



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea Triennale in Fisica

Tesi di Laurea

La biodiversità del Plancton e il Paradosso inverso

Relatore

Prof. Samir Suweis

Correlatore

Dr. Emanuele Pigani

Laureando

Leonardo Arduini

Anno Accademico 2022/2023

Indice

Introduzione	1
1 La Biodiversità del Plancton	3
1.1 Concetti preliminari	3
1.2 Il Paradosso del Plancton	4
1.3 Il Paradosso inverso	5
2 Descrizione matematica della dinamica delle specie	6
2.1 Ipotesi di Neutralità	6
2.2 Mean Field Voter Model e Birth-Death Master Equation	7
3 Implementazione numerica del modello di dinamica delle popolazioni	10
3.1 Simulazione della dinamica neutrale	12
3.2 Esclusione trofica e Rottura della neutralità	13
3.3 Esclusione trofica con Speciazione neutrale e vantaggiosa	15
4 Risultati analitici e Confronto con le simulazioni numeriche	18
4.1 Calcolo dei tempi di estinzione	18
4.2 Dinamica della Richness con condizioni iniziali omogenee	20
4.3 Dinamica della Richness con condizioni iniziali eterogenee	22
Conclusioni	27
A Tempi di esecuzione del codice	28
B Derivazione dell'equazione (4.3)	29
Bibliografia	31

Introduzione

In somma ci è da contemplare infinitamente
la grandezza della natura, e quanto sottilmente
ella lavora, e con quanta indicibil diligenza.

Galileo Galilei, Opere

La Natura è la madre delle complessità.

Già nel Seicento Galileo, osservando attraverso la lente del microscopio di sua costruzione, si mostrava meravigliato dalla varietà con cui si presentavano anche i più piccoli esseri viventi. Ad una tale meraviglia era accompagnata una certa dose di mistero: è possibile formulare leggi universali che descrivano il funzionamento delle popolazioni esistenti in natura? All'epoca non era ancora presente una teoria in grado di descrivere le leggi che governano i processi ecologici. Fu solo due secoli più tardi che venne pubblicata l'opera che diede un vero e proprio slancio per gli studi nell'ambito dell'ecologia: "*L'origine delle specie*" di Charles Darwin, nella quale sono descritte le osservazioni del naturalista inglese riguardo all'interazione tra animali di varie comunità ecologiche e al rapporto tra gli individui e l'ambiente in cui essi vivono.

Da allora, sono state compiute moltissime spedizioni naturalistiche e sono stati raccolti dati su innumerevoli popolazioni viventi in ogni parte del globo, dall'entroterra all'oceano. Una delle caratteristiche comuni a buona parte di questi ecosistemi è la coesistenza nello stesso ambiente di un'incredibile varietà di forme di vita. Tale stupefacente biodiversità ha affascinato ed interrogato gli ecologi, come testimonia il celebre lavoro di Evelyn Hutchinson "*Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?*" [1]: come mai il mondo naturale mostra una così notevole abbondanza di specie vegetali ed animali?

Rispondere a questa semplice domanda da un punto di vista teorico è un'impresa di non facile soluzione. Per esempio, se nella formulazione di modelli teorici si assume che ad avere un ruolo primario nella regolazione degli ecosistemi siano le interazioni trofiche tra specie diverse, ci si imbatte presto in risultati problematici. Il caso più eclatante è probabilmente quello del *Paradosso del Plancton*, introdotto dallo stesso Hutchinson [2] nel 1961 e basato sul principio della *competitive exclusion* formulato appena un anno prima da Hardin [3]. Secondo tale principio, che si basa su una serie relativamente semplice di postulati, se si considera un sistema composto da un certo numero di specie che competono per un unico nutriente, si prevede che l'evoluzione del sistema porti a una condizione di equilibrio finale nel quale una sola specie sopravvive e tutte le altre si estinguono. Dal momento che il plancton si nutre di un numero assai limitato di nutrienti – tra l'altro presenti spesso in quantità talmente limitate da rendere molto severa la competizione tra specie diverse – e che il principio può essere generalizzato

anche a più nutrienti, ci si dovrebbe aspettare un numero di specie di plancton nettamente inferiore a quello effettivamente osservato in natura.

D'altra parte, il fatto che la natura, nonostante appaia in una miriade di forme differenti, riveli incredibili somiglianze sia su piccole che su grandi scale di spazio e di tempo, ha indotto a pensare che esistano dei processi ecologici di base in grado di accomunare tutti gli ecosistemi e di spiegarne il funzionamento macroscopico indipendentemente dalle caratteristiche microscopiche degli individui che lo compongono. Tale approccio trova la sua naturale collocazione all'interno della Meccanica Statistica, a cui si devono alcuni dei maggiori contributi nel campo dell'ecologia teorica, come ad esempio la *Teoria Neutrale* [4]. Nonostante i numerosi progressi, interrogativi come quello del paradosso del plancton restano ancora oggi aperti.

L'obiettivo di questa tesi è lo studio critico di un recente articolo di Michael Behrenfeld, "*Phytoplankton biodiversity and the inverted paradox*" [5], che propone un tentativo di soluzione al paradosso di Hutchinson, basato sulla Teoria Neutrale.

Il primo capitolo dell'elaborato sarà perciò dedicato alla formulazione del paradosso del plancton e del paradosso inverso del plancton introdotto da Behrenfeld.

Nel secondo capitolo verranno poi esposte le ipotesi sulle quali è poggiato il modello stocastico utilizzato dall'autore. In particolare, verrà introdotta l'ipotesi di neutralità tra le specie, alla base della formulazione del modello stocastico, e sarà presentata la Master Equation di tale modello, che descrive la dinamica della probabilità di una data specie di avere una certa popolazione ad un certo tempo.

Nel terzo capitolo emergerà lo stampo computazionale della tesi: sarà presentata una breve descrizione del codice implementato in C++ per simulare la dinamica di una popolazione e replicare i risultati riportati in [5].

Il quarto capitolo, invece, è dedicato alla derivazione analitica, a partire dalla Master Equation, della dinamica del numero di specie nel tempo, che verrà confrontata con le simulazioni numeriche. Dopo aver testato l'accordo tra modello teorico e risultati computazionali, mostreremo come le condizioni iniziali del sistema giochino un ruolo fondamentale nella dinamica della diversità delle specie e ne caratterizzeremo analiticamente la dipendenza. Generalizzeremo poi il caso studiato da Behrenfeld a delle condizioni iniziali eterogenee, più simili alle distribuzioni osservate in natura.

Capitolo 1

La Biodiversità del Plancton

1.1 Concetti preliminari

Innanzitutto, è doveroso specificare che non vi è un'univoca definizione di biodiversità.

In “*The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*” [6] Stephen Hubbell definisce la biodiversità essenzialmente come la commistione di due grandezze fondamentali: la quantità di specie in un determinato ambiente ad un preciso istante di tempo, e l'abbondanza relativa delle stesse.

La prima grandezza viene indicata, in ecologia, con il termine *Richness* e sarà uno degli elementi chiave di questo elaborato; la seconda grandezza, conosciuta con RSA (*Relative Species Abundance*), rappresenta la distribuzione di probabilità dell'abbondanza di individui di una specie in una certa regione ed è, tra le altre cose, un quantificatore della rarità della specie in questione [7].

Differentemente da Hubbell, altri autori ritengono che tale definizione di biodiversità risulti riduttiva, non tenendo conto dei processi chimici, biologici e genetici sottostanti; ad ogni modo, il presente elaborato si riferirà alla biodiversità nel modo in cui fu intesa da Hubbell.

Un'ulteriore nozione fondamentale da introdurre è il concetto di *Nicchia ecologica*: essa rappresenta sostanzialmente l'insieme delle condizioni ambientali nelle quali un organismo vive ed interagisce con le risorse ed i competitori.

Questa definizione permette di introdurre il cosiddetto *Principio di Esclusione Competitiva* – generalmente attribuito a Gause [8], ma formalmente coniato da Hardin [3] – il quale asserisce che due specie non possono occupare la stessa nicchia nel medesimo ambiente per lungo tempo: ne consegue che una delle due specie acquisirà il dominio della competizione. Una teoria basata sul concetto di nicchie ecologiche (in ecologia denominata *niche assembly theory*) assume che possano stabilmente coesistere, in una comunità ecologica, solo specie i cui tratti permettono di specializzarsi su un determinato insieme di risorse, cosicché la convivenza di un insieme di specie nel medesimo ambiente per un lungo tempo è possibile solo in relazione al fatto che tali specie possiedono nicchie ecologiche separate.

1.2 Il Paradosso del Plancton

Il cosiddetto *Paradosso del Plancton* fu formulato da Evelyn Hutchinson nel 1961 ed è il punto di partenza del seguente elaborato. È noto che la maggior parte dei fitoplancton vivono e si riproducono all'interno di habitat contenenti anidride carbonica, azoto inorganico, composti di zolfo e fosforo, e pochi altri elementi chimici, la maggior parte dei quali si trova in piccole concentrazioni [9]. La questione sollevata da Hutchinson in "*The paradox of the plankton*" [2] fu la seguente:

Il problema presentato dal fitoplancton è essenzialmente come sia possibile per un certo numero di specie di coesistere in un ambiente relativamente isotropo o non strutturato, tutte in competizione per gli stessi tipi di risorse. [...] In accordo con il principio di esclusione competitiva, dovremmo aspettarci che una sola specie surclassi tutte le altre, cosicché nella situazione finale di equilibrio l'insieme si riduca ad una popolazione di una singola specie.

