}} \right)$$

l'altra nel caso di metapopolazione prossima all'estinzione ( $\lambda_M \approx \delta$ ) dove si ha

$$p_i \approx \frac{\lambda_M - \delta}{\lambda_M} \frac{v_i}{\sum_{j=1}^N v_j^3}$$

<sup>2</sup>per semplificare la notazione, nel resto del testo si è ommesso l'asterisco che nelle sezioni precedenti indicava le soluzioni stazionarie.

con  $v_i$  che rappresenta nuovamente la  $i$ -esima componente dell'autovettore principale.

Come si nota, quindi, le caratteristiche di persistenza di una popolazione sono determinate dalla matrice di diffusione e dal suo autovettore e autovalore principale; in altri termini, sia la condizione di persistenza che l'occupazione all'equilibrio sono determinate da  $M$ , per cui è sufficiente concentrarsi sulle proprietà di quest'ultima piuttosto che sull'intera equazione dinamica 3.2.

### 3.3.1 Persistenza Forte

Nel caso in cui  $\delta$  sia piccolo e  $\lambda_M > \delta$ , si può cercare una soluzione di 3.8 espandendo  $p_i$  in potenze di  $\delta$ :

$$p_i = p_i^{(0)} + \delta p_i^{(1)} + \delta^2 p_i^{(2)} + \dots$$

Sostituendo questa espressione in 3.8 si ottiene

$$\sum_{j=1}^N \left(1 - p_i^{(0)} - \delta p_i^{(1)} - \delta^2 p_i^{(2)} - \dots\right) M_{ij} \left(p_j^{(0)} + \delta p_j^{(1)} + \delta^2 p_j^{(2)} + \dots\right) = \delta \left(p_i^{(0)} + \delta p_i^{(1)} + \delta^2 p_i^{(2)} + \dots\right). \quad (3.9)$$

Per il principio di identità dei polinomi, deve valere per i termini di ordine 0

$$\left(1 - p_i^{(0)}\right) \sum_{j=1}^N M_{ij} p_j^{(0)} = 0$$

che ha soluzione se, per ogni  $i$ , vale  $p_i^{(0)} = 0$  (popolazione estinta) o  $p_i^{(0)} = 1$ . Passando ora al primo ordine si ha

$$\sum_{j=1}^N \left[ \delta \left(1 - p_i^{(0)}\right) M_{ij} p_j^{(1)} - \delta p_i^{(1)} M_{ij} p_j^{(0)} \right] = \delta p_i^{(0)},$$

che, scegliendo  $p_i^{(0)} = 1$ , porta a

$$\delta p_i^{(1)} \sum_{j=1}^N M_{ij} = \delta.$$

Si ha quindi che

$$p_i^{(1)} = -\frac{1}{\sum_{j=1}^N M_{ij}},$$

per cui vale in prima approssimazione

$$p_i = 1 - \frac{1}{\sum_{j=1}^N M_{ij}},$$

come si voleva dimostrare.

### 3.3.2 Rischio di Estinzione

Per studiare l'approssimazione  $\lambda_M \approx \delta$ , si definisce innanzitutto  $\lambda_\alpha$  come l' $\alpha$ -esimo autovalore di  $M$  e  $v_{\alpha,i}$  l' $i$ -esima componente del suo rispettivo autovettore, ponendo senza perdita di generalità  $\lambda_M = \lambda_1$ . L'obiettivo di questa sezione sarà trovare i coefficienti  $k_\alpha$  della combinazione lineare

$$p_i = \sum_{\alpha=1}^N k_\alpha v_{\alpha,i}.$$

Per fare ciò si inserisce questa espressione e l'equazione agli autovalori

$$\sum_{j=1}^n M_{ij} v_{\alpha,j} = \lambda_\alpha v_{\alpha,i}$$

in 3.8, ottenendo

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^N \left( 1 - \sum_{\alpha=1}^N k_{\alpha} v_{\alpha,i} \right) M_{ij} \sum_{\alpha=1}^N k_{\alpha} v_{\alpha,j} &= \delta \sum_{\alpha=1}^N k_{\alpha} v_{\alpha,i} \\ \left( 1 - \sum_{\alpha=1}^N k_{\alpha} v_{\alpha,i} \right) \sum_{\alpha=1}^N \lambda_{\alpha} k_{\alpha} v_{\alpha,i} &= \delta \sum_{\alpha=1}^N k_{\alpha} v_{\alpha,i} \\ \sum_{\alpha=1}^N (\lambda_{\alpha} - \delta) k_{\alpha} v_{\alpha,i} - \sum_{\alpha=1}^N \sum_{\beta=1}^N k_{\alpha} k_{\beta} \lambda_{\beta} v_{\alpha,i} v_{\beta,i} &= 0. \end{aligned}$$

Se si moltiplica ora per  $v_{\gamma,i}$ , sommando su  $i$  e sfruttando la simmetria di  $M$  si può scrivere

$$\begin{aligned} (\lambda_{\gamma} - \delta) k_{\gamma} &= \sum_{\alpha=1}^N \sum_{\beta=1}^N k_{\alpha} k_{\beta} \lambda_{\beta} \sum_{i=1}^N v_{\alpha,i} v_{\beta,i} v_{\gamma,i} \\ &= \sum_{\alpha=1}^N \sum_{\beta=1}^N k_{\alpha} k_{\beta} \lambda_{\beta} \mathbb{1}_{\alpha\beta} \mathbb{1}_{\gamma\beta} \sum_{i=1}^N v_{\gamma,i}^3 + \epsilon_{\alpha\beta\gamma} \end{aligned}$$

dove  $\epsilon_{\alpha\beta\gamma}$  è una correzione appropriata per l'equazione. Assumendo che sia piccola, si può espandere

$$k_{\alpha} = k_{\alpha}^{(0)} + (\text{correzioni superiori in } \epsilon_{\alpha\beta\gamma})$$

nel caso gli autovettori siano sufficientemente "diversi" (i.e. componenti non nulle di autovettori diversi devono essere diverse), per cui l'equazione sopra può essere approssimata con

$$(\lambda_{\gamma} - \delta) k_{\gamma}^{(0)} = \lambda_{\gamma} \left( k_{\gamma}^{(0)} \right)^2 \sum_{i=1}^N v_{\gamma,i}^3$$

le cui soluzioni sono  $k_{\gamma}^{(0)} = 0$  e

$$k_{\gamma}^{(0)} = \frac{\lambda_{\gamma} - \delta}{\lambda_{\gamma}} \left( \sum_{i=1}^N v_{\gamma,i}^3 \right)^{-1}.$$

