

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea in Fisica

Tesi di Laurea

Un approccio ai sistemi ecologici complessi: analisi della
teoria neutrale e a nicchie

Relatore

Prof. Amos Maritan

Laureando

Daniele Romano

Anno Accademico 2017/2018

Sommario

I modelli teorici più generali sono costruiti indipendentemente dalle dinamiche specifiche individuali, in modo da poter aggirare l'assenza di conoscenze specifiche. A partire dall'ipotesi neutrale per prevedere l'equilibrio di una singola nicchia ecologica, ereditato dagli studi di Hubble, si può applicare a una comunità ecologica per ottenere una teoria che consideri sia le differenze fra le nicchie sia i processi migratori e la stocasticità demografica. L'ipotesi di neutralità può però essere alleggerita, spostando l'attenzione sul disordine delle relazioni interne al sistema studiato. Viene quindi proposto un modello generale per un pool di specie che attraversano e assemblano un ecosistema. La validità e l'espandibilità di questo modello permettono di approfondire lo studio degli aspetti di una rete ecologica (ma anche di altre tipologie di reti) significativi all'equilibrio, e nello specifico quando è sufficiente randomizzare le relazioni per ottenere previsioni sufficientemente buone.

Indice

1	Introduzione	1
2	Modello della popolazione	3
2.1	Neutral theory	3
3	Teoria a nicchie	7
3.1	Modello per comunità	8
3.1.1	Introduzione stocasticità	9
3.1.2	Approssimazione lineare del community model	11
3.2	Proprietà comunitarie	13
3.3	Osservazioni sul modello comunitario	14
4	Assemblamento generico di comunità complesse	15
4.1	Caratteristiche modelli simulati	16
4.1.1	Risposta funzionale	16
4.1.2	Struttura della rete	17
4.1.3	Parametrizzazione	18
4.1.4	Caratteristiche delle distribuzioni	19
4.2	Confronto dei risultati	20
4.3	Modello di riferimento	21
4.3.1	Risoluzione analitica del modello di riferimento	21
4.3.2	Calcoli	21
4.4	Confronto risultati analitici e simulati	24
4.5	Osservazioni	26
5	Conclusioni	27
A	Distribuzione all'equilibrio del population model	29
A	Distribuzione all'equilibrio del population model	31
	Bibliografia	47

Introduzione

In questo elaborato verranno mostrati diversi modelli di ecosistemi. Lo studio non comprende l'evoluzione temporale del sistema ma sfrutta le equazioni dell'equilibrio grazie all'utilizzo delle equazioni di Lotka-Volterra. L'equilibrio qui trattato, piuttosto che essere limitato all'abbondanza delle specie, riguarda il processo d'assemblaggio con nascite, morti e invasioni che va a definire una configurazione delle popolazioni costante in opportune scale temporali.

Nel secondo capitolo lo studio riguarda un'unica nicchia ecologica: a partire dall'equazione logistica con immigrazione verrà introdotta la stocasticità demografica. L'estesa validità di questo modello è dovuta all'ipotesi neutrale [7] che media le interazioni degli individui con l'ambiente rendendole indipendenti dalla specie di appartenenza. L'evoluzione temporale riguarderà quindi solo l'abbondanza della specie, permettendo uno studio del processo in chiave markoviana. Le proprietà di questi processi sono note, soprattutto in condizioni stazionarie, permettendo una risoluzione analitica dell'equilibrio della nicchia isolata.

Il terzo capitolo estende quello precedente tramite il formalismo di Lotka-Volterra per fare interagire diverse nicchie. Si riesce così a superare l'empasse ecologico che separava le dinamiche neutrali da quelle fra nicchie, che quindi dovevano essere caratterizzate, grazie all'interazione deterministica (i coefficienti del sistema d'equazioni differenziali sono costanti) fra popolazioni che evolvono compiendo una passeggiata aleatoria. Per evitare di dover affrontare problemi troppo complessi, si mantiene un'ipotesi di neutralità che rende i coefficienti appena citati uguali per tutte le equazioni scalari del sistema. A questo grado di complessità si perderà la possibilità di risolvere analiticamente il caso generale ma sono offerte approssimazioni e proprietà del sistema da osservare per riuscire a notare proprietà emergenti della comunità intera.

Nel quarto capitolo viene presentato un modello molto più generale nel quale si può descrivere l'intero pool di specie e risorse che contribuiscono all'assemblaggio: la descrizione può essere sia meccanicistica sia statistica. La descrizione si traduce in opportuni coefficienti e parametrizzazioni delle equazioni di Lotka-Volterra. Dalla risoluzione numerica di queste si calcolano le proprietà della comunità: queste proprietà sono anche predette dai 4 parametri di riferimento; in caso di predizioni errate, il costrutto teorico fornisce molto spazio a estensioni che ne generalizzano l'applicabilità a un costo analitico-computazionale minimo.

Modello della popolazione

Una descrizione possibile della dinamica di una singola specie è l'equazione logistica, dovuta a Pierre Verhulst (1845-1847): $\frac{d\mathbf{N}}{dt} = r\mathbf{N}\left(1 - \frac{\mathbf{N}}{K}\right)$

Si tratta di un'equazione differenziale a variabili separabili della popolazione \mathbf{N} , nella quale r è la crescita intrinseca mentre K rappresenta la carrying capacity/(capacità di sostentamento del sistema); infatti per $N > K$ la popolazione decresce. Non è di nostro interesse esplicitare la soluzione di questa equazione perché modella il sistema come chiuso. Gli ecosistemi sono invece aperti, quindi la popolazione locale studiata ammette l'immigrazione di individui: questo fenomeno comporta la somma della rate d'immigrazione μ al membro destro.

$$\frac{d\mathbf{N}}{dt} = r\mathbf{N}\left(1 - \frac{\mathbf{N}}{K}\right) + \mu \quad (2.1)$$

Imponendo l'equilibrio si ottiene la singola soluzione con valore $N^* = \frac{K}{2}\left(1 + \sqrt{1 + 4\frac{\mu}{rK}}\right)$ e si verifica che è globalmente stabile.

La presenza del rapporto $\frac{\mu}{rK}$ evidenzia come l'importanza dell'immigrazione è controllata dai parametri di crescita della popolazione interni al sistema: l'immigrazione è più significativa in sistemi dove la crescita è difficoltosa, invece del contrario.

Neutral theory

La generalità dell'equazione logistica è estendibile introducendo la stocasticità in modo tale che l'approssimazione lineare mantenga le previsioni del modello completamente deterministico.

Questa aleatorietà permette di utilizzare N non solo per descrivere un'unica specie, bensì un'intera nicchia ecologica: le varie specie contenute in essa condividono le risorse estratte dall'ambiente e il rapporto con le altre specie. Questa teorizzazione di un'unico set di parametri condiviso da tutte le specie permette di concentrare l'attenzione sugli eventi individuali rendendoli neutrali nel senso che le probabilità pro-capite di nascita, morte o migrazione sono indipendenti dalla specie d'appartenza: la forma mentis alla base di questo ragionamento è dovuta alla monografia di S.P. Hubbel 'The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography' che ha ottenuto numerose validazioni empiriche in varie nicchie.

La stocasticità si ottiene discretizzando \mathbf{N} la cui evoluzione è una successione temporale di $\delta\mathbf{N} = \{-1, 0, 1\}$, rendendola una passeggiata aleatoria.

L'assenza di assunzioni specifiche e il grande ruolo della randomicità fornisce un null model estremamente generale utile per fare confronti, soprattutto nelle opportune scale geografiche e temporali.

Il valore dei singoli $\delta\mathbf{N}$ è connesso ai rate di nascita q_+ e morte q_- , tramite le probabilità

$\mathbb{P}[\delta\mathbf{N} = +1|\mathbf{N} = N] = q_+(N)\delta t$ e $\mathbb{P}[\delta\mathbf{N} = -1|\mathbf{N} = N] = q_-(N)\delta t$ e $\mathbb{P}[\delta\mathbf{N} = 0|\mathbf{N} = N] = 1 - (q_+(N) + q_-(N))\delta t$, scelti in modo tale da conservare la parte deterministica.

Notiamo che la dipendenza dai rate dall'ultimo valore di N , e non dai precedenti, implica che siamo in presenza di un processo markoviano: questa caratteristica permette di ricavare analiticamente la distribuzione all'equilibrio, i conti sono presenti in appendice.

Dal calcolo di media e varianza di $\delta\mathbf{N}$, condizionato a $\mathbf{N} = N$ si ottiene, trascurando i termini in $(\delta t)^2$:

$$\mathbb{E}[\delta\mathbf{N}|\mathbf{N} = N] = (q_+(N) - q_-(N))\delta t \quad (2.2)$$

$$\text{Var}[\delta\mathbf{N}|\mathbf{N} = N] = \mathbb{E}[\delta\mathbf{N}^2|\mathbf{N} = N] - \mathbb{E}[\delta\mathbf{N}|\mathbf{N} = N]^2 = \mathbb{E}[\delta\mathbf{N}^2|\mathbf{N} = N] + O(\delta t^2) = (q_+(N) + q_-(N))\delta t \quad (2.3)$$

Per esplicitare la coesistenza di determinismo e stocasticità, siamo adesso in grado di scrivere l'equazione differenziale stocastica:

$$\delta\mathbf{N} = \mathbb{E}[\delta\mathbf{N}] + \sqrt{\text{Var}[\delta\mathbf{N}]} \mathbf{E} \quad (2.4)$$

Dove \mathbf{E} è una variabile aleatoria con media nulla e varianza unitaria. Successivamente linearizziamo la parte deterministica attorno all'equilibrio N^* e approssimiamo la parte stocastica con i valori assunti all'equilibrio, oltre a scegliere una distribuzione normale \mathbf{G} per \mathbf{E} .

$$\begin{aligned} \delta\mathbf{N} &= \left(\frac{dq_+}{dN}(N^*) - \frac{dq_-}{dN}(N^*) \right) (\mathbf{N} - N^*)\delta t + \sqrt{(q_+(N^*) + q_-(N^*))} \sqrt{\delta t} \mathbf{G} \\ &= \lambda(\mathbf{N} - N^*)\delta t + \sigma\sqrt{\delta t} \mathbf{G} \end{aligned} \quad (2.5)$$

Quest'equazione è chiamata modello auto-regressivo o processo Ornstein-Uhlenbeck, rispettivamente per il tempo discreto o continuo. Si noti che la stabilità all'equilibrio impone $\lambda < 0$.

Sommando i vari δN come variabili aleatorie identiche indipendenti e applicando il teorema del limite centrale la distribuzione all'equilibrio risulta una gaussiana troncata centrata all'equilibrio e varianza $\sigma^2/(2|\lambda|)$, dato considerando il vincolo $N > 0$. Lo stesso ragionamento può essere ripetuto studiando $L = \ln N$ e la variabile aleatoria associa δL grazie all'approssimazione $\delta L = \ln(1 + \delta N) - \ln(N) = \ln(1 + \frac{\delta N}{N}) \approx \frac{\delta N}{N}$, sviluppandola al primo primo ordine attorno all'equilibrio $L^* = \ln N^*$. Così facendo si applica il teorema del limite centrale ad δL e si ottiene una distribuzione all'equilibrio gaussiana con varianza $\sigma^2/(2N^*|\lambda|)$ normalizzabile su tutto l'insieme dei reali. Ne segue che la distribuzione associata in termini di N è log-normale.

Per avere la parte deterministica del modello stocastico uguale al modello deterministico, imponiamo:

$$\frac{d\mathbf{N}}{dt} = \frac{\mathbb{E}[\delta\mathbf{N}]}{\delta t} \quad (2.6)$$

Questo è l'unico vincolo sui rate di transizione che non sono quindi definiti univocamente. In questo elaborato verranno studiati solo due casi estremi, a seconda che la dipendenza da \mathbf{N} dei rate procapite sia nel termine di nascita o morte.

morte dipendente (MD)	nascita dipendente (ND)
$q_+(N) = r_+N + \mu$ $q_-(N) = r_-N + \frac{r}{K}N^2$	$q_+(N) = r_+N - \frac{r}{K}N^2 + \mu$ $q_-(N) = r_-N$

Dove $r = r_+ - r_-$.

Notiamo che q_+ in ND contiene un termine negativo quadratico in N^2 , quindi per garantire la positività di questo rate va posto un valore massimo alla popolazione. Il limite di questa scelta di rate comporta però una diminuzione di (2.3), sempre più significativa al crescere di N .

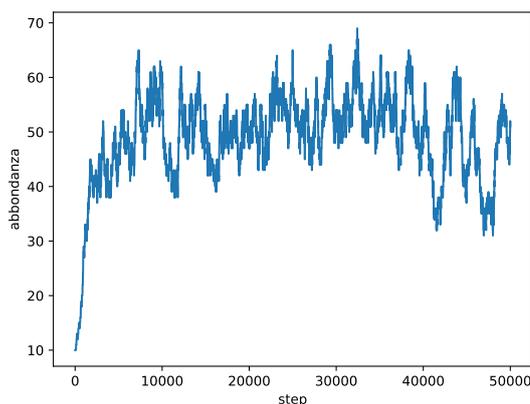


Figura 2.1: Evoluzione temporale di N con bassa immigrazione ($\mu = 0.01$) e $K = 50$.

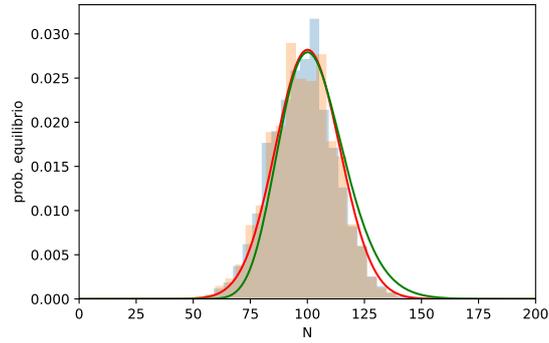
Le simulazioni per l'equilibrio avvengono con i parametri fissi $r = 1$ $\mu = 0.1$ $K = 100$ per $5 \cdot 10^7$ step temporali, dove la prima metà viene scartata perché dipendente dai valori d'inizializzazione del programma.

In (2.2) gli istogrammi corrispondono ai risultati delle simulazioni (blu per la scelta MD, arancio per ND). Le linee continue sono le approssimazioni lineari dell'abbondanza stazionaria: rossa per l'approssimazione di N e verde per quella di L .