Nell'ambiente oceanico, infatti, le risorse trofiche che i plancton hanno a disposizione sono in numero limitato e, in aggiunta, sono spazialmente molto disperse. Di conseguenza, è spontaneo immaginare che gli individui debbano continuamente competere tra loro per potersi nutrire e riprodurre, e che solo poche specie sopravviveranno alla pressante competizione imposta dalla distribuzione dei nutrienti. Ciò che risulta ragionevole pensare viene tuttavia smentito dalle evidenze: in natura si osservano decine di migliaia di specie di plancton. Per quale motivo si verifica questa contraddizione?

Tra i molteplici tentativi di risolvere il paradosso, alcune delle idee chiavi sottostanti sono le seguenti [5]:

- L'alleanza o le co-dipendenze tra specie originano un gran numero di nicchie ecologiche all'interno di un ambiente fisico altrimenti omogeneo; un tal numero di nicchie ecologiche separate permette la coesistenza tra molteplici specie nello stesso ambiente.
- Il disturbo ambientale, cioè le molteplici variazioni temporali nelle condizioni di crescita degli individui che spostano i vantaggi competitivi tra le specie, contribuisce a preservare la biodiversità.
- La biodiversità dei fitoplancton potrebbe non essere basata sulla competizione per le risorse; potrebbero dunque esistere meccanismi diversi a regolare la dinamica delle popolazioni planctoniche.

Nonostante i vari tentativi di risolvere il dilemma, il paradosso del plancton è tutt'oggi aperto e di non banale risoluzione.

1.3 Il Paradosso inverso

Una possibile soluzione al paradosso proposta da Behrenfeld e dagli altri autori dell'articolo [5] è la seguente: generalmente la distanza media tra i singoli fitoplancton è tale che le zone di esaurimento dei nutrienti raramente si sovrappongono tra individui vicini [10, 11], inoltre sussiste un veloce riciclo delle risorse e un mescolamento fisico tra gli individui, dovuto alle correnti e alla diffusione. Queste condizioni, che favoriscono la separazione delle nicchie ecologiche, permetterebbero quindi un contesto ecologico neutrale, in cui la competizione è di fatto impossibile.

Le ricerche morfologiche e genomiche condotte negli spazi oceanici suggeriscono una stima della diversità dei fitoplancton dell'ordine di decine di migliaia di specie, ben superiori al numero limitato di tipologie di risorse che questi hanno a disposizione. Tuttavia, poichè lo spazio dei nutrienti sembra tale da vanificare la competizione, e considerando un ampio potenziale di diversificazione ed un lungo passato geologico di speciazione per i fitoplancton, Behrenfeld sposta subito l'attenzione su un diverso quesito, denominato *Inverted Paradox*:

Proponiamo che il Paradosso del Plancton non sia “Perchè esistono così tante specie di fitoplancton”, ma piuttosto il contrario, “Perchè ce ne sono così poche?”.

Nel tentativo stesso di risolvere il Paradosso del Plancton, si apre la possibilità che esista il problema contrapposto; descriviamo di seguito i ragionamenti che hanno indotto Behrenfeld a formulare il paradosso inverso del plancton.

L'autore prende in esame dati sperimentali sulla diffusione orizzontale nelle acque oceaniche e calcola che la scala di lunghezza necessaria per il mescolamento fisico tra individui nell'arco temporale di un giorno è dell'ordine di $\mathcal{O}(10^3)$ metri. Inoltre, considerando le tipiche concentrazioni di fitoplancton presenti negli oceani, che variano da meno di 1 a più di 10^5 individui per millilitro, si ricava che in una massa omogenea d'acqua larga 1 km e profonda 1 m il numero totale di individui varia rispettivamente da $\mathcal{O}(10^{12})$ a $\mathcal{O}(10^{17})$. L'autore assume poi che il numero di specie di plancton sia pari a 10^4 , e che per questi vi sia un tasso di crescita media di 1 divisione al giorno [12]. Infine, Behrenfeld include tali parametri all'interno di un modello stocastico neutrale di nascita, morte e immigrazione, ed arriva a stimare che una riduzione del 5% della biodiversità dei plancton dovuta ai soli effetti stocastici richieda da $\mathcal{O}(10^8)$ a $\mathcal{O}(10^{13})$ generazioni, pertanto i tempi di estinzione attesi per le specie planctoniche sarebbero spaventosamente elevati, variando da $\mathcal{O}(10^5)$ fino ad addirittura $\mathcal{O}(10^{10})$ anni, un tempo comparabile con l'età dell'universo.

Questi sconvolgenti risultati lasciano riflettere: se si stima che le specie di plancton abbiano tempi di estinzione confrontabili con l'età della vita sulla Terra – che è di $\mathcal{O}(10^9)$ anni – per quale motivo osserviamo così poche specie di fitoplancton negli oceani?

Per meglio comprendere questi risultati e come mai Behrenfeld arrivi a formulare il paradosso inverso, nel prossimo capitolo presenteremo la formulazione matematica del modello stocastico da lui considerato, di cui ci serviremo nel seguito dell'elaborato.

Capitolo 2

Descrizione matematica della dinamica delle specie

2.1 Ipotesi di Neutralità

I primi modelli che tentarono di definire la dinamica delle specie ecologiche interagenti sono stati quelli di Lotka e Volterra, che descrivono le interazioni di tipo preda-predatore o risorsa-consumatore. Questi modelli caratterizzano la dinamica di un ecosistema in cui sono presenti soltanto due specie che interagiscono tra di loro, ovvero seguono la logica del già citato principio di esclusione competitiva.

Il lavoro di Lotka e Volterra è stato essenziale per il successivo sviluppo di ulteriori modelli i quali, tuttavia, presentano alcuni limiti di fondo [7]:

- Sono modelli deterministici, pertanto non tengono conto della presenza di effetti stocastici nelle dinamiche di un sistema ecologico;
- Al crescere del numero di specie del sistema, tali modelli risultano molto complicati da trattare analiticamente e molto dispendiosi a livello computazionale;
- Si basano su parametri difficili da stimare sperimentalmente;
- È problematico introdurre le dipendenze dei modelli dai gradi di libertà spaziali;
- Risulta difficile studiare le proprietà universali che conseguono dai modelli macroecologici.

La prima teoria che introdusse il concetto di neutralità, trattando i sistemi ecologici come un equilibrio dinamico di processi universali, venne formulata da MacArthur e Wilson in “*The theory of island biogeography*” [13]. L’idea fondamentale che venne proposta fu che il numero di specie presenti su un’isola, le quali formano una comunità locale, varia in funzione di due fenomeni contrapposti: da una parte, le specie sulla terraferma e non ancora presenti sull’isola possono raggiungere l’isola e insediarsi; d’altra parte, le specie già presenti sull’isola possono estinguersi. Tale modello presentò una prospettiva completamente differente dalla visione dominante all’epoca, la quale era basata sul concetto di nicchia ecologica e sul principio di esclusione competitiva. MacArthur e Wilson, infatti, supposero in primis che la stocasticità demografica e ambientale possa contribuire a determinare la dinamica di una comunità ecologica; poi, spiegarono la coesistenza di specie come il risultato di un

equilibrio dinamico tra i tassi di immigrazione ed estinzione delle stesse; infine, presentarono l'ipotesi che tutte le specie siano equivalenti dal punto di vista della competizione.

Da questi presupposti, in “The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography” [6] Hubbell formulò quella che oggi è conosciuta come Teoria Neutrale. Diversamente dai modelli preda-predatore e dalle teorie niche assembly, la teoria neutrale descrive la dinamica delle comunità monotrofiche, ovvero le specie che si nutrono dello stesso insieme di risorse in un determinato ambiente e che, dunque, occupano la medesima posizione nella catena alimentare.

La teoria neutrale presuppone che tutte le specie siano identiche, a livello individuale, nelle probabilità di nascita, morte, migrazione e speciazione; la conseguenza di questa assunzione è che ogni specie disporrà delle stesse capacità competitive. Inoltre, un grande vantaggio di questa visione è che consente di studiare analiticamente la biodiversità, poiché governata da pochi processi fondamentali e universali.

Questo approccio neutrale si incastra ottimamente con il problema del plancton: infatti, i fitoplancton hanno a disposizione un limitato numero di risorse e vivono in un ambiente che, secondo l'ipotesi adottata dagli autori di [5], è neutrale rispetto alla competizione.

Vedremo che, nell'ipotesi di neutralità presentata, il principio di esclusione competitiva non ha più rilevanza nella dinamica delle popolazioni e viene soppiantato dalla cosiddetta *Esclusione stocastica*, che rappresenta la riduzione della biodiversità originata dalla casualità delle morti e dalla loro sostituzione secondo l'abbondanza degli individui per specie.

Di seguito, sarà presentato il modello stocastico che adotteremo per lo studio della biodiversità dei fitoplancton e verrà descritta l'equazione che ne governa la dinamica.

2.2 Mean Field Voter Model e Birth-Death Master Equation

Il Voter Model è un modello stocastico che descrive la dinamica delle opinioni e la formazione del consenso all'interno di una popolazione di individui votanti. La logica di base è la seguente: gli elettori (*voters*) sono situati in un reticolo di d dimensioni nel quale ciascun voter occupa una singola cella e possiede una certa opinione iniziale tra i q possibili stati d'opinione; ad ogni passo temporale, un voter viene estratto casualmente e la sua opinione può variare con una probabilità legata alle opinioni dei votanti vicini. In ambito ecologico, generalmente si trattano i paesaggi come 2-dimensionali, i voters divengono gli individui di una popolazione e la loro opinione corrisponde alla specie a cui appartengono: ecco quindi che ad ogni step temporale un individuo muore e viene immediatamente sostituito da una copia di uno degli individui circostanti. Le particolarità di questo processo sono le seguenti:

- Assorbimento: quando una specie si estingue, non vi è più modo di introdurla nel sistema.
- Consenso finale: una popolazione con un numero finito di individui giungerà, in un tempo finito, ad uno stato finale in cui sarà presente una sola specie, corrispondente alla formazione del consenso.