Viste le assunzioni fatte, è ragionevole assumere una soluzione del tipo

$$k_{\gamma}^{(0)} = \frac{\lambda_{\gamma} - \delta}{\lambda_{\gamma}} \left( \sum_{i=1}^N v_{\gamma,i}^3 \right)^{-1} H(\lambda_{\gamma} - \delta)$$

con  $H(\lambda_{\gamma} - \delta)$  funzione gradino di Heaviside. Se  $\lambda_M \approx \delta$  ci si aspetta che l'autovalore principale sia l'unico autovalore superiore a  $\delta$ , per cui in prima approssimazione si può scrivere, come volevasi dimostrare,

$$p_i = \frac{\lambda_M - \delta}{\lambda_M} \left( \sum_{i=1}^N v_i^3 \right)^{-1} v_i$$

con  $v_i$   $i$ -esima componente dell'autovalore principale.

### 3.4 Persistenza della Metapopolazione

La persistenza di una metapopolazione dipende dalla capacità di metapopolazione  $\lambda_M$ , che a sua volta è determinata dal kernel di diffusione, dal numero di dimensioni spaziali e dalla densità di habitat disponibili. Sulla base di queste considerazioni è possibile sviluppare un criterio di persistenza, specialmente nel caso di habitat distribuiti uniformemente. Infatti, sfruttando la 3.6 si ha:

$$\lambda_M \geq \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N M_{ij} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N f \left( \frac{|x_i - x_j|}{\xi} \right) =: n, \quad (3.10)$$

dove  $\xi := 1/\alpha$  mentre  $x_i$  rappresenta la posizione spaziale dell' $i$ -esimo nodo. Intuitivamente, nel caso di grafi geometrici casuali, dove la funzione è pari a 1 se due nodi sono connessi e 0 altrimenti, la sommatoria delle entrate della  $i$ -esima riga restituisce semplicemente il numero di vicini che possono essere raggiunti dall' $i$ -esimo nodo, per cui quello che si sta calcolando, in ultima analisi, non è altro che il numero medio di vicini per nodo. Nel caso in cui invece la matrice di adiacenza assegnasse un certo peso agli archi, si può generalizzare questo concetto affermando che la sommatoria sulle righe di  $M$  è il numero *effettivo* di vicini al nodo  $i$ , mentre la media di questa è il numero effettivo medio di vicini, denotato  $n$ .

Quando  $N \gg 1$ , si può in ottima approssimazione sostituire un integrale ad una sommatoria, per cui

$$\frac{1}{N^2} \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N f\left(\frac{|x_i - x_j|}{\xi}\right) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \frac{1}{V_\Omega^2} \iint f\left(\frac{|x_i - x_j|}{\xi}\right) dx_i dx_j$$

con  $V_\Omega$  il volume dello spazio, mentre gli integrali vanno intesi su tutte le  $d$  componenti delle rispettive variabili. Definendo la densità di nodi  $\rho = N/V_\Omega$  possiamo quindi scrivere

$$n = \frac{\rho}{V_\Omega} \iint f\left(\frac{|x_i - x_j|}{\xi}\right) dx_i dx_j$$

e  $\lambda_M \geq n$ , per cui possiamo affermare con certezza che una metapopolazione possa persistere se il numero effettivo medio di vicini è maggiore di  $\delta$ , fatto che ci fornisce una stima inferiore della condizione di persistenza. In particolare, questa può facilmente essere calcolata, per determinati kernel, nel caso di  $N \rightarrow \infty$  (e  $V_\Omega \rightarrow \infty$  in modo che  $\rho$  rimanga finito) e allargando il dominio di integrazione su tutto lo spazio. Infatti, con il cambio di variabili  $z = x_i - x_j$ , nel caso di kernel gaussiano, esponenziale e rettangolare (quest'ultimo definisce un grafo geometrico casuale) ci si riconduce ad integrali noti. Per esempio, il kernel esponenziale è definito da

$$f\left(\frac{|x_i - x_j|}{\xi}\right) = \exp\left(-\frac{|x_i - x_j|}{\xi}\right)$$

per cui il numero effettivo medio di vicini è

$$n = \rho \int \exp\left(-\frac{\sqrt{\sum_{i=1}^d z_i^2}}{\xi}\right) dz_1 \dots dz_d = \frac{2\pi^{d/2}\Gamma(d)}{\Gamma(d/2)} \rho \xi^d$$

con  $\Gamma$  funzione gamma e  $z_i$   $i$ -esima componente della nuova variabile  $z$ .

Il kernel gaussiano è invece definito

$$f\left(\frac{|x_i - x_j|}{\xi}\right) = \exp\left(-\frac{|x_i - x_j|^2}{2\xi^2}\right)$$

e quindi il numero effettivo è

$$n = \rho \int \exp\left(-\frac{\sum_{i=1}^d z_i^2}{2\xi^2}\right) dz_1 \dots dz_d = (2\pi)^{d/2} \rho \xi^d.$$

Infine, il kernel rettangolare è definito come

$$f\left(\frac{|x_i - x_j|}{\xi}\right) = \begin{cases} 1 & |x_i - x_j| < \xi \\ 0 & |x_i - x_j| > \xi \end{cases}$$

per cui il numero effettivo medio è pari al volume della sfera  $d$ -dimensionale di raggio  $\xi$ , ossia

$$n = \frac{\pi^{d/2}}{\Gamma(d/2 + 1)} \rho \xi^d.$$

Bisogna evidenziare che per  $d = 1$  il kernel esponenziale e rettangolare danno lo stesso risultato, mentre per  $d = 2$  lo stesso risultato lo si ottiene per il kernel gaussiano e esponenziale, indicando che grandi matrici diverse possono avere approssimativamente lo stesso  $\lambda_M$  e che più kernel possono essere usati per modellizzare la stessa situazione fisica in buona approssimazione.