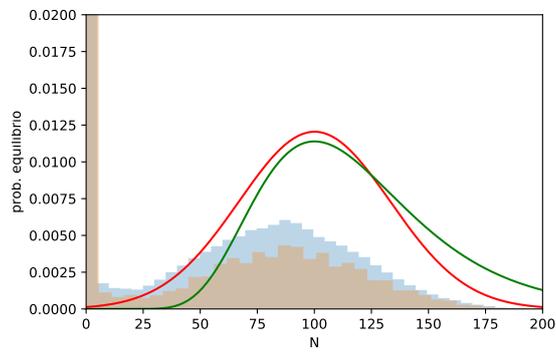
Dai grafici si evince come r_- , una volta fissato r , funga da proxy per la stocasticità del sistema grazie all'allargamento della distribuzione col conseguente aumento della probabilità di estinzione non prevista dal modello puramente deterministico.

L'aumento di r_- , appiattendone la distribuzione, rende più significativi i valori della popolazione lontani dall'equilibrio deterministico, diminuendo così la validità delle soluzioni ottenute per approssimazione lineare: queste approssimazioni conservano il valore N^* come moda mentre le simulazioni la abbassano a causa della stocasticità (con bassi valori d'immigrazione).

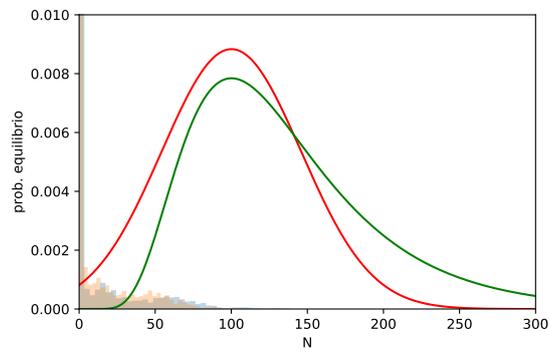
CAPITOLO 2. MODELLO DELLA POPOLAZIONE



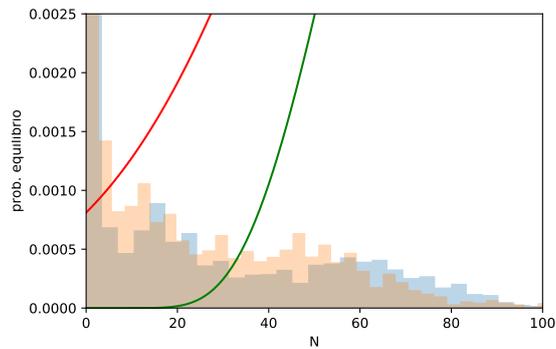
(a) $r_- = 1$



(b) $r_- = 10$



(c) $r_- = 20$



(d) $r_- = 20$ zoommato sulle simulazioni

Figura 2.2: Distribuzione all'equilibrio.

Teoria a nicchie

Un ecosistema può essere visto come composizione di nicchie diverse, dove per nicchia si intende l'insieme di 'richieste di una specie per esistere in un dato ambiente e il suo impatto sullo stesso'.

Una nicchia è quindi determinata da specie e ambiente: questa determinazione si ha pure nelle interazioni fra nicchie diverse che quindi prediligono una modellizzazione differente dalla teoria neutrale finora trattata. Un modello nativamente adatto a questa descrizione è dovuto a Vito Volterra (1860-1940), col suo studio della dinamica preda-predatore nelle popolazioni ittiche durante il primo dopoguerra. Le interazioni fra specie diverse possono essere descritte deterministicamente tramite opportune equazioni differenziali. Esse costituiscono un sistema di Lotka-Volterra che consiste in un sistema di equazioni differenziali ordinarie non lineari del primo ordine.

Si consideri una specie 1 erbivora che viene predata dalla specie 2, la dinamica delle loro popolazioni N_i viene descritta da:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - D_1N_1 - \alpha_{12}N_2) & \text{dove } \alpha_{12} > 0 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - D_2N_2 - \alpha_{21}N_1) & \text{dove } \alpha_{21} < 0 \end{cases} \quad (3.1)$$

In generale si possono individuare tre termini in ogni membro destro del sistema. Il primo $N_i r_i$ descrive la crescita intrinseca della specie dovuta all'ambiente, e.g. r_1 descrive la quantità di vegetali presenti nella zona della specie 1.

Il secondo $-D_i N_i^2$ affronta l'autocompetizione dei membri della specie i : dovendo accedere quest'ultimi alle stesse risorse ambientali, i rapporti intraspecie sono di natura competitiva quindi D_i è necessariamente positivo. Questo termine ha anche l'importante ruolo di controllare la crescita della popolazione, evitando divergenze. Il terzo $-N_i \alpha_{ij} N_j$ è la risposta di i alla presenza di j , e in generale delle altre specie interagenti. Si noti che l'interazione necessita di un incontro per potersi realizzare quindi questo effetto sulla popolazione è direttamente proporzionale alle popolazioni in gioco. La natura dell'interazione, competitiva o cooperativa, si evince dal segno del termine in questione secondo la seguente tabella, facilmente ottenibile dall'ipotesi $N > 0$.

		α_{ji}	
		> 0	< 0
	> 0	competizione $i - j$	j è preda di i
α_{ij}	< 0	i è preda di j	cooperazione $i - j$

Modello per comunità

Per comunità intendiamo l'insieme di varie nicchie ecologiche, ognuna delle quali può contenere più di una specie. Se queste specie appartengono alla stessa nicchia allora hanno un rapporto simile con l'ambiente e le altre specie quindi possono essere approssimate a un'unica specie. Coerentemente con questo ragionamento, in questa parte dell'elaborato i termini specie e nicchia saranno usati come sinonimi.

Una prima descrizione dell'interazione fra tutte le S_t specie presenti nel modello si ottiene con un modello di Lotka-Volterra nel quale tutte le specie sono fra loro interscambiabili: formalmente le carrying capacity delle singole specie K' e i parametri d'interazione α sono costanti. In questo modo α neutralizza l'appartenenza a una specie specifica, in quanto ogni individuo si rapporta allo stesso modo con tutte le altre specie. Così K' rende i rapporti tra i componenti della propria specie indipendenti dalla specie stessa.

È così costruita un'estensione neutrale del population model esposto nel capitolo precedente. Quindi l'equazione dinamica del sistema per la specie i -esima è:

$$\frac{dN_i}{dt} = rN_i \left(1 - \frac{(1 - \alpha)N_i + \alpha \sum_j N_j}{K'} \right) + \mu \quad (3.2)$$

La simmetria del sistema rispetto alle permutazioni fra specie permette, una volta determinato l'equilibrio N_i^* per una specie arbitraria, di poter estendere il risultato alle altre, perciò $N_i^* = N^*$. Conseguentemente l'abbondanza all'equilibrio dell'intera comunità, se le nicchie fossero tra loro indipendenti, è semplicemente $K = S_t N^*$ che viene quindi chiamato community-level carrying capacity. Imponendo l'equilibrio a (3.2) e attraverso queste considerazioni otteniamo:

$$N^* = \frac{K'}{1 + \alpha(S_t - 1)} \quad (3.3)$$

$$K = \frac{S_t K'}{1 + \alpha(S_t - 1)} \quad (3.4)$$

Notiamo la presenza di α al denominatore che quindi, per certi limiti, può portare a divergenze.

Inoltre, a seconda del suo segno, può far aumentare o diminuire il rapporto K/K' coerentemente con la variazione della dimensione della comunità sostenibile da parte dell'ambiente dovuta a interazioni cooperative o competitive.

Questo parametro è limitato superiormente da 1, altrimenti l'equazione di Lotka-Volterra porterebbe i membri di una stessa specie ad avere un rapporto cooperativo, il che è assurdo. Soddisfatta questa condizione, l'incremento di una specie di δN fa diminuire il suo rate di crescita pro-capite di $\frac{r}{K'} \delta N$ mentre quello delle altre specie varia di $\alpha \frac{r}{K'} \delta N$ (incrementandosi in caso di rapporto mutualistico, diminuendo nell'altro caso). Perciò il parametro d'interazione è direttamente connesso al rapporto tra l'interazione intra-specie e inter-specie, mentre $1 - \alpha$ è proporzionale alla differenza tra questi due tipi d'interazione.

Questo mostra come α sia una stima della sovrapposizione delle varie nicchie. L'interazione intra-specie è fissa a 1 e ponendo $\alpha = 1$, nell'equazione (3.2) le varie popolazioni finiscono per ricoprire lo stesso ruolo, riducendo l'intero sistema a un'unica nicchia. Mentre ponendo $\alpha = 0$ le diverse specie smettono di interagire, separando completamente le varie nicchie.

La differenza d'intensità tra le relazioni dentro le singole nicchie e fra di loro si può misurare anche attraverso la carrying capacity delle singole popolazioni e la carrying capacity

complessiva K' , la quale per il caso limite d'indipendenza totale assume il valore $S_t K'$. Rapporti di competizione fanno diminuire il valore mentre la cooperazione lo aumenta. Notiamo che fissando la sostenibilità complessiva, se si fa tendere $\alpha \rightarrow \frac{1}{1-S_t}$, quindi in presenza di cooperazione, allora la sostenibilità delle singole specie si annulla evidenziando come il sistema sopravviva esclusivamente per la peculiare sovrapposizione di nicchie. Similmente, fissando K' e prendendo lo stesso limite, la forte cooperazione fa divergere la popolazione complessiva sostenibile dalla comunità.

Per modellizzare l'immigrazione è sufficiente sommare il rate d'immigrazione μ , condiviso fra tutte le specie, al secondo membro di (3.2). L'unico equilibrio di questo modello è un'estensione multidimensionale del population, cioè: $N_i^* = N^* = \frac{K}{2S_t} \left(1 + \sqrt{1 + 4 \frac{S_t \mu}{K r}} \right)$

I range di valori fisicamente sensati dei parametri d'immigrazione e d'interazione sono ora formalmente richiesti anche dal comparto matematico in quanto l'equilibrio N^* è stabile solo se $\alpha \leq 1$ e $\mu > 0$.

Introduzione stocasticità

Per introdurre alcune caratteristiche della neutral theory di Hubbell, come visto nella situazione di una singola nicchia, è necessario l'inserimento della stocasticità nel nostro modello. Discretizzando la variabile N_i e collezionandole tutte nel vettore aleatorio S_t -dimensionale \vec{N} , possiamo adesso affermare che l'evoluzione del sistema è una passeggiata aleatoria che a ogni step δt , dopo aver estratto una nicchia i qualsiasi, fa corrispondere le transizioni $\delta \vec{N}_i = \{+\vec{e}_i, \vec{0}, -\vec{e}_i\}$, dove \vec{e}_i è il vettore unitario con la componente i -esima non nulla. Adesso i rate di transizione vanno a costituire due set: quello dei rate di nascita $q_{i+}(\vec{N})$ e di morte $q_{i-}(\vec{N})$. L'unico vincolo alla definizione di questi insiemi è che sia mantenuta la componente deterministica del modello, cioè che valga:

$$q_{i+}(\vec{N}) - q_{i-}(\vec{N}) = \frac{\mathbb{E}[\delta N_i]}{\delta t} = \frac{dN_i}{dt} = \mu + r N_i \left(1 - \frac{(1-\alpha)N_i + \alpha \sum_j N_j}{K'} \right) \quad i = 1, \dots, S_t \quad (3.5)$$

Nelle simulazioni seguenti i rate definiti saranno una generalizzazione del mortality-dependent con attenzione posta al segno di α affinché non si ottengano rate negativi.

$\alpha \geq 0$	$\alpha \leq 0$
$q_{i+}(\vec{N}) = r_+ N_i + \mu$	$q_{i+}(\vec{N}) = r_+ N_i + r N_i \frac{-\alpha \sum_j N_j}{K'} + \mu$
$q_{i-}(\vec{N}) = r_- N_i + r N_i \frac{(1-\alpha)N_i + \alpha \sum_j N_j}{K'}$	$q_{i-}(\vec{N}) = r_- N_i + r N_i \frac{(1-\alpha)N_i}{K'}$

Dove $r = r_+ - r_-$ può essere arbitrariamente fissato a 1 perché corrisponde a un mero riscaldamento dello step temporale δt . A differenza del modello a un'unica nicchia, adesso non è possibile esplicitare una soluzione analitica generale ma si può ricavare per i casi limite di nicchie indipendenti e uguaglianza delle interazioni inter e intra-nicchia a partire dalla master equation:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}\mathbb{P}[\vec{\mathbf{N}} = \vec{N}] &= \frac{d}{dt}\mathbb{P}[\vec{N}] = \sum_i q_{i+}(\vec{N} - \vec{e}_i)\mathbb{P}[\vec{N} - \vec{e}_i] + \sum_i q_{i-}(\vec{N} + \vec{e}_i)\mathbb{P}[\vec{N} + \vec{e}_i] \\ &\quad - \sum_i (q_{i-}(\vec{N}) + q_{i+}(\vec{N}))\mathbb{P}[\vec{N}] \end{aligned} \quad (3.6)$$

Equilibrio analitico nicchie indipendenti

L'indipendenza totale fra le nicchie, come già anticipato, corrisponde ad $\alpha = 0$. In questa situazione osserviamo il disaccoppiamento del sistema (3.5) in S_t equazioni differenziali indipendenti, ognuna delle quali è associata a una specie i e permette di determinarne la distribuzione all'equilibrio.

Questo disaccoppiamento si diffonde a cascata sia sui rate di transizione, la cui dipendenza da \vec{N} è ridotta alla sola componente i -esima, sia sulla master equation (3.6) che va a costituire S_t diverse master equations, ognuna associata a una singola nicchia e con la stessa forma di quella del population model.

Possiamo quindi seguire gli stessi ragionamenti e ricavare la soluzione stazionaria per un generico i .

$$a = \frac{\mu}{r_+} \quad b = K \frac{r_-}{rS_t} + 1 \quad c = K \frac{r_+}{rS_t} \quad (3.7)$$

$$\mathbb{P}[N_i] = \frac{1}{\Phi_{a,b}(c)} \frac{(a)_{N_i} c^{N_i}}{(b)_{N_i} N_i!} \quad (3.8)$$

Dove per $(a)_N = a(a+1)\dots(a+N-1)$ si intende la notazione di Pochhammer e $\Phi_{a,b}(c)$ è la funzione ipergeometrica.