Per simulare una dinamica ecologica ed ovviare al problema dello stato finale statico - non rappresentativo dei fenomeni ecologici - si introduce nel processo stocastico il fenomeno della migrazione, facendo sì che ad ogni step temporale vi sia una certa probabilità che l'individuo estratto venga sostituito da un individuo immigrante non presente nel sistema.

Per semplificare la trattazione, in accordo con la metodologia impiegata da Behrenfeld et al. [5], sarà adottato quello che è conosciuto come *Mean Field Voter Model*, modello in cui viene abbandonata la condizione di vicinanza spaziale, cioè ogni individuo può essere sostituito da un qualsiasi altro individuo, non necessariamente adiacente. Quanto segue sarà la trattazione matematica del Mean Field Voter Model.

Si consideri un reticolo con un numero totale J di individui, ognuno dei quali occupa un sito della griglia. A ciascun individuo è assegnata un'etichetta numerica che ne identifica la specie di appartenenza tra le S diverse specie. Denotiamo con $\vec{n} = \{n_1, n_2, \dots, n_S\}$ il vettore delle abbondanze, dove n_i quantifica il numero di individui appartenenti alla i -esima specie.

Poichè si tratta di un processo a somma-zero, ovvero il numero totale J di individui si conserva nel tempo, varrà sempre la condizione

$$J = \sum_{i=1}^S n_i . \quad (2.1)$$

La dinamica del Mean Field Voter Model è la seguente: ad ogni istante di tempo t un individuo estratto casualmente da un sito della griglia muore e viene sostituito da un nuovo individuo, secondo due differenti modalità:

- Con probabilità ν il nuovo individuo, che era precedentemente esterno al sistema, migra dall'esterno e colonizza il sito.
- Con probabilità $1 - \nu$ il nuovo individuo fa parte della prole di un individuo già presente nel sistema.

Nella versione del modello considerata dagli autori dell'articolo [5] e quindi anche da noi, l'evento di migrazione avviene per opera di individui che sono esterni al sistema, ma che appartengono a una delle S possibili specie.

Il parametro $\nu \in [0, 1]$ è detto *immigration rate* e svolge un ruolo determinante nella dinamica della popolazione. In particolare, se $\nu = 0$ si cade nel caso statico in cui, in stato finale, sarà sopravvissuta solamente una specie all'interno della popolazione; se invece $\nu > 0$, in un tempo finito verrà raggiunto un equilibrio dinamico tale che la biodiversità satura attorno ad un certo numero di specie.

Data la natura del processo, tutti gli individui possiedono le stesse probabilità di nascita e di morte, con un rate di immigrazione costante: siamo dunque in ambito della teoria neutrale, la quale prevede che la dinamica di ciascuna specie sia la stessa e possa dipendere solo dall'abbondanza della specie e, quindi, che la biodiversità sia governata dalle condizioni iniziali e da processi stocastici.

L'equazione differenziale che caratterizza la dinamica di una singola specie è la *Birth-Death Master Equation* [14], la quale descrive la probabilità che una specie abbia una popolazione di n individui al tempo t

$$\frac{\partial P}{\partial t}(n, t) = b(n-1) \cdot P(n-1, t) - [b(n) + p(n)] \cdot P(n, t) + d(n+1) \cdot P(n+1, t) , \quad (2.2)$$

dove $b(n)$ e $d(n)$ sono rispettivamente i parametri di nascita e morte, dati dalle relazioni

$$\begin{cases} b(n) = (1 - \nu) \frac{J-n}{J} \frac{n}{J-1} + \nu \frac{1}{S} \frac{J-n}{J} , \\ d(n) = (1 - \nu) \frac{n}{J} \frac{J-n}{J-1} + \nu \frac{n}{J} \frac{S-1}{S} . \end{cases} \quad (2.3)$$

Osservando questi due rate, notiamo che sono consistenti con la trattazione sopra descritta:

- **b(n)** \Rightarrow Con probabilità $\frac{J-n}{J}$ si verifica la morte di un individuo non appartenente alla specie considerata, seguita o dalla nascita di un individuo della specie data con probabilità $(1-\nu)\frac{n}{J-1}$, oppure dalla colonizzazione di un individuo immigrante della stessa specie con probabilità $\nu\frac{1}{S}$.
- **d(n)** \Rightarrow Con probabilità $\frac{n}{J}$ si verifica la morte di un individuo appartenente alla specie considerata, seguita o dalla nascita di un individuo che non sia della specie data con probabilità $(1-\nu)\frac{J-n}{J-1}$, oppure dalla colonizzazione di un individuo immigrante non appartenente alla specie in esame con probabilità $\nu\frac{S-1}{S}$.

Non ci sono metodi generali per risolvere la (2.2), ad eccezione della soluzione stazionaria $P^*(n)$, che si ottiene imponendo $\frac{\partial P}{\partial t}(n, t) = 0$. In questo modo [15], è possibile riscrivere l'equazione come

$$I(n+1) - I(n) = 0, \quad (2.4)$$

dove si definisce

$$I(n) = d(n)P^*(n) - b(n-1)P^*(n-1). \quad (2.5)$$

Imponendo poi la condizione che il numero di individui n non possa essere negativo, ovvero che $b(-1) = d(0) = 0$, per ricorsione si ottiene $I(0) = 0$. Sommando su tutti i valori di n otteniamo una sommatoria telescopica

$$0 = \sum_{k=0}^{n-1} I(k+1) - I(k) = I(n) - I(0), \quad (2.6)$$

da cui deriva che $I(n) = I(0) = 0$. Si ottiene quindi la relazione ricorsiva

$$P^*(n) = \frac{b(n-1)}{d(n)} P^*(n-1), \quad (2.7)$$

ed infine la soluzione stazionaria sarà la seguente

$$P^*(n) = P(0) \prod_{k=1}^n \frac{b(k-1)}{d(k)}, \quad (2.8)$$

dove $P(0)$ è ottenuta imponendo la condizione di normalizzazione

$$\sum_n P^*(n) = 1. \quad (2.9)$$

Capitolo 3

Implementazione numerica del modello di dinamica delle popolazioni

Lo scopo del presente capitolo è quello illustrare come è possibile implementare computazionalmente il framework presentato nel precedente capitolo e di investigare la dinamica delle specie andando oltre l'ipotesi di neutralità [5]. Le simulazioni numeriche sono state realizzate nel linguaggio C++ e sono basate sul Mean Field Voter Model. Nella sezione 3.1 considereremo il modello basato sulla Teoria Neutrale, e saranno tenute in considerazione solo l'esclusione stocastica e la migrazione; nelle sezioni 3.2 e 3.3 verranno invece violate le condizioni di neutralità, introducendo nel modello dei parametri che rappresentano differenti capacità di competizione tra le specie. Pertanto, sono stati scritti due codici C++, il codice n°1 per la dinamica neutrale, il codice n°2 per la dinamica non neutrale ¹.

Iniziamo con la descrizione del primo codice. Ognuna delle S specie viene etichettata con un identificativo numerico nel range $[0, S - 1]$. Definiamo quindi due quantità fondamentali: la prima è \vec{J} , un array di J elementi che rappresenta gli individui totali nella popolazione, ad ognuno dei quali associamo l'etichetta numerica identificativa della specie a cui appartiene l'individuo; il secondo elemento è l'array $\vec{n} = (n_0, n_1, \dots, n_{S-1})$ che contiene le abbondanze n_i della specie i -esima, con $i = 0, 1, \dots, S - 1$. Dopo che l'array \vec{J} è stato inizializzato secondo la condizione iniziale $n_i = \frac{J}{S} \forall i$, (i.e., al tempo $t = 0$ tutte le specie hanno lo stesso numero di individui), inizia la simulazione della dinamica del sistema, operata mediante una void function che chiameremo “void nascita-morte”. La dinamica ad ogni passo temporale è la seguente:

- 1) l'array \vec{J} viene duplicato a formare un nuovo array \vec{J}' di dimensione $2J$, in cui gli ultimi J elementi sono l'esatta copia dei primi J .
- 2) Successivamente, grazie all'utilizzo dell'algoritmo *Mersenne Twister* (che viene fornito dalla libreria `<random>`) per la generazione efficace di numeri pseudo-casuali equi-distribuiti, vengono estratti J numeri pseudo-casuali senza ripetizione nell'intervallo $[0, 2J - 1]$, corrispondenti agli indici degli individui dell'array che moriranno e verranno subito rimpiazzati.
- 3) In seguito, la sostituzione di tali individui avviene mediante la ricostruzione dell'array \vec{J} di partenza, nel quale gli individui che sono stati estratti casualmente (cioè gli individui che sono morti) non saranno più presenti, mentre gli individui che non sono stati estratti (individui sopravvissu-

¹I codici sono disponibili open-source al link https://github.com/epigani/voter_model

ti) vengono o ricopiati in \vec{J} con probabilità $1 - \nu$ – il che equivale a dire che vengono sostituiti dalla propria prole – oppure sostituiti da individui immigrati nella popolazione, appartenenti ad una delle S specie esterne a quel sito, con probabilità ν .

Il parametro $\nu \in [0, 1]$ corrisponde proprio al rate di immigrazione, ovvero alla probabilità per unità di tempo che la colonizzazione dei siti lasciati vuoti dagli individui morti, appartenenti a certe specie, avvenga da parte di specie esterne alla zona considerata. In sintesi, nel codice n°1 muoiono e vengono sostituiti J individui ad ogni passo temporale, il che equivale all'avanzamento di una generazione nella dinamica della popolazione. Il processo di morte e sostituzione degli individui ad ogni time-step è da considerarsi immediato ed assicura che il processo stocastico sia a somma-zero.