## Capitolo 4

# Modello Microscopico

Come si è visto, la possibilità di una specie di sopravvivere dipende da un parametro, chiamato capacità di metapopolazione, che incorpora le caratteristiche salienti di un network biologico. Essendo tuttavia stato ricavato in maniera fenomenologica, si rende necessaria una ricavazione di esso che permetta di integrarci le particolarità di un ambiente, consolidando la nostra abilità di capire e prevedere come modifiche di un paesaggio influenzino la capacità di un substrato ecologico di mantenere metapopolazioni.

Il modello descritto in [18, under review] si propone di fare questo; in particolare, descrive la dinamica di una specie in un network di  $N$  nodi, ognuno dei quali ha a disposizione un numero finito di siti colonizzabili. Si differenziano inoltre gli individui che si stabiliscono e rimangono in uno dei nodi (la "popolazione insediata"), e gli individui che invece si muovono tra i nodi cercando di colonizzarli (gli "esploratori").

### 4.1 Dinamica Microscopica

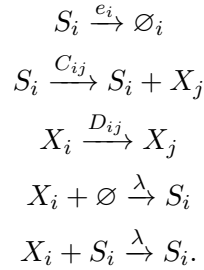
Ogni nodo  $i = 1, \dots, N$  può ospitare una popolazione insediata locale  $S_i$ , dove  $S$  denota gli individui mentre  $i$  il nodo di appartenenza; il numero di individui è denotato con  $S_i$  e si assume che  $\max([S_i]) = M$  (chiaramente, denotando con  $\emptyset_i$  i siti vuoti,  $S_i + \emptyset_i = M$ ). Questi individui muoiono con un rate  $e_i$ , ma possono produrre esploratori  $X_i$  che visitano un nodo  $j$  vicino con un tasso  $C_{ij}$ . Una volta nato l'esploratore, questo si diffonde lungo il grafo con un tasso di diffusione  $D_{ij} = D_{i \rightarrow j}$  (l'esploratore viene allora denotato con  $X_j$ ), colonizzando uno dei siti di un nodo esplorato con un tasso  $\lambda$ . Intuitivamente, se il sito è già vuoto lo colonizza interrompendo il suo spostamento, altrimenti muore nel processo, come se fosse una diffusione con un tempo di blocco stocastico che segue un processo di Poisson. Il tasso di diffusione lo si scrive senza perdita di generalità  $D_{ij} = DA_{ij}$ , con  $D$  tasso base e  $A_{ij}$  elemento della matrice di adiacenza del grafo.

Per la colonizzazione, si è scelta l'espressione  $C_{ij} = c_i h(D, \lambda) A_{ij}$ , con  $c_i$  tasso di colonizzazione e  $h$  funzione che stabilisce l'effettiva possibilità di inizio di colonizzazione.  $h$  dunque deve essere adimensionale (sia  $C_{ij}$  che  $c_i$  lo sono), per cui  $h = h(D/\lambda)$ . Il parametro  $f = D/\lambda$  può essere denominato efficienza di esplorazione, in quanto prescrive quanto lontano gli esploratori si diffondano prima di stabilirsi: per  $D \ll \lambda$  gli esploratori rimangono vicini al nodo originario, altrimenti si disperderanno notevolmente prima di stabilirsi.

Nei processi descritti sopra, la matrice di adiacenza non è stata necessariamente definita come simmetrica, anzi, è stata lasciata sufficientemente generale da poter essere associata ad un grafo pesato non direzionale, per permettere di studiare situazioni più generali. Tuttavia, di devono porre le restrizioni  $D_{ij} = 0$  se due nodi non sono connessi, oltre che  $D_{ii} = 0$  e  $C_{ii} = 0$ .

## 4.2 Rate Equations

Le reazioni precedentemente menzionate possono essere schematizzate come



È possibile introdurre altre reazioni, come il processo di riproduzione, ma queste non cambierebbero qualitativamente i risultati.

Per descrivere la dinamica del sistema, è necessario far ricorso alla master equation completa, usando una probabilità  $p([\bar{S}], [\bar{X}], t)$ , dove  $[\bar{S}] = ([S_1], \dots, [S_N])$  e  $[\bar{X}] = ([X_1], \dots, [X_N])$  sono rispettivamente il numero di insediati e esploratori nei nodi. Chiaramente, il numero medio di un tipo di individui lo si ricava da

$$\begin{aligned}
 \langle S_i \rangle(t) &= \sum_{[S_i]=0}^M [S_i] p(S_i, t) \\
 \langle X_i \rangle(t) &= \sum_{[X_i]=0}^M [X_i] p(X_i, t),
 \end{aligned}$$

in cui  $p(S_i, t)$  e  $p(X_i, t)$  sono le probabilità marginalizzate, mentre la loro evoluzione nel tempo può essere ricavata seguendo i conti riportati nella sezione 2.3.2, tuttavia prestando attenzione al termine di diffusione che compare nelle equazioni per gli esploratori:

$$\begin{aligned}
 \frac{d \langle S_i \rangle}{dt} &= -e_i \langle S_i \rangle + \lambda(M - \langle S_i \rangle) X_i \\
 \frac{d \langle X_i \rangle}{dt} &= - \left[ \lambda M \langle X_i \rangle - h \left( \frac{D}{\lambda} \right) \sum_{j=1}^N A_{ji} c_j \langle S_i \rangle \right] + D \sum_{j=1}^N (A_{ji} \langle X_j \rangle) - A_{ij} \langle X_i \rangle.
 \end{aligned} \tag{4.1}$$