Data l'indipendenza delle dinamiche delle singole nicchie allora anche le loro abbondanze sono completamente indipendenti: $\vec{\mathbf{N}} = \vec{N}$ è l'evento corrispondente all'intersezione dei vari eventi $\mathbf{N}_i = N_i$. Scrivendolo in termini delle PDF stazionarie:

$$\mathbb{P}[\vec{N}] = \prod_{i=1}^{S_t} \mathbb{P}[N_i] = \frac{1}{\Phi_{a,b}(c)^{S_t}} \prod_{i=1}^{S_t} \frac{(a)_{N_i} c^{N_i}}{(b)_{N_i} N_i!} \quad (3.9)$$

Equilibrio analitico uguaglianza intra e inter-nicchia

Imponendo $\alpha = 1$, il termine di secondo grado nelle abbondanze della dinamica deterministica (3.5) è proporzionale ad $N_i \sum_j N_j = N_i J$. L'origine di questo termine è l'interazione fra nicchie, il suo effetto sulle popolazioni dipende linearmente dalla probabilità di incontro tra gli appartenenti della nicchia i con tutti gli appartenenti alla comunità: stimando questa probabilità attraverso il prodotto dell'abbondanza di i con quella di una generica nicchia j , la presenza della sola variabile J comporta che l'intensità di queste relazioni non dipende dagli indici. Possiamo quindi affermare che l'interazione dei membri di i con i membri dell'intero sistema avviene come se quest'ultimi appartenessero alla stessa nicchia.

Imponiamo la condizione di bilancio dettagliato per tutti gli indici i :

$$q_{i+}(N_i - 1)\mathbb{P}[\vec{N} - \vec{e}_i] = q_{i-}(\vec{N})\mathbb{P}[\vec{N}] = N_i \bar{q}_{i-}(J)\mathbb{P}[\vec{N}] \quad (3.10)$$

L'ultimo passaggio è dovuto alla forma dei rate di morte, i.e. direttamente linearmente rispetto alla popolazione che descrivono. Esplicitando $\mathbb{P}[\vec{N}]$ da (3.10) e reiterando la relazione si ottiene:

$$\mathbb{P}[\vec{N}] = \left[\prod_{i=1}^{S_t} \left(\frac{1}{N_i!} \prod_{k=0}^{N_i-1} q_{i+}(k) \right) \right] \left[\prod_{k=1}^J \frac{1}{\bar{q}_{i-}(k)} \right] \mathbb{P}[\vec{0}] \quad (3.11)$$

Similmente a quanto avvenuto col population model, introduciamo i parametri adimensionali $a = \frac{\mu}{r_+}$, $b = K \frac{r_-}{r} + 1$ e $c = K \frac{r_+}{r}$ (notiamo che questa situazione simile alla nicchia singola, utilizza la stessa parametrizzazione del population model) grazie ai quali si riarrangiano i fattori della soluzione. Imponendo contestualmente la normalizzazione sommando su tutti gli \vec{N} possibili risulta:

$$\mathbb{P}[\vec{N}] = \frac{1}{\Phi_{S_t a, b}(c)} \left[\prod_{i=1}^{S_t} \frac{(a)_{N_i}}{N_i!} \right] \frac{c^J}{(b)_J} \quad (3.12)$$

Riprendendo la funzione ipergeometrica (A.6), possiamo notare la sommatoria \sum_k che associa a ogni suo addendo la probabilità che nella comunità ci siano k individui. Se sostituiamo questa sommatoria con il suo termine J -esimo, la funzione è rinormalizzata per un numero complessivo di componenti della comunità pari a J quindi la probabilità ottenuta è condizionata rispetto J .

$$\mathbb{P}[\vec{N}|J] = \begin{cases} \frac{J!}{(S_t a)_J} \prod_{i=1}^{S_t} \frac{(a)_{N_i}}{N_i!} & \text{se } \sum_{k=1}^{S_t} N_k = J \\ 0 & \text{altrimenti} \end{cases} \quad (3.13)$$

Evidenziamo che \vec{N} determina univocamente J quindi è lecito scrivere $\mathbb{P}[\vec{N}] = \mathbb{P}[\vec{N}|J]\mathbb{P}[J]$ da cui si ricava immediatamente:

$$\mathbb{P}[J] = \frac{1}{\Phi_{S_t a, b}(c)} \frac{(S_t a)_J c^J}{J! (b)_J} \quad (3.14)$$

Approssimazione lineare del community model

Per avere una prima previsione della distribuzione all'equilibrio delle popolazioni si può studiare il sistema intorno al valore d'equilibrio condiviso da tutte le specie N^* . Similmente a quanto fatto per il modello di un'unica specie, anche questo modello ammette un'approssimazione lineare attorno all'equilibrio \vec{N}^* .

Seguendo lo stesso ragionamento si ottiene la stessa equazione differenziale stocastica con le opportune sostituzioni, i.e. si riscrivono (2.2) e (2.3) come componenti i -esime dell'equazione che governa l'evoluzione di \vec{N} :

$$\delta N \rightarrow \delta N_i \quad (3.15)$$

$$N \rightarrow N_i \quad (3.16)$$

$$N^* \rightarrow N_i^* \quad (3.17)$$

$$\lambda \rightarrow A_{ij} = \frac{\partial}{\partial N_j} (q_{i+}(\vec{N}) - q_{i-}(\vec{N})) \Big|_{\vec{N}=\vec{N}^*} \quad (3.18)$$

$$\sigma \rightarrow B_{ii} = \sigma_i = \sqrt{q_{i+}(\vec{N}^*) + q_{i-}(\vec{N}^*)} \quad (3.19)$$

$$G \rightarrow \vec{G}_i \quad (3.20)$$

In questa situazione la stabilità è legata al segno degli autovalori della matrice jacobiana A . La matrice B è diagonale e le componenti di \vec{G} sono distribuzioni normali.

L'approssimazione al primo ordine, che quindi considera significativi allo stesso modo δN_i e δt , rende la covarianza tra le variazioni delle popolazioni di specie diversa nulla, permettendo il disaccoppiamento delle varie componenti dell'equazione studiata.

La covarianza tra le distribuzioni delle popolazioni delle varie specie non è però nulla: dal lavoro di Gardiner [9] si sa che è calcolabile come matrice di covarianza C nell'equazione di Lyapunov seguente.

$$ZC + CZ^T + D^2 = 0 \quad (3.21)$$

I nostri rate di transizione sono studiati nell'articolo di Ives [8] il quale le usa per risolvere (3.21).

$$Z_{ij} = \begin{cases} z_1 & \text{se } i = j \\ z_2 & \text{se } i \neq j \end{cases} \quad (3.22)$$

$$z_1 = r \left(1 - \frac{2 + \alpha(S_t - 1)}{1 + \alpha(S_t - 1)} \frac{S_t N^*}{K} \right) \quad (3.23)$$

$$z_2 = -r \frac{\alpha}{1 + \alpha(S_t - 1)} \frac{S_t N^*}{K} \quad (3.24)$$

La matrice D_{ij} è diagonale e costante con valore:

$$d_1 = \begin{cases} N^*(r_- + r_+) + r \frac{S_t N^*}{K} + \mu & \text{se } \alpha \geq 0 \\ N^*(r_- + r_+) + \frac{1 - \alpha(S_t + 1)}{1 + \alpha(S_t - 1)} r \frac{S_t N^*}{K} + \mu & \text{se } \alpha \leq 0 \end{cases} \quad (3.25)$$

Anche C_{ij} ha gli elementi uguali lungo la diagonale e anche tutti gli elementi al di fuori della diagonale sono uguali fra loro.

$$C_{ij} = \begin{cases} \frac{d_1(z_2(S_t - 2) + z_1)}{2(z_1 - z_2)(z_2(S_t - 1) + z_1)} & \text{se } i = j \\ \frac{d_1 z_2}{2(z_1 - z_2)(z_2(S_t - 1) + z_1)} & \text{se } i \neq j \end{cases} \quad (3.26)$$

Gli elementi fuori dalla diagonale evidenziano l'esistenza di una correlazione fra le componenti di \vec{N} , nonostante ciò non valga istantaneamente. Inoltre si ottiene direttamente $var[N_i] = C_{11}$ e $var[J] = \sum_{ij} C_{ij}$.

Proprietà comunitarie

Per studiare l'andamento della comunità al variare dei parametri si introducono delle proprietà da calcolare a partire dalle distribuzioni all'equilibrio, simulate come nel population model. Queste proprietà sono: la media della grandezza della comunità $\mathbb{E}[J]$, il suo coefficiente di variazione $CV[J] = \frac{\sqrt{var(J)}}{\mathbb{E}[J]}$, il coefficiente di variazione della popolazione di una singola specie $CV[N_i]$ (è indipendente da i per la simmetria tra le specie), la media delle specie presenti $\mathbb{E}[S]$, la media dell'indice di Simpson $\mathbb{E}[D]$, dove $D = \sum_{i=1}^{S_t} \frac{N_i(N_i - 1)}{J(J - 1)}$ il quale stima la probabilità di incontro fra due individui della stessa specie.

I grafici con queste grandezze sono presenti alla fine di questa tesi.

Si noti che la scala per le relazioni mutualistiche è più fine rispetto all'altra controparte perché i rapporti cooperativi diffondono facilmente le perturbazioni, e.g. una variazione positiva di una N_i incrementa il termine $\sum_j N_j$ di (3.2) che da cui si può ottenere $dN_i > 0$: così nel sistema si può diffondere una variazione nello stesso verso della generante. Se la variazione si diffonde a cascata, l'abbondanza della comunità può crescere o diminuire notevolmente fino a divergere o a estinguersi.

I primi 5 grafici si rifanno a simulazioni con K fissi. È notevole che al crescere di α aumenta anche l'abbondanza della comunità. Siccome bassi valori d'immigrazione non contrastano notevolmente un rischio d'estinzione, i feedback con verso coerente alla perturbazione che lo genera o l'assenza di feedback opposti permette alla stocasticità demografica di indurre l'estinzione a partire da una perturbazione negativa. Una spiegazione si ottiene considerando che, contrariamente a quello cooperative, le interazioni competitive forniscono feedback opposti alle variazioni che le generano, stabilizzando così la comunità e permettendole di crescere in maniera stabile: i grafici dei coefficienti di variabilità confermano questa visione.

La variabilità di N è invece stabilizzata dall'indipendenza fra nicchie perché impedisce la diffusione delle perturbazioni. Per lo stesso motivo, questo tipo di interazioni minimizzano le possibilità d'estinzione. Similmente per la variabilità misurate dell'indice di Simpson. Se invece si fissa la carrying capacity per le singole specie, la situazione cambia, soprattutto per $\alpha < 0$.

I feedback a cascata delle interazioni cooperative aumentano l'abbondanza della comunità all'aumentare della cooperazione, come mostrato anche da (3.4).

Una delle prime cose che si nota da questi grafici è la conferma che una grande immigrazione va a coprire la stocasticità demografica.

I grafici delle proprietà in funzione dell'indice stocastico. Qualitativamente la tipologie d'interazione non cambiano l'andamento delle proprietà comunitarie ma con $\alpha < 0$ si hanno andamenti più ripidi, se si fissa la capacità della community.

Inoltre si ritrova che all'aumentare della stocasticità aumentano le probabilità d'estinzione e i coefficienti di variabilità.

Osservazioni sul modello comunitario

Dallo studio delle proprietà comunitarie si ottengono tre conclusioni principali.

Il determinismo guadagna importanza con bassa stocasticità e grande immigrazione come evidenziato dall'andamento dei coefficienti di variabilità in funzione di r_- e dai rate di (3.2): mentre μ porta rappresenta una probabilità costante di nascita, i termini lineari nella variabile aleatoria N_i (positivi quindi aumentano (3.18)) sono moltiplicati per i proxy di stocasticità quindi al crescere di quest'ultimi cresce pure la variazione dei valori assunti dai rate a ogni step temporale.

L'incremento di r_- con bassi valori di α trasporta le fluttuazioni su tutta la comunità che può giungere all'estinzione, come mostrato da $\mathbb{E}[S]$ al variare di r_- .

Se l'interazione è sufficientemente competitiva, al crescere della randomicità, poche specie, fino al limite di una sola, dominano: $\alpha \approx 1$ sopprime il termine di interazione intra-specie, ne segue che tutte le specie soffrono un'eguale crescita della probabilità di morte ma solo le specie dominante mantengono un elevato rate di nascita.

Il modello finora descritto può essere interpretato in due maniere.

Il primo, quello seguito da questo capitolo, è l'introduzione dell'immigrazione e della stocasticità demografica in un sistema Lotka-Volterra: reso esplicito nell'equazione differenziale stocastica ottenuta nell'approssimazione lineare.

Viceversa, si può partire dal modello della popolazione e far interagire diverse nicchie secondo il valore del coefficiente α : si ottiene un'estensione del modello di Hubble senza il vincolo sulla grandezza fissa della comunità.

In entrambi i casi, assistiamo a un'unione del modello di Hubble con quello a nicchie, con una neutralità espressa da un coefficiente d'interazione costante per ogni coppia di nicchie.

Si può massimizzare questa somiglianza con la teoria di Hubble ponendo $\alpha = 1$: diminuendo di poco questo coefficiente, cioè passando da una teoria pseudo-Hubble al nostro modello, le proprietà non cambiano molto ad esclusione di $\mathbb{E}[S]$. Questo si può interpretare considerando che differenziando le nicchie, i.e. $\alpha \neq 1$, la varietà della community aumenta coerente con le caratteristiche della teoria a nicchie.

Assemblamento generico di comunità complesse

Fin'ora i coefficienti che caratterizzano il sistema di Lotka-Volterra sono stati uguali in tutte le equazioni scalari che lo hanno composto: gli individui interagiscono con tutte le altre specie come se fossero la stessa, sulla falsa riga di un'approssimazione di campo medio. Questa simmetria di permutazione tra nicchie può essere rilassata per definire un modello più generale, al quale faremo riferimento da qui in avanti. Se un modello potrà essere ridotto al nostro, i.e. condividono le previsioni quantitative sulle proprietà della comunità ma il nostro impiega meno parametri, allora lo definiremo 'completamente disordinato'. La simmetria che manteniamo tra le varie nicchie è dovuta al nuovo modo col quale otteniamo i set dei valori delle carrying-capacity effettive K_i e dei coefficienti d'interazione effettivi α_{ij} : sono estratti dalle stesse distribuzioni di probabilità, le quali possono essere interpretate come la composizione delle specie dell'intero ecosistema.