Per quanto riguarda il secondo codice, utilizzato per simulare la dinamica non neutrale, si segue una procedura differente. Inizialmente si assegna a tutte le specie un parametro μ , detto *division rate*, scelto tra 10 valori discreti equispaziati nell'intervallo $[0.6, 1]$; si costruisce quindi l'array $\vec{\mu} = (\mu_0, \mu_1, \dots, \mu_{S-1})$, in modo tale che alla specie i -esima sia assegnato casualmente un valore μ_i tra i 10 valori possibili. Il division rate quantifica le capacità di competizione degli individui appartenenti ad una data specie, in relazione agli individui di una qualsiasi altra specie. Viene quindi inclusa nell'implementazione una nuova grandezza \vec{P} , un array di dimensione $S+1$ in cui la differenza tra termini immediatamente successivi pesa le probabilità di sopravvivenza delle specie, secondo le relazioni:

$$\begin{cases} P_0 = 0, \\ P_i = P_{i-1} + n_{i-1} \cdot \mu_{i-1} \quad \forall i = 1, 2, \dots, S. \end{cases} \quad (3.1)$$

In sostanza, P_1 quantifica la bontà competitiva della specie 0, P_2 quella della specie 1, e così via fino ad arrivare alla specie $S - 1$, a cui corrisponde P_S . La dinamica del secondo codice ad ogni passo temporale è la seguente:

- 1) Si verifica la morte e l'immediata sostituzione di un solo individuo, che viene estratto casualmente dall'array \vec{J} .
- 2) Il vecchio individuo viene rimpiazzato dal nuovo secondo queste regole: con probabilità ν un individuo immigrante, appartenente ad una delle S specie, sostituisce il vecchio individuo, esattamente come nel primo codice; con probabilità $1 - \nu$, invece, viene estratto un numero pseudo-casuale nel range $[0, P_S]$: l'intervallo in cui rientrerà il numero random generato corrisponderà alla specie a cui appartiene il nuovo individuo, che sarà quindi una delle specie estratte a caso dal pool di diversità al tempo zero.

Così procedendo, gli individui possiedono, in relazione alla specie a cui appartengono, diverse capacità competitive, dunque differenti probabilità di riprodursi. Poiché questa versione del codice uccide e rimpiazza un solo individuo per time-step, la popolazione avanza di una generazione ogni J passi temporali. Infine, per la sezione 3.3 il codice n°2 sarà modificato in modo tale da introdurre altri due processi eco-evolutivi: il rate di speciazione neutrale e quello di speciazione vantaggiosa, che descriveremo più avanti.

Si specifica che nel caso di division rates μ uguali ad 1 per ogni specie, la dinamica del secondo codice è equivalente a quella del primo, con la sola differenza che un time-step equivale a J eventi di morte e nascita nel codice n°1 e ad un unico evento nel codice n°2.

Per stimare la biodiversità della popolazione, in entrambi i codici è stato indagato l'array \vec{n} : il numero di specie equivale al conteggio delle abbondanze n_i non nulle contenute nell'array stesso.

Infine, in ragione della loro differenza, l'esecuzione della parte dinamica dei due codici richiede tempi differenti, che variano in modo sub-esponenziale in funzione della grandezza del sistema, cioè il numero totale J di individui. Alcune informazioni aggiuntive sui runtime dei due codici sono presentate in Appendice A.

3.1 Simulazione della dinamica neutrale

Siamo ora interessati a testare la biodiversità nelle ipotesi di neutralità mediante ripetute simulazioni numeriche basate sul Mean Field Voter Model. Le simulazioni sono volte a replicare i risultati ottenuti da Behrenfeld, pertanto saranno considerati valori dei parametri presenti nell'articolo [5].

In particolare, il tema centrale della seguente sezione è la cooperazione di due fenomeni: l'esclusione stocastica e l'immigrazione. Il primo fenomeno, dovuto alla casualità delle morti e alla nascita degli individui in funzione delle abbondanze temporali delle specie, è rappresentativo nel caso $\nu = 0$. Nella sezione 2.2 è stato mostrato che, in assenza di immigrazione da parte di individui esterni alla popolazione, dopo un certo tempo sopravvivrà una sola specie. Per quanto riguarda l'immigrazione, invece, se si introduce nel modello stocastico un rate $\nu > 0$ la biodiversità raggiunge in stato finale un equilibrio dinamico, nel quale altalenano la sopravvivenza di alcune specie, l'estinzione di altre specie, e la ricomparsa di specie estinte grazie al fenomeno dell'immigrazione.

La Figura 1 dell'articolo [5] rappresenta i risultati delle simulazioni numeriche del Mean Field Voter Model in ipotesi di neutralità, e mostra quanto appena detto sullo stato asintotico raggiunto dalla biodiversità. La figura ritrae l'andamento del numero di specie (o *Richness*) in funzione del numero di generazioni, ovvero del tempo, dal momento in cui nel codice utilizzato un time-step corrisponde all'evoluzione di una generazione nella popolazione.

I parametri utilizzati nelle simulazioni sono $J = \{10^4, 10^5, 10^6\}$, $S = 10^4$, $\nu = \{0, 0.3, 0.03\}\%$. Le condizioni di inizializzazione delle abbondanze imposte dagli autori sono $n_i = \frac{J}{S} \forall i = 0, 1, \dots, S - 1$, il che comporta che $n_0 = \{1, 10, 100\}$, mentre nelle simulazioni qui compiute sono stati inizializzati in modo random gli individui (con distribuzione omogenea di probabilità, per cui $n_i \simeq n_0$ per tutte le specie), fattore che comunque non ha apportato differenze significative nell'andamento della dinamica. Nonostante questa diversità nelle condizioni iniziali, le simulazioni hanno riprodotto ottimamente la forma della Richness ottenuta in [5]. Di seguito sono presentati i grafici della Richness in scala bi-logaritmica, ottenuti simulando la dinamica del modello stocastico per un numero totale di 10^5 generazioni.

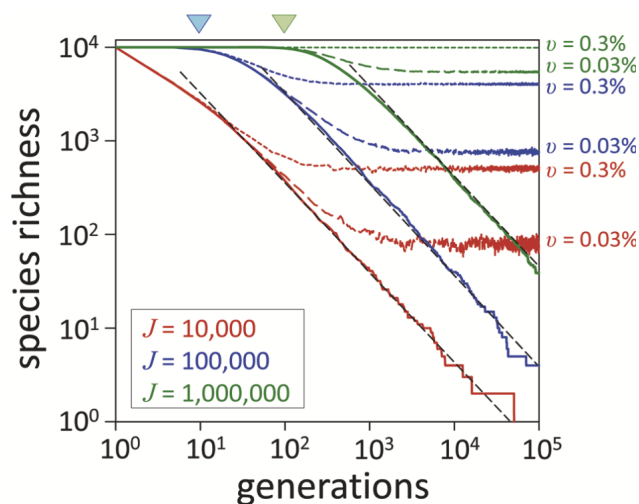


Figura 3.1: Risultati di Behrenfeld et al.

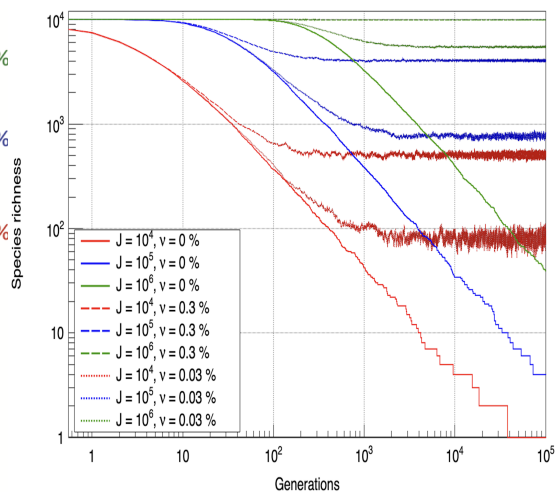


Figura 3.2: Risultati delle nostre simulazioni

Si nota che le tre curve della Richness corrispondenti a $\nu = 0$ hanno un transiente iniziale approssimativamente costante; subiscono poi una decrescita lineare in scala log-log, ovvero una riduzione di biodiversità che segue una legge di potenza; infine, dopo 10^5 generazioni, giungono ad un certo numero finale di specie (che saturerà ad 1 per $t \rightarrow +\infty$ e $\nu = 0$).

Si evidenzia che maggiore è il valore del parametro n_0 , maggiore sarà il tempo necessario per cominciare un'effettiva decrescita nel numero di specie: è importante notare infatti come le tre curve rosse, corrispondenti a $n_0 = 1$, mostrino una rapida caduta della Richness che avviene in tempi minori rispetto alle curve blu ($n_0 = 10$) e alle curve verdi ($n_0 = 100$).

Inoltre, maggiore è il valore dell'immigration rate ν , più alto sarà il numero di specie in stato finale: il fenomeno dell'immigrazione garantisce dunque la possibilità di avere coesistenza di diverse specie anche per tempi molto lunghi.

Come descritto nel capitolo 1.3, a partire da questa simulazione Behrenfeld estende i risultati alla popolazione di plancton presente in una massa d'acqua larga 1 km e profonda 1 m, arrivando alla conclusione che il Mean Field Voter Model in ipotesi di neutralità prevede, nel caso $\nu = 0$, che una riduzione del 5% della Richness avvenga in tempi che vanno da $\mathcal{O}(10^5)$ a $\mathcal{O}(10^{10})$ anni. Questa implicazione è il motivo per cui, nell'articolo [5], viene eliminata l'ipotesi di neutralità in favore di un'implementazione numerica che tenga conto delle differenze competitive tra specie, introducendo il fenomeno dell'*esclusione trofica*.