Si può inoltre definire la densità della popolazione insediata come  $\rho_i = \langle S_i \rangle / M$  e il numero di esploratori per sito vuoto come  $x_i = \langle X_i \rangle / M$ , cosicché riscaldando  $\lambda \rightarrow \lambda / M$ , scelta dovuta a mantenere sensate le equazioni e a tener conto del fatto che ogni esploratore può scegliere uno di  $M$  siti, si può scrivere

$$\begin{aligned}
 \dot{\rho}_i &= -e_i \rho_i + \lambda(1 - \rho_i) x_i \\
 \dot{x}_i &= - \left[ \lambda x_i - h \left( \frac{D}{\lambda} \right) \sum_{j=1}^N A_{ji} c_j \rho_j \right] + D \sum_{j=1}^N (A_{ji} x_j - A_{ij} x_i).
 \end{aligned} \tag{4.2}$$

### 4.2.1 Approssimazione Quasistazionaria

Le assunzioni chiave che vengono ora fatte sono che non si osservino direttamente gli esploratori e che la loro dinamica sia molto più veloce di quella degli insediati, da cui ne consegue l'approssimazione quasistazionaria

$$\dot{x}_i = 0 \quad \forall i. \tag{4.3}$$

Questa condizione permette di derivare un'equazione per  $\rho_i$  che non dipende dalla densità degli esploratori, oltre che essere formalmente simile alla generalizzazione del modello di Hanski e Ovaskainen. Infatti, inserendo  $f = D/\lambda$  in 4.3 si ottiene inizialmente

$$0 = - \left[ \lambda x_i - h(f) \sum_{j=1}^N A_{ji} c_j \rho_j \right] + D \sum_{j=1}^N (A_{ji} x_j - A_{ij} x_i),$$

da cui si può esplicitare la densità degli esploratori. Infatti, con la notazione in uso nella sezione 4.1, si scrive

$$\begin{aligned} 0 &= - \left[ \lambda x_i - \sum_{j=1}^N C_{ji} \rho_j \right] + D \sum_{j=1}^N (A_{ji} x_j - A_{ij} x_i) = \\ &= -\lambda x_i + \sum_{j=1}^N C_{ji} \rho_j + D \sum_{j=1}^N (A_{ji} x_j - A_{ij} x_i) \implies \\ &\implies \lambda \left[ x_i - f \sum_{j=1}^N (A_{ji} x_j - A_{ij} x_i) \right] = \sum_{j=1}^N C_{ji} \rho_j. \end{aligned}$$

Una notevole semplificazione è data introducendo nel membro a sinistra la matrice  $\hat{F}$ , i cui elementi sono definiti come

$$F_{ij} = \delta_{ij} - f L_{ji}$$

in cui si è introdotta la matrice Laplaciana in uscita del grafo

$$L_{ij} = \delta_{ij} \left( \sum_j A_{ij} \right) - A_{ij} \equiv \delta_{ij} q_i - A_{ij}.$$

Effettivamente, siccome

$$\begin{aligned} \sum_j F_{ij} x_j &= \sum_j \left[ \delta_{ij} - f \delta_{ij} \sum_l A_{il} + f A_{ji} \right] x_j = x_i + f \sum_j \sum_l \delta_{ij} A_{il} x_j - f \sum_j A_{ji} x_j = \\ &= x_i + f \sum_l A_{il} x_i - f \sum_j A_{ji} x_j = x_i - f \left( \sum_j A_{ji} x_j - A_{ij} x_i \right) \end{aligned}$$

la 4.2.1 può essere riscritta come

$$\lambda \hat{F} \bar{x} = \hat{C}^T \bar{\rho}$$

da cui

$$\lambda \bar{x} = \hat{F}^{-1} \hat{C}^T \bar{\rho}, \quad (4.4)$$

che va inserita nella 4.2, ricavando per l' $i$ -esimo nodo

$$\dot{\rho}_i = -e_i \rho_i + (1 - \rho_i) \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^N (\hat{F}^{-1})_{ik} C_{jk} \rho_j, \quad (4.5)$$

come volevasi ottenere. Per capire meglio le proprietà dell'accoppiamento tra i nodi nelle equazioni precedenti, è necessario quindi poter calcolare l'inversa di  $\hat{F}$ , operazione generalmente difficile ma che, in questo caso particolare, si può facilmente fare sfruttando l'identità di Woodbury<sup>23</sup>

$$\hat{F}^{-1} = (\hat{G} - \hat{E})^{-1} = \hat{G}^{-1} + \hat{G}^{-1} \hat{E} (\hat{G} - \hat{E})^{-1} = \sum_{n=0}^{\infty} (\hat{G}^{-1} \hat{E})^n \hat{G}^{-1}, \quad (4.6)$$

dove si sono poste  $\hat{G} = \mathbb{1}$  matrice di identità e  $\hat{E} = -f \hat{L}^T$ . La sommatoria in questa equazione va intesa nella sua continuazione analitica; l'equazione inoltre è valida solo se l'inversa di  $\hat{F}$  esiste. Allora

$$\hat{F}^{-1} = \sum_{n=0}^{\infty} (\hat{G}^{-1} \hat{E})^n \hat{G}^{-1} \sum_{n=0}^{\infty} \left[ \mathbb{1} (-f \hat{L}^T) \right]^n \mathbb{1}$$

da cui

$$\hat{F}^{-1} = \sum_{n=0}^{\infty} (-1)^n f^n (\hat{L}^T)^n. \quad (4.7)$$

Quest'espressione può essere ulteriormente semplificata, sfruttando la continuazione analitica della funzione ipergeometrica generalizzata

$$\sum_{n=0}^{\infty} (-1)^n (f\omega_k)^n = {}_1F_0(1; ; -f\omega_k) = \frac{1}{1+f\omega_k}$$

dove  $\omega_i$  rappresenta l' $i$ -esimo autovalore di  $\hat{L}^T$  associato all'autovettore  $\bar{v}^{(i)}$ . Denotata  $\hat{V}$  la matrice degli autovettori ( $(\hat{V})_{ij} = v_i^{(j)}$ ), si può ricavare una formula esplicita per il calcolo dell'inversa:

$$(F^{-1})_{ij} = \sum_{k=1}^N \frac{V_{ik}(V^{-1})_{kj}}{1+f\omega_k}. \quad (4.8)$$

Si può verificare immediatamente che  $FF^{-1} = \mathbb{1}$  per tutti i valori di  $f$ , validando l'assunzione della continuazione analitica.