I 4 parametri fondamentali del nostro modello sono alcune proprietà di queste distribuzioni:

$$\zeta^2 = \text{var}(K_i) \quad \mu = S_t \langle \alpha_{ij} \rangle \quad \sigma^2 = S_t \text{var}(\alpha_{ij}) \quad \gamma = \text{corr}(\alpha_{ij}, \alpha_{ji}) \quad (4.1)$$

L'assenza di $\langle K_i \rangle$ tra questi parametri è dovuta alla libertà di riscaldamento della variabile dinamica che permette di fissarne la media a 1, il riscaldamento avviene anche nel tempo grazie all'interessamento limitate alle condizioni d'equilibrio. L'informazione contenuta in ζ è invece maggiore in quanto descrive quanto è largo il range nel quale spaziano le capacità di autosostentamento delle varie specie: a meno che la loro distribuzione contenga forti correlazioni o grandi code, questo parametro è una buona approssimazione di tutta l'informazione contenuta in quella distribuzione. Invece i 3 parametri descrittivi le interazioni da specie richiedono che i valori dei α_{ij} non siano troppo vari per non avere specie soggette a interazioni troppo diverse quindi poco rappresentabili dai primi momenti della distribuzione.

Le caratteristiche aggiuntive di questo modello si esprimono appieno riparametrizzando coefficienti e variabili del sistema dinamico. Nello specifico le equazioni di Lotka-Volterra, generalizzate rispetto agli studi precedenti, risolte dal calcolatore assumono la forma:

$$\frac{d}{dt} B_i = B_i \left(r_i - D_i B_i - f \left(\sum_{j \neq i}^S A_{ij} B_j \right) \right) \quad (4.2)$$

Per avere una dinamica consistente con la modellizzazione ecologica, la funzione di risposta f deve essere crescente rispetto al suo argomento.

Il legame tra (4.1) e (4.2) consiste nella parametrizzazione: $K_i = \frac{r_i}{D_i}$ e $\alpha_{ij} = \frac{A_{ij}}{D_i}$.

Notiamo inoltre la presenza della biomassa assoluta $B_i = c_i N_i$, ottenuta riscalandolo l'abbondanza con le costanti c_i scelte a seconda del modello. Ne segue che anche l'equilibrio $\mathbb{P}(B)$ dipende dal modello.

La possibilità di questo riscaldamento evidenzia che l'evoluzione temporale del sistema non è trattata come una passeggiata aleatoria discreta: la variabile che descrive lo stato del sistema, sia N sia B , non necessita di essere discreta. Diventa necessario fissare delle soglie per permettere il raggiungimento degli equilibri asintotici in un tempo finito, tramite calcolatore. Per far ciò una specie è detta estinta se supera la soglia $B_e = 10^{-15}$. La reinvasione, e la non negatività delle variabili, sono ottenute imponendo:

$$\frac{dB_i}{dt} = \max\left(0, \frac{dB_i}{dt}\right) \quad \text{se } B_i < B_e \quad (4.3)$$

Le equazioni di Lotka-Volterra si possono rivelare stiff e converge dopo lungo tempo. Impostando una soglia di converge come:

$$\max_i \frac{d}{dt} \log B_i < 10^{-8} \quad (4.4)$$

Se anche in questo modo non si raggiunge la convergenza allora approssimiamo le proprietà asintotiche della comunità con quelle che riusciamo a misurare.

Le caratteristiche del modello vengono definite dalla scelta dei metodi per estrarre i parametri r_i , D_i , A_{ij} e della risposta funzionale f . È utile decomporre la matrice d'interazione come $A_{ij} = G_{ij} a_{ij}$ per evidenziare la struttura della rete attraverso la matrice delle adiacenze non pesata G_{ij} , mentre l'informazione sul peso degli edge è contenuta nella variabile aleatoria a_{ij} . Di seguito sono elencate le varie caratteristiche che possono interessare un modello e i relativi parametri che vanno aggiunti per poter generare tutti i coefficienti di (4.2) atti a descrivere la dinamiche dello specifico sistema interessato.

Caratteristiche modelli simulati

Risposta funzionale

Lineare

$$f(z) = z \quad (4.5)$$

Scelta di base per una dinamica Lotka-Volterra basata su una stima della probabilità di incontro di due individui appartenenti a specie interagenti.

Saturante (B_c)

Dinamiche specifiche che si possono introdurre per modellizzare certi sistemi possono portare alla riduzione delle interazioni effettive fra diverse specie. È quindi necessaria l'introduzione di un nuovo parametro B_c che funga da soglia di saturazione.

Nello specifico, il parametro corrisponde al valore di biomassa totale tale per cui la deviazione dell'intensità delle interazioni rispetto a quelle lineari diventa paragonabile alle stesse intensità: segue che una soglia infinita rende la risposta effettivamente lineare.

$$f(z) = \frac{z}{1 + \frac{|z|}{AB_c}} \quad \text{con } A = \langle A_{ij} \rangle \quad (4.6)$$

Struttura della rete

Come anticipato, la struttura della rete è descritta da G_{ij} attraverso l'equivalenza tra grafi e matrici. Siccome le autointerazioni sono descritte da altri parametri del modello, gli elementi sulle diagonali non sono trattati. Questo paragrafo descrive come generare le matrici associate a un grafo direzionato non pesato quindi le matrici saranno quadrate e conterranno solo 0 (connessione spenta) o 1 (connessione attiva).

Connectance (p_c)

Definisce il numero di entrate non nulle della matrice come $cS(S-1)$ e notiamo che c è la frazione di legami attivi rispetto a una completa e diretta connessione di tutti i nostri nodi. Dalle simulazioni risulta che mantenendo fissi i parametri (μ, σ, γ) , le previsioni sono indipendenti da c , a meno di bassi valori di quest'ultimo che portano a forti interazioni.

Invarianza di scala (p_d)

Un grafo gode dell'invarianza di scala se il numero di connessioni k per nodo segue una distribuzione $\mathbb{P}(k) \sim k^{-\tau}$ con $\tau \in [2, 3]$. In questa trattazione abbiamo $\tau = 3$ perché generiamo il grafo con l'algoritmo Barabasi-Albert¹. Dopo l'utilizzo dell'algoritmo, i collegamenti vengono spostati randomicamente con probabilità $1-p_d$ per ottenere una distribuzione compresa fra l'invarianza di scala (totale per $p_d = 0$) e l'uniforme (totale per $p_d = 1$).

Assortatività | $corr(z_i, z_j)$ |

L'assortatività è la preferenza dei nodi a privilegiare collegamenti a nodi simili. La somiglianza da noi studiata su basa sui gradi dei nodi e la misuriamo attraverso | $corr(z_i, z_j)$ |. A grande assortatività corrisponde la preferenza a legami diretti fra gli hub, mentre un basso valore porta all'aumento di legami fra nodi con gradi diversi. Questa caratteristica è ottenuta a partire da un grafo randomico nel quale, mantenedo fissi i gradi di tutti i nodi, i legami vengono rimescolati adeguatamente.

Clustering (p_t)

Per clustering intendiamo la misura della quantità di triangoli presente nel grafo.

Similmente al caso precedente, costruiamo la rete voluta partendo da una randomica rappresenta da G . Siccome la matrice d'adiacenza mostra i collegamenti diretti tra nodi, il suo quadrato G^2 mostra i collegamenti lunghi due step tra i nodi: in caso di legami sia diretto, sia a due passi, possiamo affermare di essere in presenza di un cluster.

Se $p_t > 0$, esso rappresenta la probabilità con la quale, data una coppia ordinata (i, j) a cui corrisponde 0 nella matrice d'adiacenza e 1 nella cella (j, i) di G^2 , la cella (i, j) di G venga messa a 1. Detto altrimenti, è la probabilità di creazione di un nuovo cluster.

¹L'algoritmo si inizializza con un grafo con m_0 nodi connessi e un valore $m < m_0$ che determina il numero di legami di ogni nuovo nodo.

La probabilità che un nuovo nodo sia connesso col nodo i è $p_i = \frac{k_i}{\sum_j k_j}$.

Se $p_t < 0$, $|p_t|$ è la probabilità di eliminare un cluster che si può fare sia eliminando un collegamento del triangolo, sia spostando l'intero collegamento a una coppia esterna di nodi (così da non modificare il gradi dei nodi).

Partizione (p_b)

Un grafo può essere ripartito fra più gruppi, ognuno col proprio indice l che va da 1 al numero di ripartizioni.

Partendo da un grafo completamente disordinato, a ogni nodo viene assegnato un indice. Il parametro di controllo p_b corrisponde alla probabilità di eliminare un legame intra-gruppi.

Cascata (p_c)

Un grafo totalmente a cascata instaura una gerarchia fra i nodi tale per cui le relazioni che partono da un nodo sono dirette ai tutti e soli nodi gerarchicamente inferiori. Matricialmente questo è ottenuto da una matrice triangolare superiore con tutti elementi non nulli sopra la diagonale.

La matrice d'interesse è costruita partendo da una casuale: il parametro rappresentativo di questa caratteristica p_c è la probabilità che G_{ij} , con $i \leq j$, sia messo a 0.

Annidata (p_n)

Un grafo totalmente annidato instaura una gerarchia fra i nodi secondo i loro gradi e sono privilegiati i legami con i nodi di grado massimo. Matricialmente ciò corrisponde a una matrice con tutti gli elementi non nulli da un lato dell'antidiagonale.

Similmente al caso precedente, a partire da una matrice casuale si annullano con probabilità p_n gli elementi G_{ij} con $i \leq S_t - j$.

Parametrizzazione

Essendo i coefficienti dei modelli studiati delle variabili aleatorie, lo riscaldamento delle stesse non è banale, e.g. una scelta adeguata permette di esplicitare o eliminare particolari correlazioni.

Indipendente

In caso di specie che non interagiscono direttamente (come sarebbe con rapporti predatori), può essere legittimo estrarre tutti i coefficienti r_i, D_i, a_{ij} in maniera indipendente dalle rispettive ditribuzioni. In questo caso l'interazione complessiva fra le specie è definita da $\langle a_{ij} \rangle$: se positiva è competitiva, mutualistica altrimenti.

Predatoria

L'interazione in presenza di rapporti predatori è ricavabile a partire dalla distribuzione dalla quale estrarre le 'intensità predatorie' $\beta_{ij} > 0$. Successivamente si sceglie randomicamente un predatore e una preda per ogni coppia i, j : se uno tra β_{ij} e β_{ji} è nullo, la relazione tra le due specie è già decisa. Assumendo che j sia il predatore, i coefficienti d'interazione effettivi α sono $\alpha_{ij} = \beta_{ij}$ e $\alpha_{ji} = -\epsilon\beta_{ji}$, dove ϵ è il fattore d'efficienza di conversione della biomassa nell'interazione.

Carrying capacities indipendenti

Un'altra parametrizzazione con coefficienti indipendenti consiste nell'estrazione dei rate di crescita r_i , carrying capacities k_i e interazioni effettive C_{ij} dalle quali:

$$D_i = \frac{r_i}{k_i} \quad A_{ij} = \frac{r_i}{k_j} C_{ij} \quad (4.7)$$

Queste carrying capacities k_i sono quelle effettive, nella stessa unità di misura delle variabili del sistema.

Righe correlate

L'introduzione esplicita di correlazioni, non presenti nel modello di riferimento, può fornire indicazioni su come estenderlo.

Utilizzando le regole per estrarre α_{ij} , si genera la matrice M attraverso la quale si ottiene $\alpha_{ij} = c_i M_{ij}$ con i coefficienti c_i estratti indipendentemente.

Crescite e interazioni correlate

Condividendo la forma mentis del caso precedente, la correlazione viene introdotta definendo $c_i = c(K_i)$. Queste K_i sono variabili adimensionali che dipendono dalla scelta di scaling.

Gruppi funzionali

Per comodità si considera $D_i = 1$ per tutte le specie.

La modellizzazione di vari gruppi con caratteristiche diverse, i.e. i coefficienti che regolano l'evoluzione vengono estratti da distribuzioni diverse. Nella specifico, si considerano n gruppi x nei quali vengono suddivise tutte le specie i . Per ogni gruppo si definisce media e varianza del rate di crescita mentre per ogni coppia si definisce media, varianza e simmetria (correlazione tra ij e ji).

Complessivamente, le informazioni per estrarre tutti i coefficienti necessari i vettori con media e varianza dei rate di crescita, oltre a 3 matrici $n \times n$ con tutte le medie, varianze e simmetrie delle interazioni.

Competizione per le risorse

Si utilizzano dei set di parametri definiti in base alle varie risorse a presenti nell'ambiente del sistema: l'abbondanza ρ_a , l'efficienza ξ_{ia} del consumo di a da parte di i e la mortalità della specie m_i .

Caratteristiche delle distribuzioni

Dove possibile, per comodità viene posto $D_i = 1$ per tutte le specie, senza invalidare questo studio. Quando si parlerà di distribuzioni, se non specificato diversamente, saranno delle gaussiane con medie e varianze opportune al contesto specifico.

I coefficienti d'interazione necessitano anche della definizione della simmetria. Questo è possibile senza modificare media e varianza utilizzando le regole per generare gli a_{ij} indipendenti, chiamati M_{ij} dai quali calcolare la matrice d'interazione effettiva:

$$a_{ij} = \frac{M_{ij} + M_{ji}}{\sqrt{1 + s^2}} \quad \text{dove } s = \frac{1 - \sqrt{1 - \Gamma^2}}{\Gamma} \quad (4.8)$$

Il parametro ausiliario $\Gamma[-1, 1]$ setta la simmetria: se vale 1 si ha perfetta simmetria, se vale -1 la relazione è antisimmetrica.

La ricerca di equilibri stabili è resa difficoltosa da interazioni inter-specie più intense di quelle intra-specie: questo problema si può ridurre riscaldando la matrice d'interazione.