3.2 Esclusione trofica e Rottura della neutralità

Behrenfeld continua la trattazione specificando che, sebbene la distanza fisica tra plancton negli oceani sia tale da rendere rara la sovrapposizione delle zone di esaurimento dei nutrienti tra gli individui, le differenze fisiologiche tra le varie specie potrebbero consentire ad alcune di esse di estrarre localmente un maggior numero di risorse trofiche rispetto ad altre specie. Questa diversità di fitness tra le specie causa una deriva dall'ipotesi di neutralità adottata fino ad ora e viene indicata come *Trophic exclusion*.

Nell'articolo [5] si procede a modificare l'implementazione del Mean Field Voter Model introducendo per ogni specie il parametro μ , detto *division rate*. Tale parametro $\mu \in [0.6, 1]$ quantifica la fitness

competitiva delle specie, di conseguenza tutte gli individui avranno lo stesso rate di mortalità, ma differenti probabilità di riproduzione, a seconda della specie di appartenenza.

Procedendo con le simulazioni numeriche, viene nuovamente ricavata la Richness in funzione delle generazioni, utilizzando come parametri $J = 10^4$, $S = 200$, $\nu = 0.3\%$ e operando per un numero totale di 3650 generazioni (corrispondenti a $3650 \cdot J$ time-step per il codice n°2). Tale Richness viene raffigurata in Figura 2b dell'articolo [5], ed è accompagnata da altre due figure: il grafico 2a dell'articolo mostra le abbondanze temporali $n_i(t)$ per 50 specie estratte casualmente tra le 200 specie totali, in modo tale da visualizzare le distribuzioni degli individui nel tempo; il grafico 2c dell'articolo, invece, è un insieme di 8 istogrammi, ognuno dei quali mostra la somma delle abbondanze delle specie con un certo valore di μ a tempo fissato. In altre parole, ogni bin k -esimo di ciascuno degli 8 istogrammi corrisponde al valore μ_k tra le 10 possibilità, cosicché all'interno di ogni bin viene contato il numero totale di individui appartenenti alle sole specie il cui division rate μ è lo stesso del bin considerato, per una specifica generazione fissata ({20,50,80,150,200,400,600,1000} generazioni). Più in dettaglio, la figura 2c in [5] mostra la media di tali istogrammi effettuata su tre differenti simulazioni numeriche, mentre la nostra figura mostra un singolo set di 8 istogrammi. Di seguito presentiamo le figure sopra descritte.

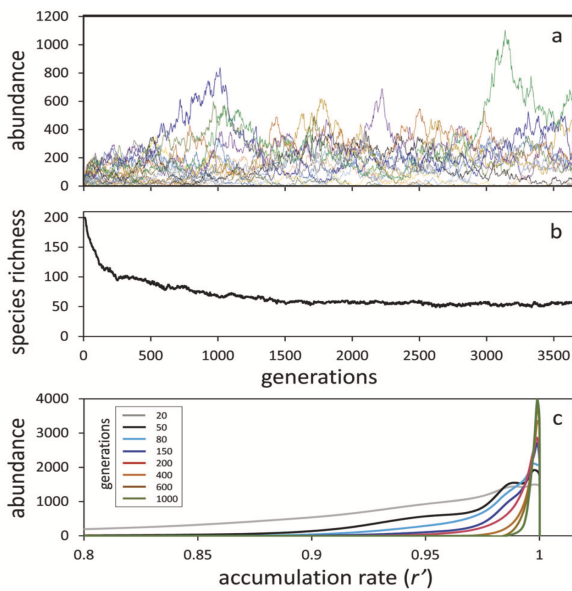


Figura 3.3: Risultati di Behrenfeld et al.

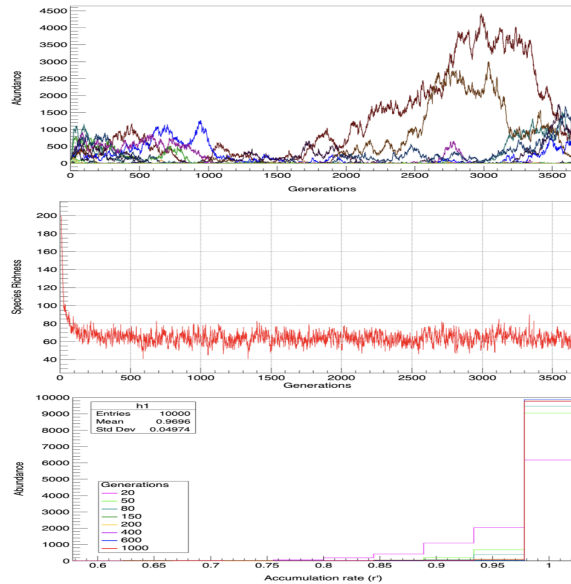


Figura 3.4: Risultati delle nostre simulazioni

Tra i risultati delle nostre simulazioni e quelli di Behrenfeld notiamo alcune differenze:

- Per quanto riguarda il plot delle abbondanze temporali (Figure 3.3 e 3.4 in alto), le abbondanze sono più omogeneamente distribuite nel grafico di Behrenfeld rispetto al grafico da noi ottenuto. Di conseguenza, dal nostro grafico si deduce che nella dinamica del nostro codice sia avvenuto un dominio competitivo di maggiore portata delle specie con alti valori del division rate μ sulle restanti specie. Nelle simulazioni da noi prodotte si arriva a valori di abbondanza di 4000 individui per una sola specie, su un totale di 10^4 individui, mentre nel grafico di Behrenfeld si raggiunge al massimo un'abbondanza di circa 1100 individui.
- Osservando il grafico della Richness (Figure 3.3 e 3.4 al centro) si evidenzia che, rispetto al plot ottenuto da Behrenfeld, le nostre simulazioni sono caratterizzate da un transiente iniziale di de-

crescita molto più rapido : a titolo d'esempio, le simulazioni dell'autore stimano una biodiversità di 100 specie dopo circa 250 generazioni, mentre nelle nostre simulazioni tale numero di specie si raggiunge dopo sole 38 generazioni. Ciò che risulta in accordo tra le due simulazioni è invece il numero finale di specie a cui satura il sistema, che si assesta attorno a 60 specie.

- Gli istogrammi delle abbondanze per classi di division rate (Figure 3.3 e 3.4 in basso) mostrano che, con l'avanzare delle generazioni, le abbondanze delle specie con alte abilità competitive (cioè un alto valore di μ) sono nettamente maggiori rispetto alle abbondanze delle specie con minore fitness competitiva. Infatti, dopo un certo intervallo di tempo, le abbondanze delle specie con bassi valori di μ si assottigliano a zero. Inoltre, tali istogrammi confermano nuovamente le differenze riscontrate nei precedenti punti: si nota infatti che le abbondanze delle nostre simulazioni raggiungono valori più elevati rispetto alle simulazioni dell'autore.

Dai precedenti grafici, si deduce che il fenomeno dell'esclusione trofica limita la biodiversità, avvantaggiando le specie con elevati division rates e svantaggiando le specie con minor valore dei tali. Behrenfeld deduce poi che l'interazione tra esclusione stocastica, immigrazione ed esclusione trofica garantisce che, in stato finale, restino comunque nella popolazione specie aventi tutti i possibili valori di μ , ma con abbondanze diverse. L'autore afferma quindi che il fenomeno della trophic exclusion sia dominante nella dinamica soprattutto in stato iniziale, restringendo la biodiversità fino a quando le somiglianze nelle abilità competitive delle specie fanno sì che riacquisisca importanza anche l'esclusione stocastica.

In definitiva l'esclusione trofica, e i suoi effetti sulla biodiversità, potrebbero riportare il numero di specie di plancton attese ad un valore decisamente inferiore rispetto a quello ottenuto nel caso di dinamica neutrale. Vedremo nel capitolo 4 che è possibile dare una spiegazione alla biodiversità delle popolazioni planctoniche osservate in natura senza la necessità di appellarci all'esclusione trofica.

3.3 Esclusione trofica con Speciazione neutrale e vantaggiosa

L'ultimo fenomeno indagato da Behrenfeld è quello della speciazione neutrale (*Neutral speciation*) e della speciazione vantaggiosa (*Beneficial Speciation*). Questi processi consistono nell'introduzione, all'interno del modello, di una minuscola probabilità che, dopo la morte di un individuo, questo venga rimpiazzato da un individuo che non appartiene a nessuna delle S specie presenti nella popolazione, bensì sia parte di una nuova specie che presenta mutazioni genetiche rispetto agli individui nella popolazione. In particolare, la modifica apportata al modello da questi due fenomeni ad ogni passo temporale è illustrata di seguito:

- **Speciazione Neutrale** \Rightarrow Con probabilità ν_N nasce un individuo appartenente ad una nuova specie il cui division rate μ è casualmente assegnato tra i valori di μ delle specie esistenti in quel momento. Per esempio, se nella dinamica della popolazione ad un certo istante di tempo sono estinte tutte le specie con $\mu = 0.6$, ma è sopravvissuta almeno una specie per ciascun valore μ restante, l'individuo della nuova specie possiederà una capacità competitiva parametrizzata da un division rate casuale tra tutti i valori possibili, escluso il valore 0.6.
- **Speciazione Vantaggiosa** \Rightarrow Con probabilità ν_B nasce un individuo di una nuova specie il cui division rate μ è dello 0.1% maggiore rispetto al massimo division rate delle specie esistenti in quell'istante di tempo. Ad esempio, se in un certo momento esiste almeno una specie con

$\mu = 1$, e tale valore di division rate è il massimo valore presente tra le specie sopravvissute nella popolazione, allora il nuovo individuo apparterrà ad una specie con $\mu = 1.001$.