### 4.3 Kernel di Diffusione

Perché ci sia una migliore corrispondenza tra l'equazione 4.5 e il modello HO, si introduce il kernel di diffusione

$$K_{ji} := \sum_{k=1}^N (\hat{F}^{-1})_{ik} \frac{C_{jk}}{c_j}, \quad (4.9)$$

che, sfruttando i risultati precedenti, conduce a una formula che mostra l'accoppiamento tra i nodi  $i$  e  $j$ -esimo

$$K_{ji} = h(f) \sum_{l=1}^N A_{jl} \sum_{k=1}^N \frac{V_{ik}(V^{-1})_{kl}}{1+f\omega_k}, \quad (4.10)$$

oltre che al modello generale per la metapopolazione

$$\dot{\rho}_i = -e_i \rho_i + (1 - \rho_i) \sum_{j=1}^N K_{ji} c_j \rho_j. \quad (4.11)$$

Sfruttando le proprietà della Laplaciana, in particolare considerando che il suo autovalore minore è sempre 0 con autovettore  $(1, \dots, 1)/\sqrt{N}$ , si può riscrivere la 4.10 in maniera più agevole:

$$K_{ji} = h(f) \sum_{l=1}^N A_{jl} \frac{(V^{-1})_{1l}}{\sqrt{N}} + h(f) \sum_{l=1}^N A_{jl} \sum_{k=2}^N \frac{V_{ik}(V^{-1})_{kl}}{1+f\omega_k} \quad (4.12)$$

dove si è scelto l'ordinamento  $0 = \omega_1 < \dots < \omega_N$ .

L'interpretazione fisica della matrice di diffusione è inoltre evidenziata particolarmente bene nel caso di grafi  $q$ -regolari (grafi i cui nodi hanno tutti grado  $q$ ) dall'identità di Woodbury. Infatti, in questo caso particolare vale

$$F_{ij} = (1 + fq) \delta_{ij} - fA_{ji} \equiv G_{ij} - E_{ij} \quad (4.13)$$

che comporta, usando nuovamente l'identità di Woodbury,

$$\begin{aligned} (F^{-1})_{ij} &= \sum_{n=0}^{\infty} \sum_l \left[ \left( \sum_{m=0}^n \frac{\delta_{im}}{1+fq} fA_{jm} \right) \right]_{il} \frac{\delta_{lj}}{1+fq} = \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} \sum_l \left( \frac{f}{1+fq} \right)^n (A^n)_{li} \frac{\delta_{lj}}{1+fq} \end{aligned}$$



e calcolando il prodotto tra la matrice di adiacenza e la matrice identità

$$(\hat{F}^{-1})_{ij} = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{f^n}{(1+fq)^{n+1}} (\hat{A}^n)_{ji}, \quad (4.14)$$

in cui si nota che la sommatoria in 4.14 è la somma sui possibili cammini di lunghezza  $n$  da  $i$  a  $j$ , determinati dagli elementi dell'  $n$ -esima potenza della matrice di adiacenza  $\hat{A}$ . Inoltre, ogni percorso è pesato tramite il valore di  $f$ , che determina quanto un esploratore possa diffondersi. Questa sommatoria ha come risultato

$$(\hat{F}^{-1})_{ij} = \sum_{k=1}^N \frac{U_{ik}U_{kj}^{-1}}{1+f(q-\gamma_k)},$$

con  $\gamma_i$  è l' $i$ -esimo autovalore della matrice di adiacenza mentre  $\hat{U}$  la matrice degli autovalori.

## 4.4 Stime della Capacità di Metapopolazione

Sostituendo  $c_i = cA_i$  e  $e_i = a/A_i$  nella 4.11, si giunge ad una formula simile a quella ricavata dal modello HO, dove però la sopravvivenza della specie è determinata dalla matrice  $M_{ij} = K_{ij}A_iA_j$  e dal suo autovalore principale  $\lambda_M$ , che però dipende dalla forma della funzione  $h$ . Per far sì che il modello non diverga ma saturi ad un certo valore  $\zeta$  quando  $f$  è molto grande, si è posto che  $h(f)$  sia una funzione di Monod del tipo

$$h(f) = \frac{\zeta}{1+1/f} \quad (4.15)$$

anche se i risultati che ne dipendono rimangono qualitativamente invariati per altre definizioni di  $h$  che rispettino le stesse assunzioni di partenza.

Sebbene non si possa trovare un'espressione analitica generale per  $\lambda_M$ , la si può calcolare in certi limiti per grafi non direzionali. Per esempio, per  $f \rightarrow 0$  si ha che gli elementi di matrice  $K_{ij}$  ottenuti dalla 4.10 tenderanno a 0, di conseguenza  $\lambda_M \rightarrow 0$ , come ci aspettava.