Assenza di riscaldamento

Interazioni moderate

Per ottenere un equilibrio stabile, solitamente è sufficiente garantire che tutte le interazioni soddisfino: $\max_{ij} |A_{ij}| = 0.1D_i$.

Interazioni deboli

Le interazioni moderate falliscono in presenza d'interazioni mutualistiche con risposta lineare, le quali portano facilmente la popolazione a divergere. Un riscaldamento più incisivo del precedente che risolve questo problema è: $\max_i |\sum_j A_{ij}| = 0.5D_i$

Interazione diffusa

Attraverso il riscaldamento si possono anche o In presenza di interazioni diffuse nella stessa area, se aumenta il numero di specie d col quale un individuo può interagire allora diminuisce la possibilità che questa interazione si attivi. Il rescaling associato è: $A_{ij} \propto \frac{1}{d}$

Confronto dei risultati

Per poter confrontare le previsioni del modello con i risultati delle simulazioni bisogna innanzitutto ricavare i parametri (4.1).

Indipendente dalla parametrizzazione della simulazione, in caso di risposta lineare l'equilibrio del sistema è descritto da:

$$0 = N_i \left(K_i - N_i - \sum_{j \neq i}^S \alpha_{ij} N_j \right) \quad (4.9)$$

Parametrizzato con l'abbondanza effettiva $N_i = c_i B_i$, l'interazione effettiva $\alpha_{ij} = \frac{c_i A_{ij}}{D_i}$ e la carrying capacity effettiva $K_i = \frac{c_i r_i}{D_i}$: da i primi momenti delle distribuzioni di K_i e α_{ij} , calcolati anche sugli elementi nulli per mantenere l'informazione sulla struttura della rete, si ottengono i valori dei parametri $\zeta \mu \sigma \gamma$ necessari per calcolare le proprietà previste dal modello di riferimento.

Le proprietà attraverso le quali fare il confronto sono:

$$T = \sum_i B_i \quad (4.10)$$

$$P = \sum_i r_i B_i \quad (4.11)$$

$$D^{-1} = \sum_i \left(\frac{B_i}{T} \right)^2 \quad (4.12)$$

$$V = \frac{\text{var}(B_i(t))}{S} \quad (4.13)$$

rispettivamente biomassa totale, produttività totale, indice Simpson e variabilità in risposta alla rumore demografico.

L'ultima proprietà, in approssimazione lineare, è calcolabile direttamente come la traccia V della matrice di covarianza ij . Quest'ultima è la soluzione dell'equazione di Lyapunov

$$J + J^T = \Lambda \quad (4.14)$$

$$\Lambda = \text{diag}(N_i) \quad J_{ij} = B_i(A_{ij} - D_i \delta_{ij}) \quad \text{dove } \delta_{ij} \text{ è il simbolo di Kronecker} \quad (4.15)$$

Modello di riferimento

Risoluzione analitica del modello di riferimento

La derivazione della soluzione è un'applicazione del cavity method.

Le previsioni del modello riguardano le proprietà all'equilibrio. Essendo l'equilibrio dinamico, in quanto il processo di assemblamento della comunità non ha fine, è d'interesse trovare le condizioni tali per cui l'assemblamento non cambi le proprietà del sistema.

Questo metodo prevede quindi due parti: la prima è il proseguimento dell'assemblamento, i.e. un'invasione stabile di una specie randomica all'interno della comunità; la seconda è il mantenimento dell'equilibrio, i.e. la costanza della distribuzione delle abbondanze. Questo studio della stazionarietà è a tutti gli effetti lo studio del punto fisso di un processo.

Sotto l'ipotesi del completo disordine, una singola invasione è sufficiente per risolvere l'intero sistema. In presenza di differenze che permettono di fare delle distinzioni nel sistema, l'invasione va ripetuta per ogni categoria presente e studiata in relazione a tutte le categorie.

Calcoli

Mantenendo la parametrizzazione di (4.9), si considera una sistema all'equilibrio caratterizzato da N_j^* che viene invaso dalla specie 0 che giunge all'equilibrio:

$$N_0 = K_0 - \sum_j \alpha_{0j} N_j \quad (4.16)$$

Il nuovo equilibrio è descritto da N_j . In assenza di forti interazioni le nuove abbondanze si possono approssimare linearmente come:

$$N_j \approx N_j^* + \frac{dN_j}{dN_0} N_0 \quad (4.17)$$

L'equazione dell'equilibrio di questo sistema mostra che l'introduzione di un nuovo partner interagente 0 può essere incorporata in K_j come una variazione pari a $-\alpha_{j0}N_0$ quindi si può riscrivere l'ultima equazione.

$$\frac{dN_j}{dN_0} = -\alpha_{j0} \frac{dN_j^*}{dK_j} \quad (4.18)$$

Sono così evidenziati gli effetti dovuti all'interazione specifica α_{j0} e la reattività generale ai cambiamenti della specie j descritta dal secondo fattore che possiamo approssimare con la sua media $v = \langle \frac{dN_j^*}{dK_j} \rangle$.

v computa tutte le reazioni provocate da una perturbazione, non si limita alla perturbazione stessa; il suo utilizzo è valido per ogni j grazie all'ipotesi del disordine che rendere statisticamente simili tutte le specie all'equilibrio. Adesso si può scrivere:

$$N_0 = K_0 - \sum_j \alpha_{0j} N_j^* + v N_0 \sum_j \alpha_{0j} \alpha_{j0} \quad (4.19)$$

Grazie all'ipotesi del disordine, le medie dei parametri che descrivono 0 sono le stesse di quelle dell'intera popolazione. Sia ϕ la frazione di specie presenti all'equilibrio:

$$\sum_{j=1}^{S^*=\phi S} \alpha_{0j} \alpha_{j0} \approx S^* \overline{\alpha_{ij} \alpha_{ji}} = \phi \gamma \sigma^2 + O\left(\frac{\mu}{S}\right) \quad (4.20)$$

In assenza d'interazioni forti, una grande comunità rende trascurabile il resto e possiamo finalmente scrivere:

$$N_0 = \frac{1}{1 - \phi v \gamma (\sigma)^2} \left(K_0 - \sum_j \alpha_{0j} N_j^* \right) \quad (4.21)$$

N_j^* è estratto dalla distribuzione all'equilibrio $\mathbb{P}(N)$: questa variabile aleatoria descriveva il sistema prima dell'invasione da parte della specie 0 quindi è indipendente da α_{0j} .

La variabile $z_0 = \sum_j^{S^*} N_j^* \alpha_{0j}$ è quindi una somma di variabili identiche e indipendenti che permette l'applicazione del teorema del limite centrale da cui si ricavano: $\langle z_0 \rangle = \phi \mu \langle N \rangle$ e $var(z_0) = \sigma^2 \phi \langle N^2 \rangle$.

Grazie al disordine, i primi momenti di K_0 sono gli stessi delle K_j : $\langle K_0 \rangle = 1$ e $var(K_0) = \zeta^2$. In assenza di correlazioni fra K_j e α_{ij} si ottiene $\langle z_0 K_0 \rangle = \langle z_0 \rangle \langle K_0 \rangle$.

Ne segue:

$$\langle N_0 \rangle = \frac{1 - \phi \mu \langle N \rangle}{1 - \phi \gamma v \sigma^2} \quad (4.22)$$

$$var(N_0) = \frac{\zeta^2 + \phi \sigma^2 \langle N^2 \rangle}{(1 - \phi v \gamma (\sigma)^2)^2} \quad (4.23)$$

Se $N_0 < 0$, l'invasione di questa specie non può durare, se invece il valore è positivo l'invasione è accettabile e può giungere all'equilibrio. In quest'ultimo caso, la distribuzione di N_0 deve essere la stessa delle altre abbondanze come richiesto dal cavity method, i.e. $P(N) = P_0(N)$ se $N > 0$.

Siamo quindi in grado di scrivere:

$$\phi = \int_0^{\infty} dN_0 P_0(N_0) \quad (4.24)$$

$$\langle N \rangle = \frac{1}{\phi} \int_0^{\infty} dN_0 P_0(N_0) N_0 \quad (4.25)$$

$$\langle N^2 \rangle = \frac{1}{\phi} \int_0^{\infty} dN_0 P_0(N_0) N_0^2 \quad (4.26)$$

$$v = \left\langle \frac{dN_j^*}{dK_j} \right\rangle = \frac{dN_0}{dK_0} = \frac{1}{1 - \phi \gamma v(\sigma)^2} \quad (4.27)$$

Si tratta di un sistema di 4 equazioni trascendentali che può essere risolto nei quattro parametri che compongono i membri sinistri.

Essendo equazioni trascendentali, le soluzioni non sono esplicitabili ma comunque risolvibile numericamente. Nel nostro caso le distribuzioni sono gaussiane, o gaussiane troncate, quindi le soluzioni possono essere esplicitate al massimo involvendo la funzione degli errori.

I seguenti calcoli sono eseguiti su una risposta lineare ma si possono ripetere per una generica funzione di risposta $f(z)$. Quest'ultima viene approssimata al prim'ordine nei conti e si ottiene l'analogo generale della distribuzione di (4.21) mantenendo la stessa distribuzione dell'argomento della funzione di risposta:

$$P(N) = \int_{-\infty}^{\infty} dz \mathbb{P}(z) \int_{f(z)}^{\infty} dK \mathbb{P}(K) \delta\left(N - \frac{K - f(z)}{1 - f'(z) \phi v \gamma(\sigma^2)}\right) \quad (4.28)$$

Questa distribuzione è la massima espressione del 'completo disordine' studiato in quanto descrizione di un'unica pseudospecie che assembla in equilibrio con le stesse proprietà derivanti da una molteplicità di specie diverse. Reiterando il processo, i.e. andando a studiare il processo d'assemblamento più o meno disordinato di più pseudospecie, il campo d'applicazione di questo studio si estende naturalmente oltre il 'completo disordine'. [Se questo ulteriore assemblamento si rivela completamente disordinato, il sistema studiato si amplia senza complicare il modello.]

Formalmente i primi momenti di (4.28) sono uguali al caso di risposta lineare. Cambia però il calcolo di v da (4.27) a:

$$v = \frac{1}{\phi} \int_{-\infty}^{\infty} dz \frac{\mathbb{P}(z)}{1 - f'(z) \phi v \gamma(\sigma^2)} \int_{f(z)}^{\infty} dK \mathbb{P}(K) \quad (4.29)$$

Ora, a meno di riparametrazioni per ottenere i momenti delle distribuzioni di r e B , possiamo calcolare le proprietà della comunità previste dal modello di riferimento:

$$T = \sum_i B_i = \phi S \langle B \rangle \quad (4.30)$$

$$P = \sum_i r_i B_i = \phi S \langle rB \rangle \quad (4.31)$$

$$D^{-1} = I = \sum_i \left(\frac{B_i}{T} \right) = \frac{1 + (\text{var}(B)/\langle B \rangle)^2}{S} \quad (4.32)$$

$$V_{env} = \sum_i \frac{\text{var}(B_i(t))}{S} = \left\langle \frac{KB}{r} \right\rangle V \quad (4.33)$$

$$V \approx \frac{1}{2 - (\gamma + 1) \frac{\phi S}{S - \mu} \sigma^2} \quad (4.34)$$

Si nota che V può divergere se σ tende al valore critico

$$\sigma_c^2 = \frac{1}{\phi(1 + \gamma)^2} \quad (4.35)$$

e $\gamma \approx 1$. In questa situazione, un qualsiasi shift demografico può dar inizio a un'evoluzione dello stato del sistema fino a farlo arrivare a un equilibrio diverso da quello di partenza: σ permette quindi di passare dalla fase a unico equilibrio globale a quella a più equilibri. La condizione matematica su γ riguarda la simmetria delle interazioni: in caso di interazioni asimmetriche la perturbazione di un'abbondanza dB_i induce una variazione dB_j che porta un feedback negativo alla popolazione i , se invece c'è simmetria i feedback che si scambiano le due popolazioni sono dello stesso verso e le variazioni complessive possono essere significative. La divergenza di V può essere interpretata sia come fallimento della modellizzazione a un equilibrio (ipotesi dei calcoli svolti) sia come effettiva risposta, non lineare, del sistema.

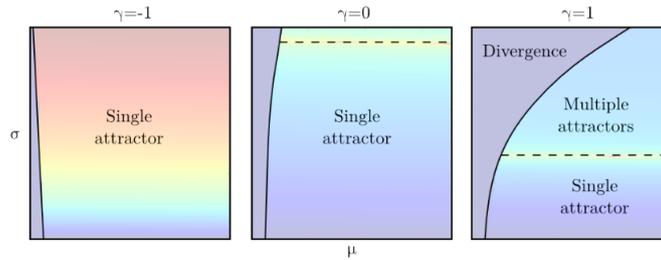


Figura 4.1: Diagramma delle fasi da [6]

Confronto risultati analitici e simulati

Nonostante i risultati analitici siano ricavati con l'esistenza e il raggiungimento di un unico equilibrio, le proprietà previste sono approssimativamente valide sia anche solo in vicinanza dell'equilibrio, sia nel regime d'equilibrio multiplo.

Le previsioni sono considerate valide se portano a un errore minore del 5% nella seguente metrica per un errore relativo tra simulazioni e previsioni:

$$Errore = \frac{1}{5} \sum_{x \in \{T, P, D, V, \phi\}} \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} \left| \frac{x_{simulato} + x_{previsto}}{x_{simulato} - x_{previsto}} \right| \right)^{-1} \quad (4.36)$$

Ci rifacciamo ai risultati dell'articolo [5] dove sono stati impostati i parametri per la simulazione:

$$\langle r_i \rangle = 1 \quad \text{var}(r_i) = 0.1 \quad \langle D_i \rangle = 1 \quad \text{var}(D_i) = 0 \quad \langle \text{risp. funz.} \rangle = 0.1 \quad \text{var}(\text{risp. funz.}) = 0.01 \quad S_t = 100$$

$$\text{connettività} = 0.1 \quad B_c = 5 \quad \Gamma = 0.5 \quad \epsilon_{pred} = 0.1 \quad (4.37)$$

In caso di risposta saturante, l'aggiunta del valore di soglia B_c tra i parametri rende compatibile il modello previsioni e simulazioni; col valore aggiunto di diminuire la dipendenza dalla struttura della rete.

Le previsioni analitiche si trovano in accordo con tutte le simulazioni con distribuzioni normali, uniformi, esponenziali o bimodali.