Accadrà quindi che nello stato iniziale della popolazione vi saranno solo i 10 valori possibili per μ presentati precedentemente, invece durante la dinamica del modello emergeranno via via nuovi valori di division rate.

Sono poi state eseguite le simulazioni numeriche includendo queste due speciazioni nella dinamica, utilizzando i parametri $J = \{10^4, 10^5\}$, $S = 200$, $\nu = 0.03\%$, $\nu_N = \nu_B = 0.00002\%$ ed operando per un totale di $2 \cdot 10^4$ generazioni. Di seguito è riportato l'andamento temporale della Richness ottenuto con le simulazioni descritte, corrispondenti alla Figura 3b dell'articolo [5].

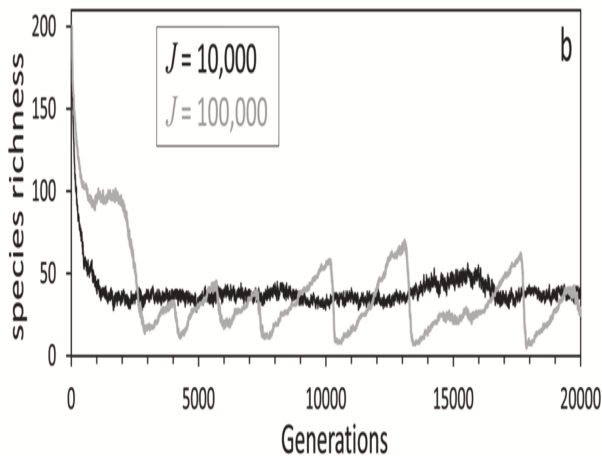


Figura 3.5: Risultati di Behrenfeld et al.

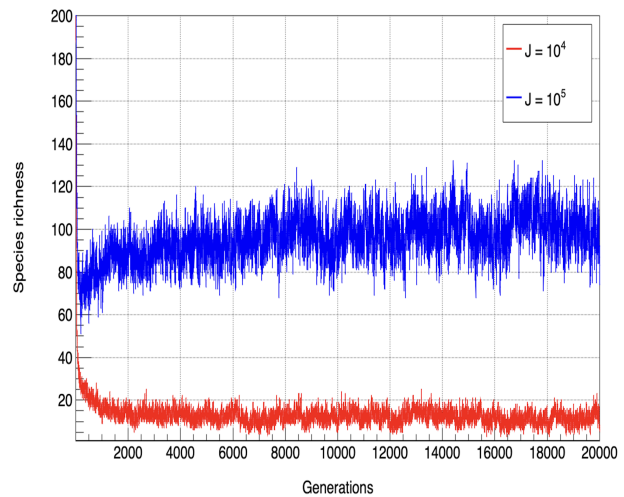


Figura 3.6: Risultati delle nostre simulazioni

Notiamo che i risultati delle nostre simulazioni sono notevolmente differenti da quelli ottenuti da Behrenfeld. Per quanto riguarda il caso $J = 10^4$, il grafico ottenuto dalle nostre simulazioni (curva rossa) ha un transiente iniziale di decrescita più veloce di quello ottenuto da Behrenfeld, analogamente a quanto accaduto nella sezione 3.2. Inoltre, la Richness da noi ricavata si assesta asintoticamente ad un minor numero di specie.

Per quanto riguarda $J = 10^5$, la Richness con le nostre simulazioni (curva blu) non è così evidentemente caratterizzata da quell'andamento ondulatorio presente nel grafico di Behrenfeld, mentre la biodiversità in stato finale risulta maggiore.

Un ulteriore dettaglio da evidenziare nelle nostre simulazioni è che, per $J = 10^5$ individui, i due tipi di speciazione hanno introdotto un notevole rumore nella dinamica del modello stocastico, facendo sì che vi sia un'ampia dispersione temporale nel numero di specie. Si nota più facilmente questo fenomeno riproducendo il grafico della Richness in scala bi-logaritmica.

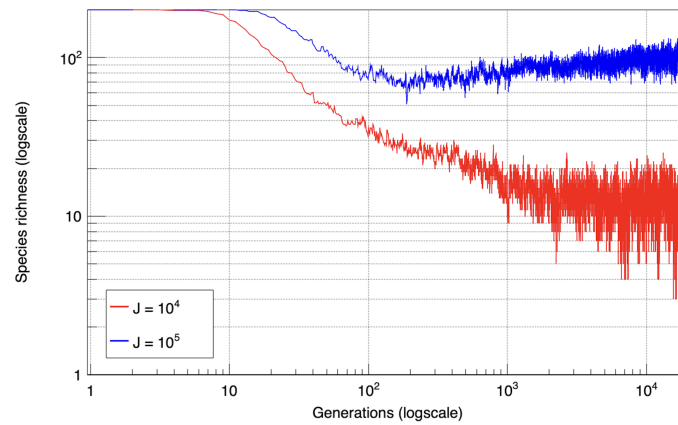


Figura 3.7: Richness con speciazione neutrale e speciazione vantaggiosa

I risultati delle simulazioni numeriche comprendenti i fenomeni delle speciazioni neutrale e vantaggiosa non hanno apportato particolare interesse per gli scopi del seguente elaborato. Tuttavia, è interessante notare come l'implementazione numerica dello stesso modello porti a risultati così differenti quando si introducono fenomeni che escono dall'ipotesi di neutralità e che, dunque, richiedano una maggior complessità nella scrittura del codice informatico.

Nel prossimo capitolo deriveremo le aspettative teoriche della biodiversità in ipotesi di neutralità, per poi confrontarle con le simulazioni computazionali presentate.

Capitolo 4

Risultati analitici e Confronto con le simulazioni numeriche

4.1 Calcolo dei tempi di estinzione

Grazie alla Birth-Death Master Equation (2.2) siamo in grado di calcolare la probabilità $W_\nu^{ext}(t)$ che la specie presa in considerazione sia estinta ad un istante di tempo minore o uguale a t . Tale probabilità ci fornirà poi una relazione analitica della Richness $S_\nu(t)$.

Iniziamo linearizzando i parametri di nascita e morte descritti in (2.3), in modo tale da ottenere un coefficiente costante nei rate $b(n)$ e $d(n)$, ed un coefficiente di crescita/descrescita lineare; per farlo sarà utilizzata l'approssimazione $\frac{n}{J} \ll 1$, approssimazione che è ragionevole in ambito ecologico, e consistente con le simulazioni computazionali. I rate linearizzati di nascita e morte sono i seguenti

$$\begin{cases} b(n) = b_0 + b_1 n = \frac{\nu n_0}{J} + \frac{1-\nu}{J} n, \\ d(n) = d_1 n = \frac{1}{J} n, \end{cases} \quad (4.1)$$

con $n_0 = \frac{J}{\nu}$. Qui è importante notare che $\frac{1-\nu}{J} = b_1 < d_1 = \frac{1}{J}$, poiché tale disuguaglianza garantisce che non vi sia un'esplosione demografica della specie in considerazione. Per ricavare $W_\nu^{ext}(t)$ introduciamo la funzione caratteristica come segue

$$G(x, t) = \sum_{n=0}^{+\infty} P_n(t) x^n, \quad (4.2)$$

la quale risulta estremamente utile per i nostri scopi. Infatti, possiamo ora riscrivere la (2.2) in funzione di $G(x, t)$, ottenendo un'equazione differenziale alle derivate parziali:

$$\frac{\partial G}{\partial t}(x, t) = [b_0 x - b_0] G(x, t) + [b_1 x^2 + d_1 - (b_1 + d_1)x] \frac{\partial G}{\partial x}(x, t). \quad (4.3)$$

La derivazione matematica della precedente relazione è presente in Appendice B.

L'equazione (4.3) può essere integrata esattamente; tuttavia, poiché la dinamica del sistema dipende dalle condizioni iniziali, è necessario imporre la condizione iniziale sulla distribuzione di $P_n(0)$. In [5] Behrenfeld suppone che $P_n(0) = \delta_{n,n_0}$ ovvero che, in stato iniziale, la specie in esame abbia un numero

di individui $n_0 = \frac{J}{S}$. Tale condizione iniziale equivale ad imporre $G(x, 0) = x^{n_0}$, infatti

$$G(x, 0) = \sum_{n=0}^{+\infty} \left(P_n(0) x^n \right) \Big|_{P_n(0)=\delta_{n,n_0}} = \sum_{n=0}^{+\infty} \left(\delta_{n,n_0} x^n \right) = x^{n_0}. \quad (4.4)$$

L'equazione (4.3) è stata risolta adoperando il software *Mathematica*, per cui imponendo la condizione iniziale ed esplicitando i rate linearizzati $b(n)$ e $d(n)$, la soluzione risulta

$$G_\nu(x, t) = \left[\frac{e^{t\nu} [1 - (1 - \nu)x] - (1 - x)(1 - \nu)}{\nu e^{t\nu}} \right]^{-\frac{n_0\nu}{1-\nu}} \left[\frac{(1 - x) - [1 - (1 - \nu)x] e^{t\nu}}{(1 - \nu)(1 - x) - [1 - (1 - \nu)x] e^{t\nu}} \right]^{n_0}. \quad (4.5)$$

In particolare, nel caso $\nu = 0$ in cui non è consentito il fenomeno della migrazione, la soluzione si semplifica notevolmente e diviene

$$G_0(x, t) = \left(\frac{x + t(1 - x)}{1 + t(1 - x)} \right)^{n_0}. \quad (4.6)$$