Nel caso opposto, ossia, nel limite in cui la diffusione domina, si ha invece che la 4.12 diventa

$$K_{ji} \xrightarrow{f \rightarrow \infty} h(f) \sum_{l=1}^N \frac{A_{jl}(V^{-1})_{il}}{\sqrt{N}} \quad \forall i, \quad (4.16)$$

ossia l'effettivo accoppiamento tra i nodi  $i$  e  $j$  non dipende da  $i$ , quindi gli esploratori possono esplorarli tutti uniformemente. Nel caso  $A_i = A_j = A \forall i, j$ , per grafi non direzionali si può ricavare la capacità di metapopolazione da questa equazione

$$\lambda_M \xrightarrow{f \rightarrow \infty} A^2 \frac{\zeta}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{l=1}^N A_{jl} = A^2 \frac{\zeta}{N} \sum_{i=1}^N q_i = A^2 \zeta \langle q \rangle \quad (4.17)$$

dove  $\langle q \rangle$  è il grado medio dei nodi del grafo.

## 4.5 Confronto con il Modello HO

Dai risultati precedenti si nota chiaramente che la persistenza di una specie dipende fortemente dalle caratteristiche topologiche del network. In particolare, ci si aspetta che a network con un alto numero di connessioni per nodo sarà associata una grande capacità di metapopolazione, mentre per ambienti frammentati ci si aspetta una minore capacità e quindi una maggiore probabilità di estinzione.

Un caso particolare di grafo che conduce a risultati interessanti è il grafo ad anello, in quanto in questo caso si nota un andamento esponenziale del kernel, come già intuito da Hanski nel suo modello fenomenologico. Per verificare questo, è sufficiente calcolare il kernel esplicitamente tramite l'espressione 4.10 per un grafo ad anello ad  $N$  nodi e poi verificare che la relazione tra gli elementi  $K_{ij}$

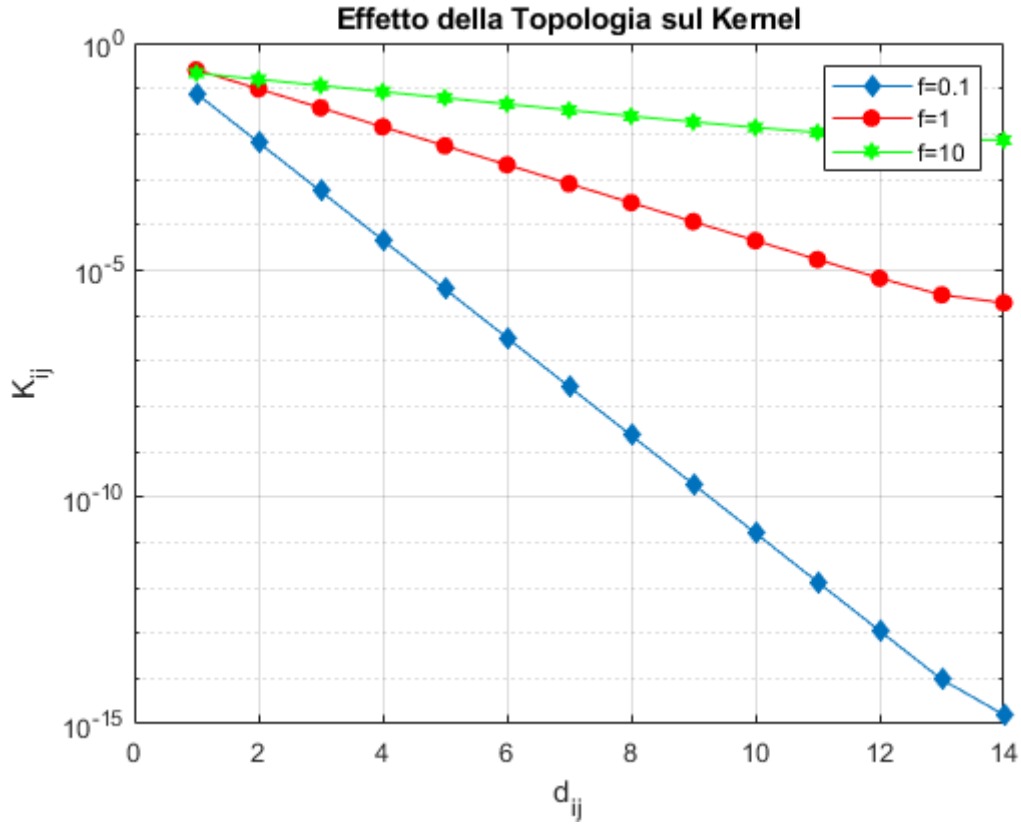


Figure 4.1: Grafico in scala semilogaritmica del kernel di diffusione in funzione del cammino per un grafo ad anello con 28 nodi. La pendenza della retta varia a grandi valori di  $d_{ij}$  a causa di errori numerici

e la lunghezza del cammino  $d_{ij}$  dal nodo  $i$  al nodo  $j$  sia esponenziale, come mostrato nel grafico 4.1. Dallo stesso grafico, si può notare inoltre che all'aumentare di  $f$  diminuisce la pendenza delle rette, ossia l'efficienza di diffusione aumenta quanto più lentamente decade il kernel.

Si possono tracciare ulteriori paragoni con il modello HO, ma per fare ciò è necessario poter definire in modo appropriato la distanza media di migrazione  $\xi$ . Ricordando che il modello HO utilizza un kernel i cui elementi di matrice fuori diagonale sono

$$K_{ij}^H = \exp\left(-\frac{d_{ij}}{\xi}\right),$$

è naturale definire allora, per un kernel generico  $K$ ,

$$\xi = -\frac{\langle d \rangle}{\langle \log(K) \rangle}$$

dove

$$\langle d \rangle = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i} d_{ij}$$

è la distanza media e

$$\langle K \rangle = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i} K_{ij}$$

è il valor medio del kernel usato. Da qui risulta che la distanza media di migrazione è una funzione non lineare sia di  $f$  che di  $\xi$ . Effettivamente, siccome la pendenza delle rette nel grafico 4.1 dipendono da  $f$ , si poteva già intuire che all'aumentare di questa si incrementi anche la lunghezza caratteristica associata al decadimento esponenziale, implicando un maggior accoppiamento tra nodi a grandi distanze tra loro e una relazione diretta tra l'efficienza di esplorazione  $f$  e la distanza di diffusione media  $\xi$ .