In caso di correlazioni tra le righe di A o tra r_i e a_{ij} , si possono ripetere i conti analitici per ottenere previsioni adeguate al costo dell'aggiunta di un parametro: nel primo caso si isola la parte correlata di a_{ij} che si ripercuote come un nuovo addendo in (4.16) che modifica le forme di (4.22) e (4.23); nell'altro, si raggiunge l'equazione (4.21) e avendo $\langle K_0 z_0 \rangle \neq \langle z_0 \rangle \langle K_0 \rangle$ il calcolo di $\text{var}(N_0)$ lo fa traslare rispetto al caso dell'indipendenza.

Se il modello simulato ha una struttura poco disordinata, i.e. multipartita o a cascata/annidata, l'aggiunta di parametri al modello di riferimento è più pesante, mentre le altre tipologie di rete sono completamente disordinate per ogni valore dei parametri di costruzione delle reti non casuali.

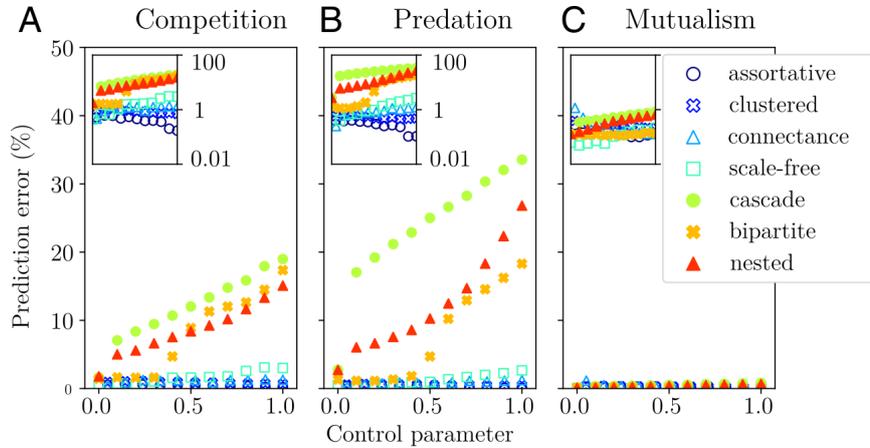


Figura 4.2: Errori del modello di riferimento su grafi differenti

Nella fig. (4.2) è esplicitata la deviazione dal modello di riferimento per le reti sopracitate, per interazioni non mutualistiche le quali si può affermare che sono completamente disordinate.

Gli altri due modelli invece richiedono l'aggiunta di parametri: la ripartizione in n gruppi richiede il passaggio dai parametri di riferimento (4.1) al vettore n -dimensionale $\vec{\zeta}$ e alle matrici $n \times n$ μ , σ^2 e γ ; le reti annidate o a cascata possono essere viste come una ripartizioni continua lungo l'asse delle nicchie x quindi invece dei vettori e delle matrici appena citate si ottengono rispettivamente una funzione a una variabile x e 3 funzioni a due variabili (x, y) , per imporre il verso delle interazioni la dipendenza da (x, y) deve essere nella forma $(x - y)$ come argomento di una funzione a gradino ma si ottengono predizioni accurate anche con

funzioni lineari e γ costante.

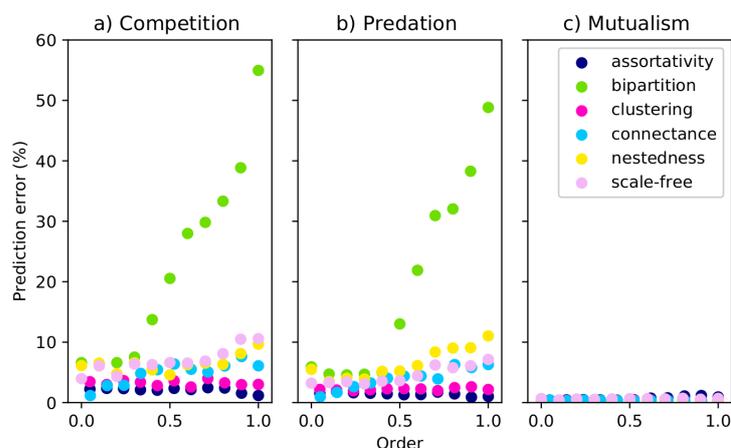


Figura 4.3: Errori del modello esteso per reti annidate

Osservazioni

Il grande range di applicazione del modello di riferimento mostra l'indipendenza di molte proprietà dei sistemi disordinati dalle loro strutture. È sufficiente descrivere la pool nella quale si dà luogo il processo di assemblamento attraverso la distribuzione di capacità di sostentamento e d'interazione fra le varie specie per avere una descrizione dello stato stazionario. La previsione dell'equilibrio si limita a comportamenti collettivi in quanto è la descrizione della dinamica dell'unica pseudospecie stocastica (4.28). L'assemblamento di specie deve essere sufficientemente disordinato per validare le previsioni della pseudospecie: ogni specie che si vuole descrivere con questa metodologia non deve essere troppo differente dalle altre, e.g. la specie che si vuole studiare deve avere interazioni rappresentative della pool. Questo permette di riscalare il campo di applicazione senza preoccuparsi della dimensione: soddisfatte queste ipotesi, sono sufficienti 4 parametri per ottenere le previsioni desiderate.

Un altro aspetto utile di questo modello è la facile estensione a sistemi più ordinati. Se si estende il campo d'applicazione, non importa la dimensione dell'estensione ma solo struttura e distribuzione delle interazioni. In questa esposizione sono infatti state accennate estensioni che non prevedono un aumento dei parametri predittivi lineare rispetto a quello dei parametri descrittivi.

Inoltre la facilità di confronto e verifica delle previsioni, il quale non impone operazioni analiticamente o computazionalmente pesanti come si potrebbero rivelare fitting multidimensionale o inferenze, lo rende uno strumento robusto per avanzare ipotesi anche in carenza di informazioni.

Conclusioni

Nei vari modelli esposti è emerso che la neutralità permette uno studio molto generale di vari ecosistemi a partire da una conoscenza minimale degli stessi. Una neutralità che non indica una struttura specifica, bensì una proprietà emergente che viene soddisfatta nei sistemi sufficientemente disordinati.

La neutralità è passata dall'essere espressa attraverso delle costanti fissate, nei primi due capitoli, all'estrazione delle costanti da distribuzione descrivibili dai primi momenti. Quest'estensione si è tradotta nella descrizione del processo d'assemblamento attraverso la master equation di un'unica pseudospecie rappresentante l'intero sistema che ha portato a un basso costo computazionale per le applicazioni del metodo.

Avendo ottenuto una descrizione formale di questa master equation, si palesa la somiglianza dei vari sistemi studiato come appartenenti a uno stesso, ampissimo, 'spazio delle fasi'. Il campionamento di tutto questo spazio e lo studio di eventuali 'transizioni di fase' potrebbe portare a un'estensione non banale della teoria.

Si nota inoltre che strutture fortemente non neutrali simulate possono essere reintrodotte nel modello con un'estensione minimale dei parametri predittivi, il cui numero aumenta al più al crescere del numero di sottosistemi disordinati piuttosto che con la dimensione dei sistemi.

Non si può non evidenziare che, nonostante la robustezza del modello rispetto alle estensioni, l'evoluzione temporale manca completamente dallo studio.

Distribuzione all'equilibrio del population model

La distribuzione all'equilibrio è ottenibile analiticamente per ogni parametro, grazie alla natura markoviana del processo e quindi alla presenza della master equation che descrive l'evoluzione temporale di $\mathbb{P}[\mathbf{N} = N] = \mathbb{P}[N]$.

$$\frac{d}{dt}\mathbb{P}[N] = q_+(N)\mathbb{P}[N-1] + q_-(N)\mathbb{P}[N+1] - (q_+(N) + q_-(N))\mathbb{P}[N] \quad (\text{A.1})$$

L'equilibrio si ottiene imponendo il secondo membro a 0 per ogni N . Osservando i termini del secondo membro si nota che la condizione da noi cercata fa coincidere la probabilità di arrivare a uno stato con $\mathbf{N} = N$ con quella di abbandonarlo. Questa condizione è necessariamente soddisfatta se si impone la condizione di bilancio dettagliato che in questo caso specifico assume la forma, per ogni N :

$$q_+(N-1)\mathbb{P}[N-1] = q_-(N)\mathbb{P}[N] \quad (\text{A.2})$$

Quindi le transizioni tra due stati adiacenti sono equiprobabili. Dalle proprietà delle catene di Markov si dimostra che una soluzione del bilancio dettagliato è necessariamente la distribuzione all'equilibrio [1]. Reiterando (A.2) si ricava $\mathbb{P}[N]$ in funzione di $\mathbb{P}[0]$ e quest'ultimo si ricava dalla condizione di normalizzazione.

$$1 = \sum_{N=0}^{\infty} \mathbb{P}[N] = \mathbb{P}[0] \left(1 + \sum_{N=1}^{\infty} \prod_{k=1}^N \frac{q_+(k-1)}{q_-(k)} \right) \quad (\text{A.3})$$

Sostituendo i rate di transizione in (A.3) e nella (

Distribuzione all'equilibrio del population model

La distribuzione all'equilibrio è ottenibile analiticamente per ogni parametro, grazie alla natura markoviana del processo e quindi alla presenza della master equation che descrive l'evoluzione temporale di $\mathbb{P}[\mathbf{N} = N] = \mathbb{P}[N]$.

$$\frac{d}{dt}\mathbb{P}[N] = q_+(N)\mathbb{P}[N-1] + q_-(N)\mathbb{P}[N+1] - (q_+(N) + q_-(N))\mathbb{P}[N] \quad (\text{A.1})$$

L'equilibrio si ottiene imponendo il secondo membro a 0 per ogni N . Osservando i termini del secondo membro si nota che la condizione da noi cercata fa coincidere la probabilità di arrivare a uno stato con $\mathbf{N} = N$ con quella di abbandonarlo. Questa condizione è necessariamente soddisfatta se si impone la condizione di bilancio dettagliato che in questo caso specifico assume la forma, per ogni N :

$$q_+(N-1)\mathbb{P}[N-1] = q_-(N)\mathbb{P}[N] \quad (\text{A.2})$$

Quindi le transizioni tra due stati adiacenti sono equiprobabili. Dalle proprietà delle catene di Markov si dimostra che una soluzione del bilancio dettagliato è necessariamente la distribuzione all'equilibrio [1]. Reiterando (A.2) si ricava $\mathbb{P}[N]$ in funzione di $\mathbb{P}[0]$ e quest'ultimo si ricava dalla condizione di normalizzazione.

$$1 = \sum_{N=0}^{\infty} \mathbb{P}[N] = \mathbb{P}[0] \left(1 + \sum_{N=1}^{\infty} \prod_{k=1}^N \frac{q_+(k-1)}{q_-(k)} \right) \quad (\text{A.3})$$

Sostituendo i rate di transizione in (A.3) e nella (A.2) reiterata si ottiene la soluzione all'equilibrio in forma esplicita del nostro modello a una specie. Per esempio, scegliendo che con la dipendenza dalla densità sia nel rate di morte è consigliabile introdurre:

$$a = \frac{\mu}{r_+} \quad b = \frac{r_-}{r} K + 1 \quad c = \frac{r_+}{r} K \quad (\text{A.4})$$

Per ottenere:

$$\mathbb{P}[N] = \mathbb{P}[0] \frac{(a)_N c^N}{(b)_N N!} \quad (\text{A.5})$$

Dove $(a)_N$ è la notazione di Pochhammer. Data la forma di (A.6), la costante di normalizzazione risulta essere la funzione ipergeometrica:

dettagliato) reiterata si ottiene la soluzione all'equilibrio in forma esplicita del nostro modello a una specie. Per esem

APPENDICE A. DISTRIBUZIONE ALL'EQUILIBRIO DEL POPULATION MODEL

$$a = \frac{\mu}{r_+} \quad b = \frac{r_-}{r}K + 1 \quad c = \frac{r_+}{r}K \quad (\text{A.6})$$

Per ottenere:

$$\mathbb{P}[N] = \mathbb{P}[0] \frac{(a)_N c^N}{(b)_N N!} \quad (\text{A.6})$$

Dove $(a)_N$ è la notazione di Pochhammer. Data la forma di (A.6), la costante di normalizzazione risulta essere la funzione ipergeometrica:

$$\Phi_{a,b}(c) = \sum_{N=0}^{\infty} \frac{(a)_N c^N}{(b)_N N!} \quad (\text{A.6})$$

Perciò:

$$\mathbb{P}[N] = \frac{1}{\Phi_{a,b}(c)} \frac{(a)_N c^N}{(b)_N N!} \quad (\text{A.6})$$

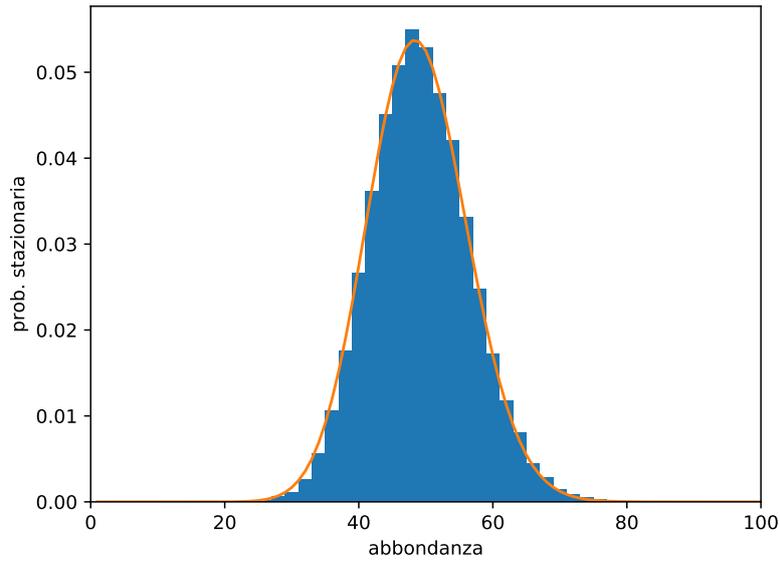


Figura A.1: Plot simulazione e soluzione analitica

Risultati simulazioni modello comunitario

I diversi colori indicano diversi valori di μ : 100 per marrone, 10 per viola, 1 per rosso, 0.1 per verde, 0.01 per arancio e 0.001 per azzurro.