La probabilità che la specie considerata sia estinta ad un istante di tempo minore o uguale a t si ricava dalla relazione

$$G_\nu(0, t) = \sum_{n=0}^{+\infty} \left(P_n(t) x^n \right) \Big|_{x=0} = P_0(t) \cdot 1 + \sum_{n=1}^{+\infty} \left(P_n(t) x^n \right) \Big|_{x=0} = P_0(t) = W_\nu^{ext}(t), \quad (4.7)$$

e dunque

$$W_\nu^{ext}(t) = \left(\frac{e^{t\nu} - (1 - \nu)}{\nu e^{t\nu}} \right)^{-\frac{n_0\nu}{1-\nu}} \left(\frac{1 - e^{t\nu}}{1 - \nu - e^{t\nu}} \right)^{n_0}. \quad (4.8)$$

Mettiamo in evidenza alcune proprietà dell'Equazione (4.8):

- Per $t \ll 1$, la probabilità di estinzione scala come $W_\nu^{ext} \sim t^{n_0} + (1 - \frac{3}{2}\nu) n_0 t^{(n_0+1)}$, seguendo una legge di potenza. Come era facile aspettarsi, la probabilità di estinguersi in tempi brevi diminuisce al crescere della popolazione iniziale n_0 .
- Per $t \gg 1$ la probabilità di estinzione satura al valore $W_\nu^{ext} \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} \nu^{\frac{n_0\nu}{1-\nu}}$.
- Nel limite $\nu \rightarrow 0$ la probabilità di estinzione diviene

$$W_0^{ext}(t) = \left(\frac{t}{1+t} \right)^{n_0}, \quad (4.9)$$

che satura ad 1 per $t \rightarrow +\infty$, limite consistente con il fenomeno del consenso finale descritto nella sezione 2.2.

Nella stima dei tempi di estinzione, dunque, un ruolo fondamentale viene giocato non solamente dal parametro di immigrazione ν , ma anche, nel caso di condizioni iniziali uguali per tutte le specie, da n_0 . È interessante notare che quindi la dipendenza del tempo di estinzione non sia legata direttamente né alla dimensione totale del sistema (J) né al numero di specie (S), ma solamente, in modo altamente non lineare, al loro rapporto.

4.2 Dinamica della Richness con condizioni iniziali omogenee

Come sottolineato nella sezione precedente, le condizioni iniziali del sistema, ovvero la distribuzione delle abbondanze n_i di ogni specie i -esima, sono un fattore fondamentale nella successiva dinamica del sistema. In questa sezione sarà mostrato come si comporta la biodiversità nel caso di condizioni iniziali omogenee, che corrispondono alle ipotesi su cui si basa l'articolo di Behrenfeld [5] e, dunque, sulla cui base sono state compiute le simulazioni numeriche presentate nel capitolo 3.

Imporre condizioni iniziali omogenee equivale a vincolare tutte le specie ad avere lo stesso numero di individui $n_0 = \frac{J}{S}$ al tempo iniziale $t = 0$, ovvero considerare la seguente probabilità iniziale:

$$P_n(0) = \delta_{n,n_0}. \quad (4.10)$$

È stato mostrato, nella sezione precedente, che questa condizione iniziale genera la probabilità di estinzione $W_\nu^{ext}(t)$ descritta in equazione (4.8). Data la probabilità di estinzione, siamo ora in grado di calcolare il numero di specie attese al tempo t , ovvero la Richness $S_\nu(t)$, semplicemente moltiplicando il numero S di specie totali per la probabilità che una singola specie non sia estinta ad un tempo minore o uguale a t (che equivale a $1 - W_\nu^{ext}(t)$):

$$S_\nu(t) = S \left[1 - \left(\frac{e^{t\nu} - (1 - \nu)}{\nu e^{t\nu}} \right)^{-\frac{n_0\nu}{1-\nu}} \left(\frac{1 - e^{t\nu}}{1 - \nu - e^{t\nu}} \right)^{n_0} \right], \quad (4.11)$$

che, nel caso particolare $\nu = 0$, assume la forma

$$S_0(t) = S \left[1 - \left(\frac{t}{1+t} \right)^{n_0} \right]. \quad (4.12)$$

Nelle figure sottostanti è rappresentata la Richness $S_\nu(t)$ con condizioni iniziali omogenee: il grafico a sinistra mostra la legge di potenza con cui decresce il numero di specie nel caso $\nu = 0$, per valori di $n_0 = \{1, 10, 100\}$; il grafico a destra evidenzia invece la differenza tra gli andamenti asintotici della Richness nei casi $\nu = 0$ e $\nu > 0$, a parità del valore di $n_0 = 1$. I grafici sono in scala bilogarithmica.

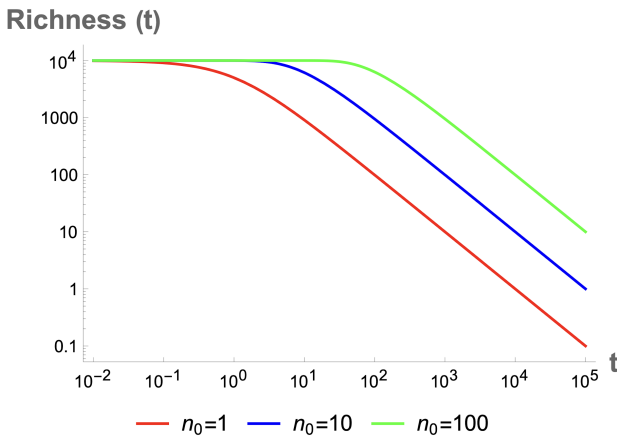


Figura 4.1: Richness con $\nu = 0$, $n_0 = \{1, 10, 100\}$

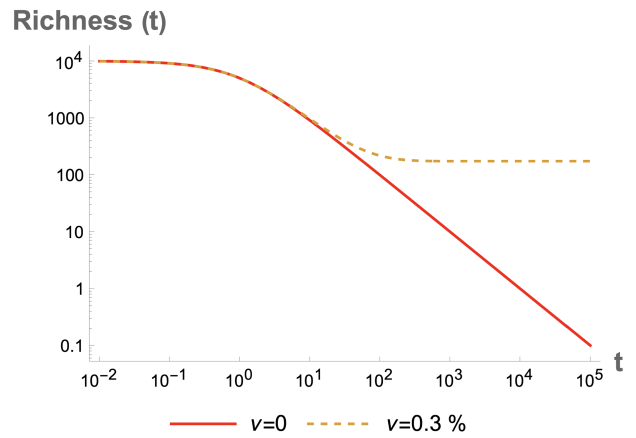


Figura 4.2: Richness con $\nu = \{0, 0.3\}\%$, $n_0 = 1$

Nel grafico a sinistra si nota che le Richness con $\nu = 0$ hanno un transiente iniziale pressochè costante (dalla (4.12) $S_0(t) \sim S$ per $t \ll 1$) e, dopo un tempo governato dal parametro n_0 , iniziano a subire

una decrescita che segue un andamento lineare in scala log-log, ovvero il numero di specie diminuisce secondo una power law che, per $t \gg 1$, ha la forma $S_0(t) \sim S \frac{n_0}{t}$, cioè una potenza di esponente -1 . Il grafico a destra mostra invece la sostanziale differenza che la migrazione introduce nel processo: nel caso $\nu = 0$, nel limite $t \rightarrow +\infty$ sopravvivrà una sola specie, per $\nu > 0$ il numero di specie saturerà invece al valore $S(1 - \nu^{\frac{n_0 \nu}{1-\nu}})$, dipendente dai parametri ν e n_0 .

Di seguito sono riportati i grafici in scala bilogarithmica che mettono a confronto le aspettative teoriche con le simulazioni computazionali svolte con il codice n°2. I parametri dei seguenti plot sono $S = 10^4$ e $n_0 = \{1, 10\}$, corrispondente a $J = \{10^4, 10^5\}$.