## 4.6 Effetti della Topografia Ambientale

Quando si studiano ambienti reali, non è solo la topologia del grafo a determinare le caratteristiche di una metapopolazione, bensì anche la conformazione geografica di un territorio contribuisce in maniera importante:<sup>2</sup> la presenza di fiumi o di altri ostacoli naturali possono, per esempio, aumentare la distanza effettiva tra due aree, e il modello HO e il modello microscopico tengono conto di queste caratteristiche topografiche di un territorio in maniera nettamente diversa, come di seguito mostrato.

A titolo d'esempio, si possono utilizzare gli HydroSHEDS Digital Elevation Models (DEM),<sup>13</sup> che forniscono dati sulle altitudini con una risoluzione di 15 arcosecondi raccolti dalla NASA Shuttle Radar Topography Mission, permettendo di analizzare come le differenze di altitudine influenzano i modelli di metapopolazione. Sono state selezionate per lo studio una parte del fiume Ene in Perù, nella regione delle Ande, e del fiume Kauriala in Nepal, nella catena dell'Himalaya. Su queste si può costruire una griglia di punti per cui sono noti i valori di latitudine, longitudine e altitudine, che assumeranno il ruolo di coordinate spaziali nei due modelli. Si può quindi definire un kernel esponenziale HO che derivato da una matrice delle distanze dipendente dall'altezza e da una distanza di migrazione caratteristica  $\xi$ . Il modello microscopico invece può essere adattato in modo che l'effetto di diffusione sia preponderante nel caso di discesa piuttosto che di salita, definendo il coefficiente di diffusione

$$D_{ij} = Dg(z_j - z_i) \quad (4.18)$$

dove  $z_i$  rappresenta l'altitudine dell' $i$ -esimo pixel mentre  $g$  deve essere una funzione dipendente dalla differenza di elevazione; si può ragionevolmente porre

$$g(z_j - z_i; \beta) = a + b \exp[-\beta(z_i - z_j)]$$

dove i parametri  $a$  e  $b$  sono definiti dimodoché  $g \in [0, 1]$  mentre  $\beta$  stabilisce la soppressione di diffusione in salita. Fatte queste scelte, il network di diffusione è sia pesato che direzionale.

Le previsioni dei due modelli per la densità della popolazione insediata, al variare dei parametri di

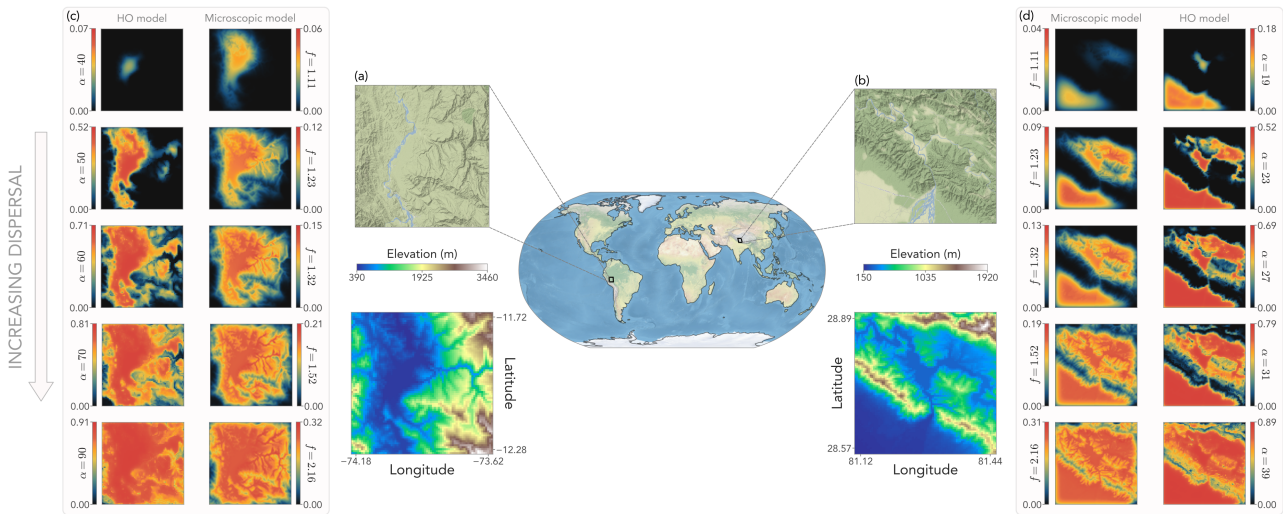


Figure 4.2

diffusione  $\xi$  e  $f$ , sono state ricavate e riassunte nella figura 4.2 dagli autori di [18, under review]. Si nota in entrambi i modelli che, per valori piccoli dei parametri di diffusione, la popolazione sopravvive esclusivamente nelle zone a minor altitudine e solo aumentando i valori dei parametri aumenta la probabilità che esplori punti ad elevazione maggiore. Tuttavia, mentre nel modello HO la specie tende ad occupare immediatamente soltanto le zone ad altezza inferiore, nel modello microscopico la densità si distribuisce in maniera graduale secondo un gradiente di elevazione.

Questo è dovuto al fatto che il modello HO tiene conto solo della distanza tra due punti, per cui la colonizzazione da esso descritta avviene uniformemente in punti alla stessa altitudine in zone molto connesse. Nel modello microscopico, invece, la discesa è favorita rispetto alla salita, e quindi i gradienti di altitudine sono già codificati nella dinamica, rispecchiando evidentemente caratteristiche topografiche nei risultati.