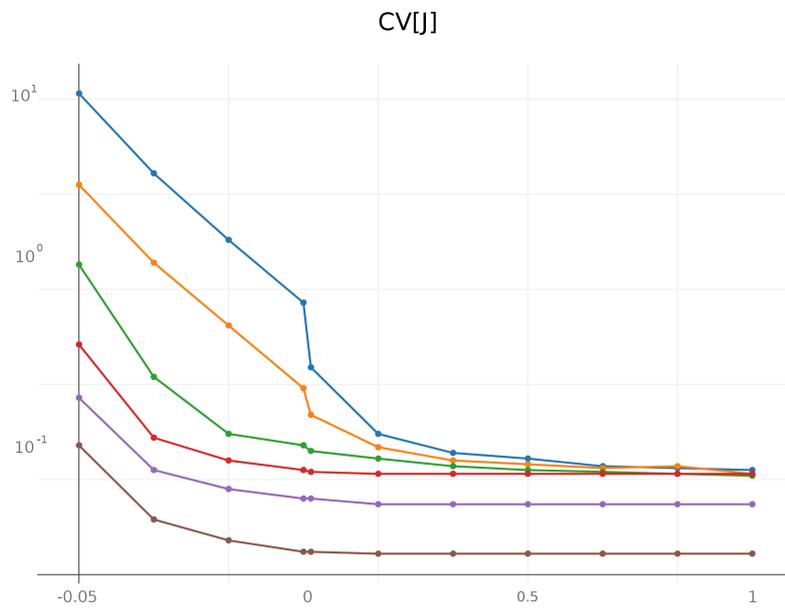
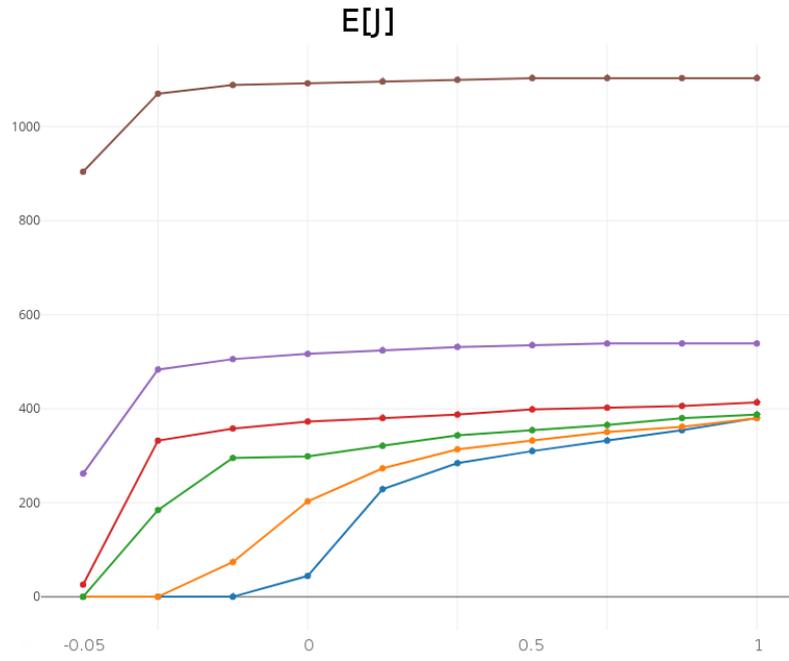
Variazione di α e μ

In questa sezione l'asse delle ordinate corrisponde alla variabile α in scala lineare.

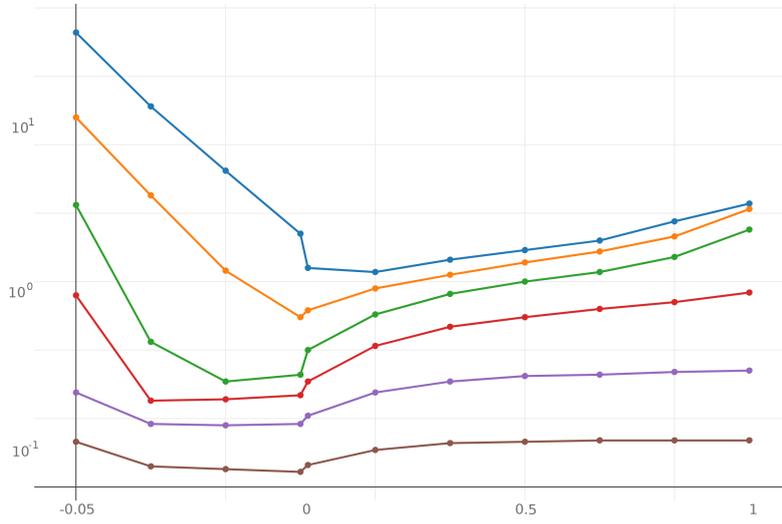
Carrying capacity comunitaria costante

Fissando $K = 400$ si ottengono i seguenti grafici.

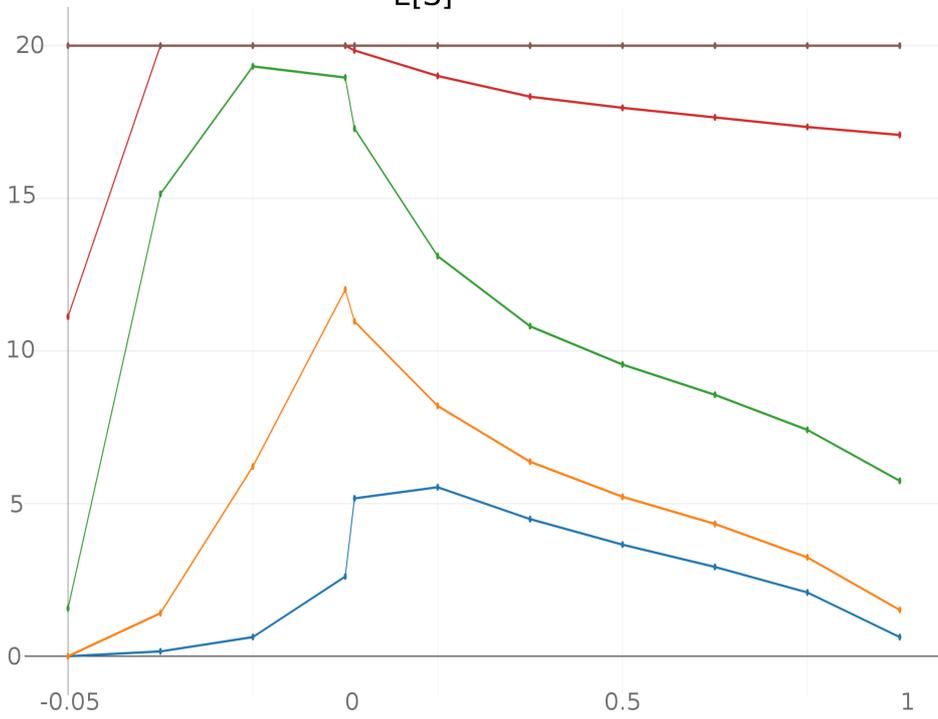
APPENDICE A. DISTRIBUZIONE ALL'EQUILIBRIO DEL POPULATION MODEL

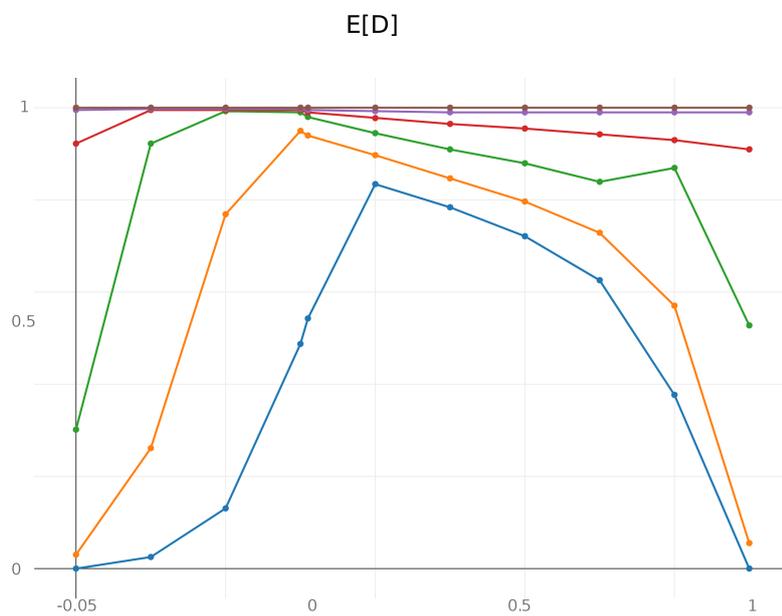


CV[N]



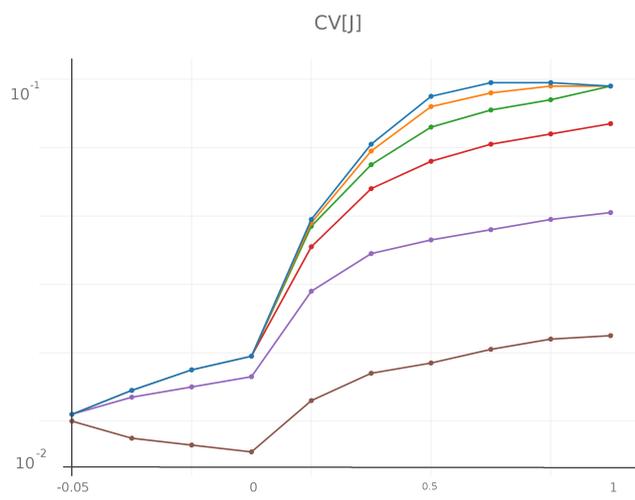
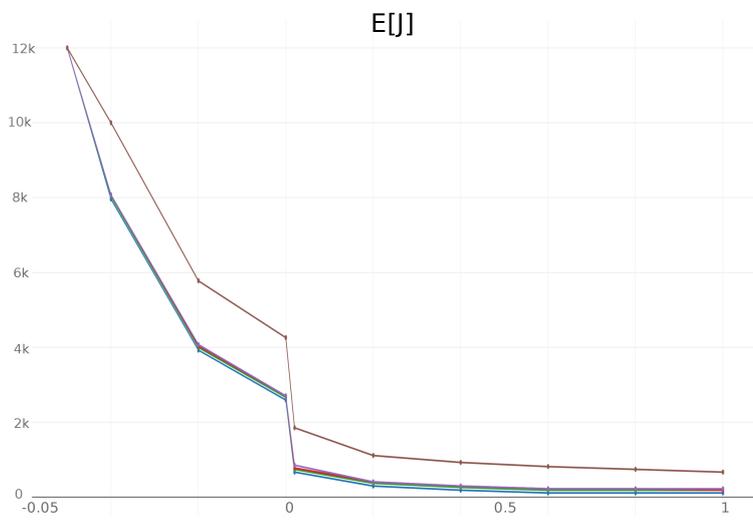
E[S]



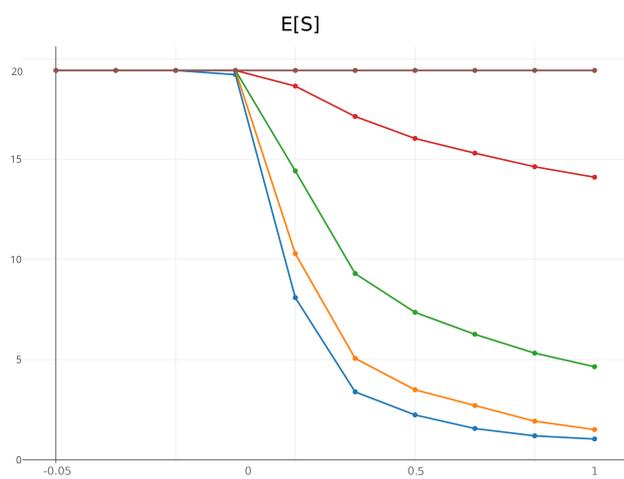
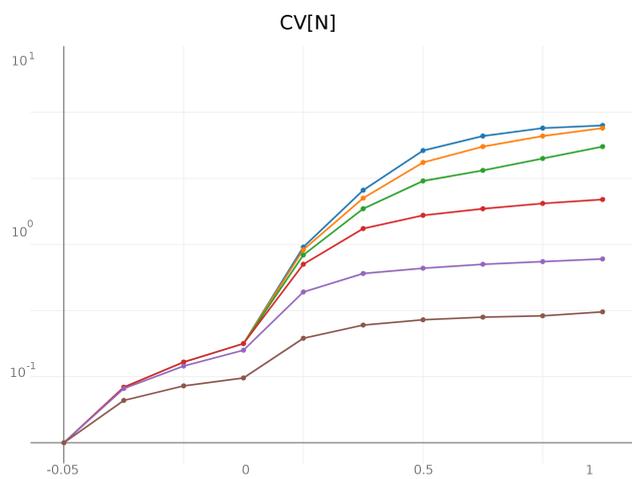


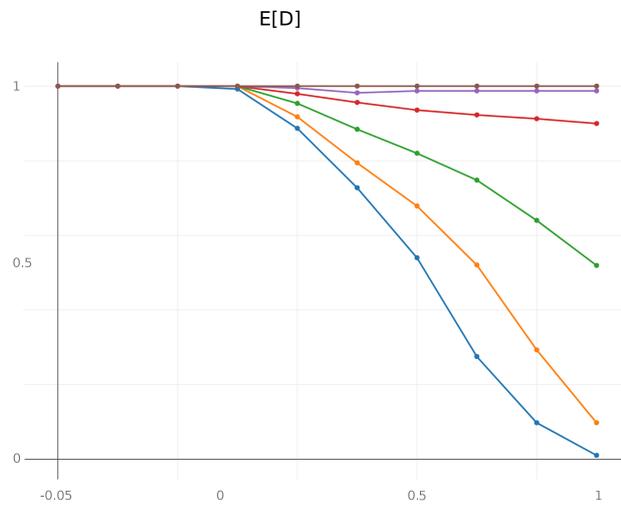
Carrying capacity specista costante

Fissando $K' = 100$ si ottengono i seguenti grafici.