## Capitolo 5

# Conclusioni

In questa tesi è stato presentato un modello microscopico di metapopolazione sviluppato dagli autori di [18, under review] tenendo conto dal modello fenomenologico precedentemente proposto da Hanski e Ovaskainen. Entrambi i modelli sono rilevanti perché permettono di determinare la persistenza di una metapopolazione mediante unicamente un parametro, ossia la capacità di metapopolazione. Tuttavia, mentre il modello di Hanski e Ovaskainen dipende dalla particolare scelta di un certo kernel di colonizzazione intuibile soltanto fenomenologicamente, il modello microscopico permette di tener conto esplicitamente dei complessi meccanismi che guidano la dinamica di fondo. Inoltre, permette di considerare interazioni asimmetriche, adatte a descrivere situazioni reali dove la diffusione tende a manifestarsi in una direzione preferenziale a causa di caratteristiche topografiche del luogo.

Sarà cruciale in ricerche future quantificare il costo associato alla produzione di esploratori e come questo impatti il bilancio tra gli effetti di esplorazione e colonizzazione, essendo questa produzione un aspetto fondamentale del funzionamento del modello. Inoltre sarebbe interessante codificare come le informazioni raccolte durante i processi di esplorazione e colonizzazione influiscano sulla scelta di zone dove stanziarsi, specialmente considerando che è naturale assumere ci siano differenze tra specie, anche dovute ad effetti evolutivisti,<sup>17</sup> nelle strategie di diffusione. Infine, ci si aspetta che ulteriori effetti stocastici possano essere quantitativamente analizzati mediante un'espansione di Kramers-Moyal a ordini superiori della master equation che governa il modello microscopico.<sup>11</sup> Queste analisi quantitative aprono le porte ad un'investigazione su come le complesse dinamiche ecologiche possono spiegare i diversi kernel osservati,<sup>4</sup> oltre a fornire, riguardo i processi alla base della colonizzazione, un decisivo approfondimento che prima non era possibile.



# Bibliography

- [1] Sandro Azaele, Samir Suweis, Jacopo Grilli, Igor Volkov, Jayanth R. Banavar, and Amos Maritan. Statistical mechanics of ecological systems: Neutral theory and beyond. *Reviews of Modern Physics*, 88(3):035003, July 2016.
- [2] Catherine Badgley, Tara M. Smiley, Rebecca Terry, Edward B. Davis, Larisa R.G. DeSantis, David L. Fox, Samantha S.B. Hopkins, Tereza Jezkova, Marjorie D. Matocq, Nick Matzke, Jenny L. McGuire, Andreas Mulch, Brett R. Riddle, V. Louise Roth, Joshua X. Samuels, Caroline A.E. Strömberg, and Brian J. Yanites. Biodiversity and Topographic Complexity: Modern and Geohistorical Perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(3):211–226, March 2017.
- [3] Hal Caswell. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass, 2nd ed edition, 2001.
- [4] Jean Clobert, Michel Baguette, Tim G. Benton, and James M. Bullock, editors. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press, September 2012.
- [5] Crispin W. Gardiner. *Handbook of Stochastic Methods*. Springer Berlin Heidelberg, 2004.
- [6] G. F. Gauze. *The struggle for existence*. Hafner, New York, 1969. OCLC: 2232390.
- [7] Jacopo Grilli, György Barabás, and Stefano Allesina. Metapopulation Persistence in Random Fragmented Landscapes. *PLOS Computational Biology*, 11(5):e1004251, May 2015.
- [8] I. Hanski. *Metapopulation Ecology*. Metapopulation Ecology. OUP Oxford, 1999.
- [9] Ilkka Hanski and Otso Ovaskainen. Hanski i, ovaskainen o.. the metapopulation capacity of a fragmented landscape. *nature* 404: 755-758. *Nature*, 404:755–8, 05 2000.
- [10] Stephen P. Hubbell. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Number 32 in Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton, 2001.
- [11] N. G. van Kampen. *Stochastic processes in physics and chemistry*. North-Holland personal library. Elsevier, Amsterdam ; Boston, 3rd ed edition, 2007. OCLC: ocm81453662.
- [12] Edward H Kerner. A statistical mechanics of interacting biological species. *The bulletin of mathematical biophysics*, 19:121–146, 1957.
- [13] Bernhard Lehner, Kristine Verdin, and Andy Jarvis. New Global Hydrography Derived From Spaceborne Elevation Data. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 89(10):93, 2008.
- [14] R. Levins. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3):237–240, September 1969.
- [15] Robert MacArthur. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1(1):1–11, 1970.
- [16] Robert H. MacArthur and Edward O. Wilson. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 2001.

- [17] Lisa C. McManus, Edward W. Tekwa, Daniel E. Schindler, Timothy E. Walsworth, Madhavi A. Colton, Michael M. Webster, Timothy E. Essington, Daniel L. Forrest, Stephen R. Palumbi, Peter J. Mumby, and Malin L. Pinsky. Evolution reverses the effect of network structure on metapopulation persistence. *Ecology*, 102(7):e03381, July 2021.
- [18] Giorgio Nicoletti, Prajwal Padmanabha, Sandro Azaele, Samir Suweis, Andrea Rinaldo, and Amos Maritan. Emergent encoding of dispersal network topologies in spatial metapopulation models. In *Proceedings of the National Academy of Science*, 2023.
- [19] Jonathan Roughgarden, Robert M. May, and Simon A. Levin, editors. *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press Two Rivers Distribution [Distributor], Princeton, Jackson, April 2016. OCLC: 1175621569.
- [20] Igor Volkov, Jayanth R. Banavar, Stephen P. Hubbell, and Amos Maritan. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424(6952):1035–1037, August 2003.
- [21] V. Volterra. Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together. *ICES Journal of Marine Science*, 3(1):3–51, April 1928.
- [22] S.G. Walker and P. Van Mieghem. On lower bounds for the largest eigenvalue of a symmetric matrix. *Linear Algebra and its Applications*, 429(2-3):519–526, July 2008.
- [23] M.A. Woodbury and Princeton University. Department of Statistics. *Inverting Modified Matrices*. Memorandum Report / Statistical Research Group, Princeton. Department of Statistics, Princeton University, 1950.