APPENDICE A. DISTRIBUZIONE ALL'EQUILIBRIO DEL POPULATION MODEL





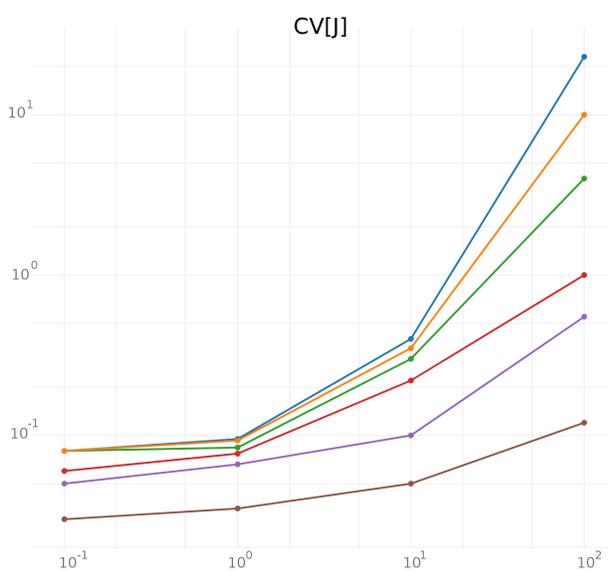
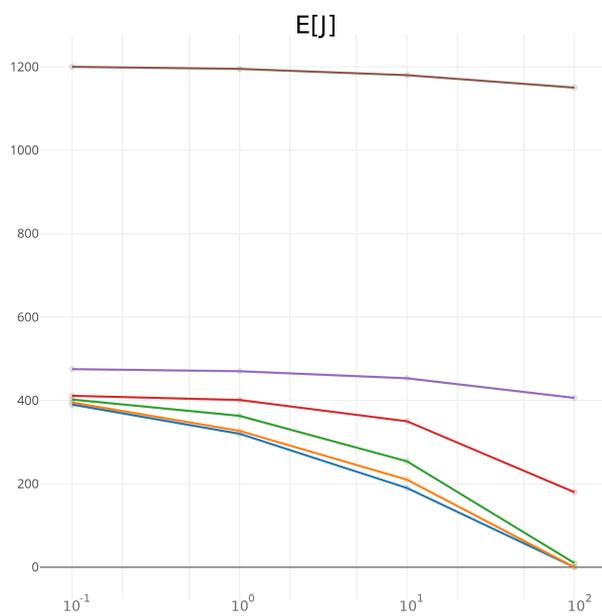
Variazione di r_- e μ

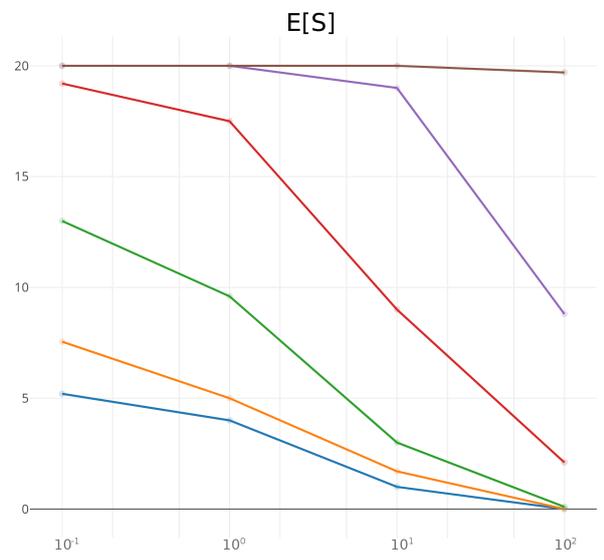
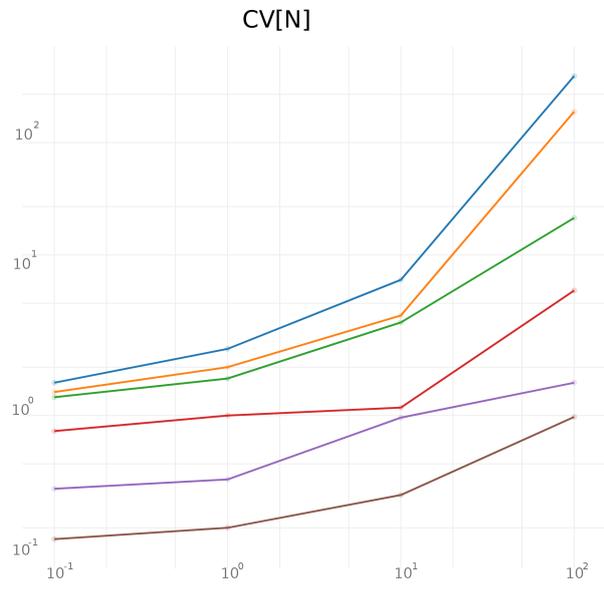
In questa sezione l'asse delle ordinate corrisponde alla variabile r_- in scala logaritmica.

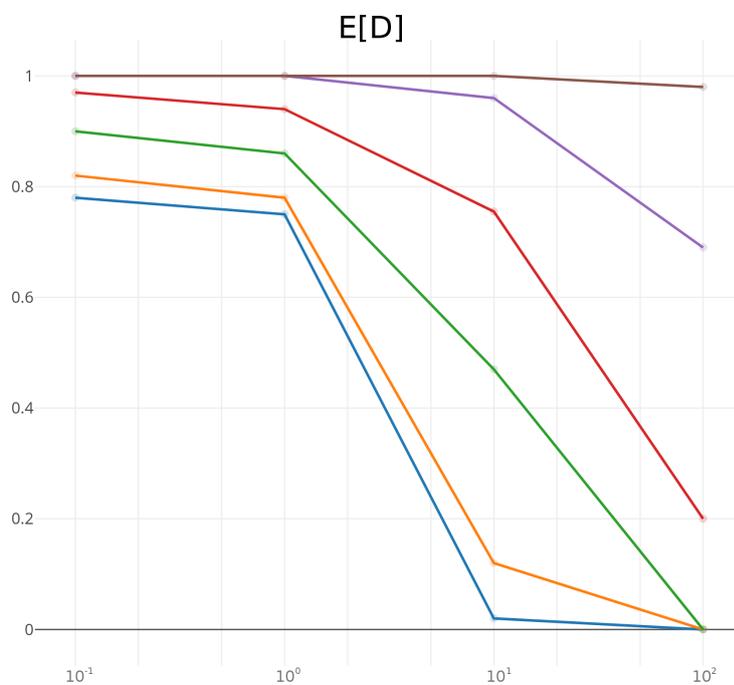
Interazioni competitive

Fissando $\alpha = 0.5$ si ottengono i seguenti grafici.

APPENDICE A. DISTRIBUZIONE ALL'EQUILIBRIO DEL POPULATION MODEL

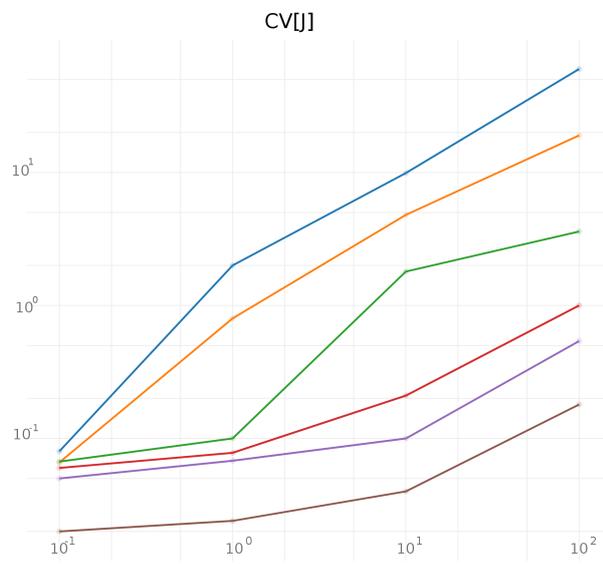
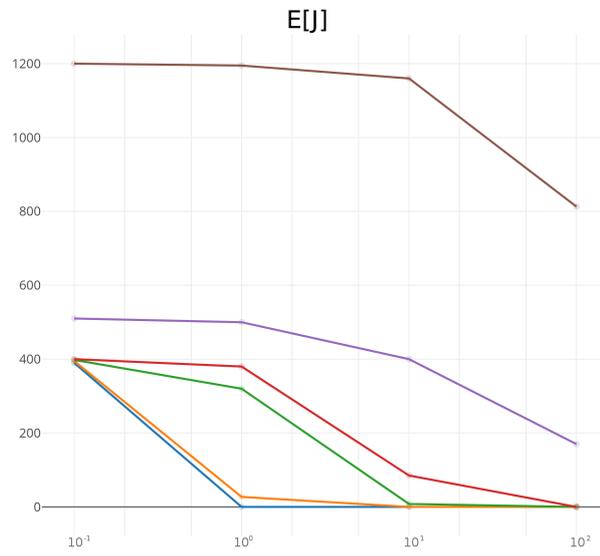




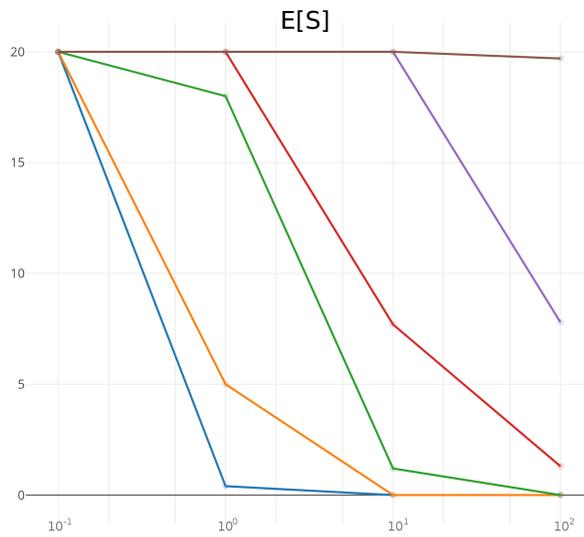
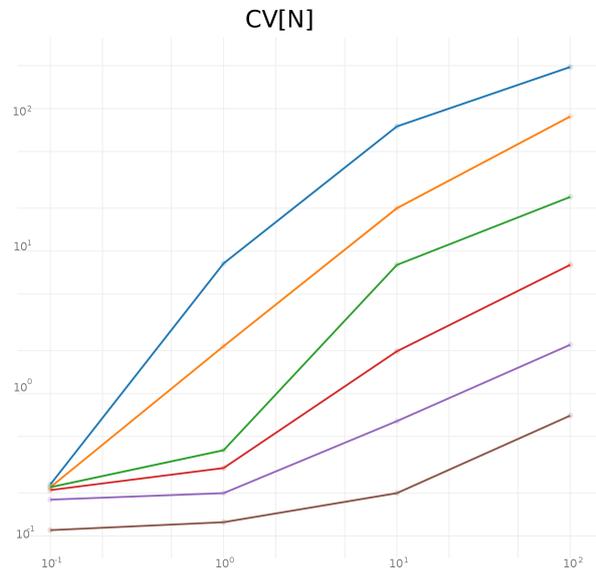


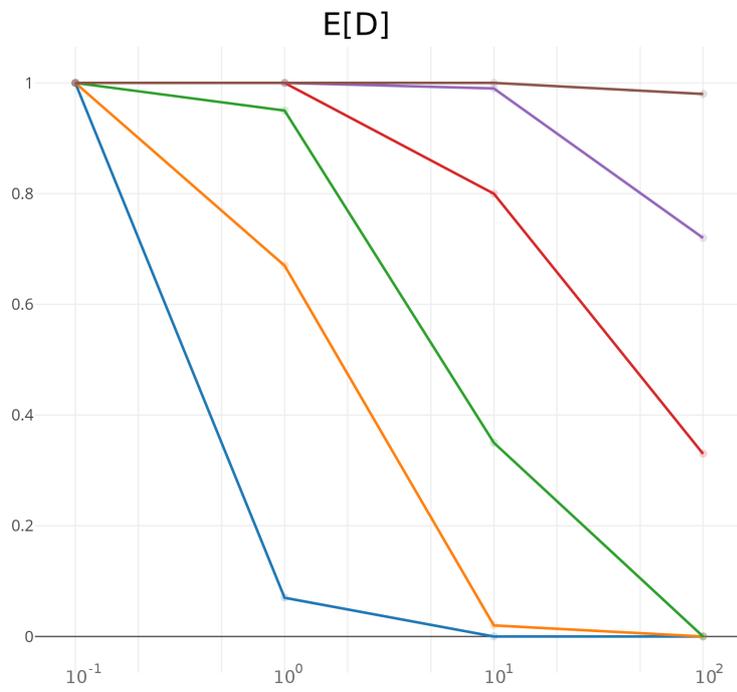
Interazioni cooperative

Fissando $\alpha = -0.02$ si ottengono i seguenti grafici.



APPENDICE A. DISTRIBUZIONE ALL'EQUILIBRIO DEL POPULATION MODEL





Bibliografia

- [1] W. Feller, *An Introduction to Probability Theory and Its Applications*, John Wiley Sons, Inc. , New York (1950)
- [2] L. Wasserman, *All of Statistics: A Concise Course in Statistical Inference*, Springer, New York (2010)
- [3] S. Azaele, S. Suweis, J. Grilli, I. Volkov, J. R. Banavar e A. Maritan, *Statistical mechanics of ecological systems: Neutral theory and beyond*, *Reviews of Modern Physics* **88**, 035003 (2016)
- [4] B. Haegeman e M. Loreau, *A mathematical synthesis of niche and neutral theories in community ecology*, *Journal of Theoretical Biology* **269**, 150-165 (2011)
- [5] M. Barbier, J. Arnoldi, G. Bunin e M. Loreau, *Generic assembly patterns in complex ecological communities*, *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**, 2156-2161 (2018)
- [6] M. Barbier e J. Arnoldi, *The cavity method for community ecology*, bioRxiv preprint 147728 (2017)
- [7] S. Hubbell, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press, Princeton (2001)
- [8] A. Ives, R. Gross e J. Klug *Stability and variability in competitive communities*, *Science* **286**, 542-544 (1999)
- [9] C. Gardiner, *Handbook of Stochastic Methods: For Physics, Chemistry and the Natural Sciences*, Springer, Berlin (2004)