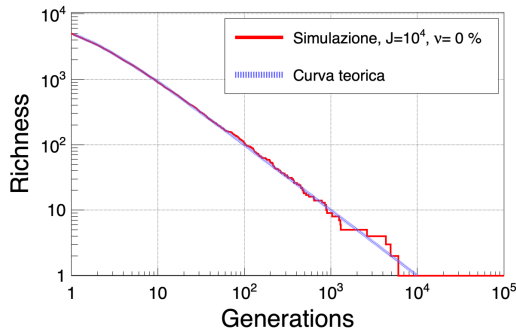


Figura 4.3: $\nu = 0 \%$, $n_0 = 1$

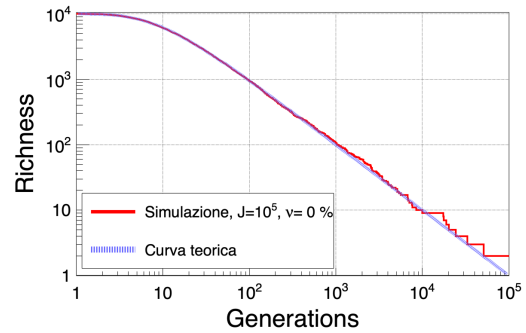


Figura 4.4: $\nu = 0$, $n_0 = 10$

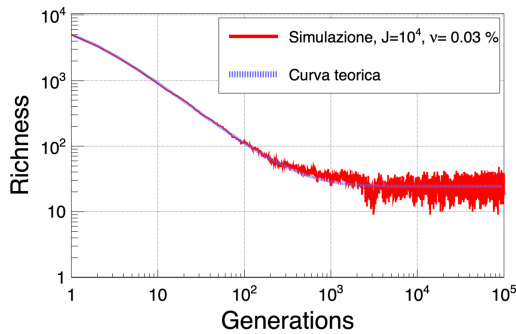


Figura 4.5: $\nu = 0.03 \%$, $n_0 = 1$

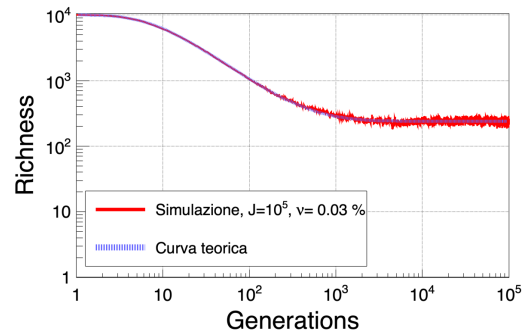


Figura 4.6: $\nu = 0.03 \%$, $n_0 = 10$

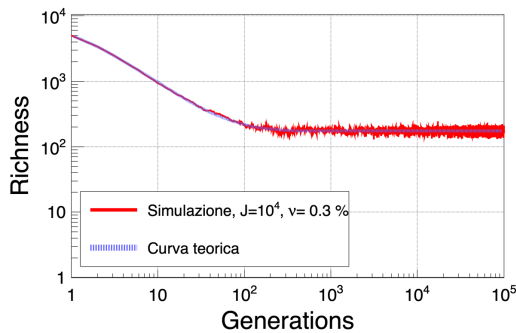


Figura 4.7: $\nu = 0.3 \%$, $n_0 = 1$

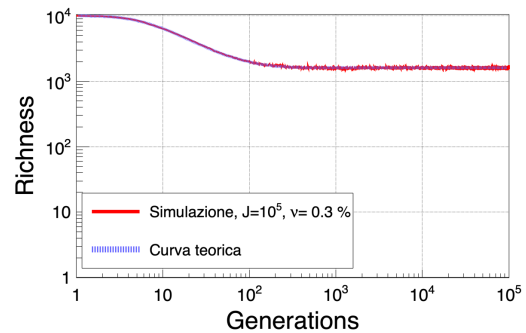


Figura 4.8: $\nu = 0.3 \%$, $n_0 = 10$

Si evidenzia l'ottimo accordo tra previsione analitica e simulazione numerica nel caso di dinamica neutrale e condizioni iniziali omogenee. Si deduce che, a livello computazionale, è possibile simulare la dinamica neutrale di una popolazione in maniera fedele alle aspettative teoriche.

4.3 Dinamica della Richness con condizioni iniziali eterogenee

Fino ad ora è stata adottata l'ipotesi che le specie avessero tutte lo stesso numero iniziale di individui $n_0 = \frac{J}{S}$; tuttavia, questa assunzione è solo una semplificazione di ciò che accade realmente nei sistemi ecologici. Sappiamo infatti [16, 17] che in natura la distribuzione delle abbondanze non segue una forma simile a $P_n(0) = \delta_{n,n_0}$, come potrebbe essere ad esempio una curva gaussiana di media $\frac{J}{S}$. Si tratta generalmente di distribuzioni a lunga coda (*Long-tail distributions*), fortemente eterogenee: solo pochissime specie hanno abbondanza alta, mentre la maggior parte delle restanti specie possiedono un numero di individui molto minore. Nel seguito considereremo alcune delle distribuzioni a lunga coda più utilizzate in ecologia: la *Log-Series distribution* ("LS"), la *Negative Binomial distribution* ("NB") e la *Zeta distribution* ("ZIPf"), delle quali le prime due sono discrete, mentre l'ultima è continua.

L'obiettivo della presente sezione è quello di indagare se l'applicazione di tali distribuzioni di n_0 possa spiegare il paradosso inverso descritto nella sezione 1.3, ovvero lo scarso numero di specie di fitoplancton rispetto alle aspettative teoriche.

Il metodo di analisi è il seguente: denominata $f(n_0)$ la generica distribuzione di probabilità delle abbondanze iniziali, saranno calcolati i 3 valori attesi della Richness $S_\nu(t)$ pesata con le 3 diverse distribuzioni presentate; poi verranno determinati i parametri delle $f(n_0)$ in modo tale che il valor medio $\overline{f(n_0)}$ sia proprio $n_0 = \frac{J}{S}$, per far sì che le distribuzioni possiedano la stessa media $\overline{\delta_{n,n_0}} = n_0$, quindi per renderle confrontabili; infine, con tali parametri si eseguiranno i plot che confrontano la Richness $S_\nu(t)$ con le 3 diverse Richness pesate con le distribuzioni LS, NB, ZIPf. I calcoli in questione sono stati svolti con l'utilizzo di *Mathematica*.

Per ottenere il valor medio di una funzione $F(n)$ (che nel nostro caso è la Richness $S_\nu(t)$) pesata con la generica distribuzione $f(n_0)$, si opera nel seguente modo:

$$\overline{F(n)} = \begin{cases} \sum_{n_0} F(n|n_0) \cdot f(n_0) & \text{per } f(n_0) \text{ discreta,} \\ \int_{D(F)} F(n|n_0) \cdot f(n_0) dn_0 & \text{per } f(n_0) \text{ continua.} \end{cases} \quad (4.13)$$

Iniziamo la trattazione presentando dunque la Log Series distribution:

$$f_{LS}(n_0) = -\frac{\theta^{n_0}}{n_0 \log(1-\theta)} \quad \text{con } n_0 \geq 1, \theta \in \mathbb{R}, 0 < \theta < 1. \quad (4.14)$$

Il valore atteso della Richness con la distribuzione di probabilità LS risulta dunque

$$\begin{aligned} \text{Richness}_{LS}(t) &:= \overline{S_{\nu,\theta}^{LS}}(t) = \sum_{n_0=1}^{+\infty} S_\nu(t) \cdot f_{LS}(n_0) = \\ &= \begin{cases} S \left(1 - \frac{\log\left(\frac{1+t-t\theta}{1+t}\right)}{\log(1-\theta)} \right) & \text{per } \nu = 0, \\ S \left(1 - \frac{\log\left(-\frac{1-\nu-e^{t\nu}-\theta\left(\frac{\nu e^{t\nu}}{e^{t\nu}+\nu-1}\right)^{\frac{\nu}{1-\nu}} + e^{t\nu}\theta\left(\frac{\nu e^{t\nu}}{e^{t\nu}+\nu-1}\right)^{\frac{\nu}{1-\nu}}}{e^{t\nu}+\nu-1} \right)}{\log(1-\theta)} \right) & \text{per } \nu > 0. \end{cases} \end{aligned} \quad (4.15)$$

È stato poi calcolato il valore del parametro θ tale che $\overline{f_{LS}}(\theta) = 10$ (valore di n_0 scelto arbitrariamente),

che risulta $\theta \simeq 0.973$. Di seguito sono rappresentati i grafici che confrontano $S_\nu(t)$ e $\overline{S_{\nu,\theta}^{LS}}(t)$ per $\theta \simeq 0.973$ e per diversi valori di ν .

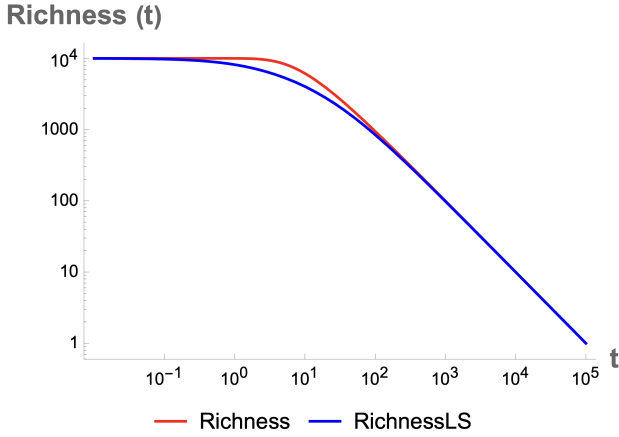


Figura 4.9: $\theta \simeq 0.973$, $\nu = 0$ %

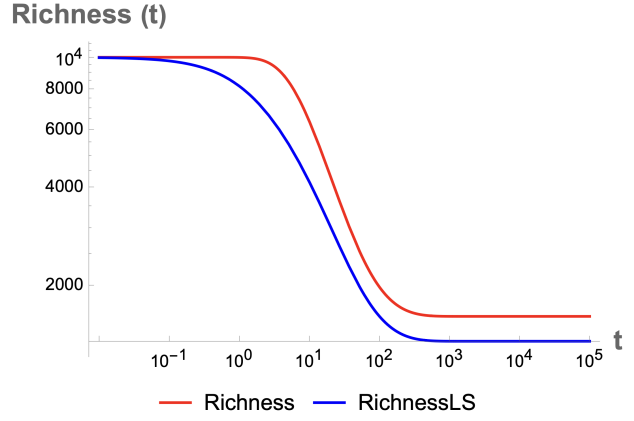


Figura 4.10: $\theta \simeq 0.973$, $\nu = 0.3$ %

Si evidenzia che:

- Il regime asintotico di Richness e RichnessLS ha lo stesso andamento, a meno di shift del numero finale di specie; minore è il valore del rate di migrazione ν , minore è tale shift (e quindi le due curve sono asintoticamente più vicine). Questo comporta che, nel caso $\nu > 0$, per $t \rightarrow \infty$ la RichnessLS prevede una biodiversità minore rispetto alle previsioni teoriche della Richness.
- Il grafico della Richness inizia la sua decrescita ad un istante di tempo successivo rispetto alla RichnessLS, e con una pendenza più negativa (ovvero una legge di potenza con esponente maggiore). Ciò significa che le estinzioni delle specie nel caso di RichnessLS avvengono in un minor tempo rispetto alle estinzioni previste dalla Richness.
- Per $\nu = 0$ l'accordo tra le due Richness è significativamente maggiore.

Inseriamo ora nella trattazione la Negative Binomial distribution:

$$f_{NB}(n_0) = \frac{(1-\xi)^{n_0}}{\xi^{-r}(1-\xi^r)} \binom{n_0+r-1}{r-1} \quad \text{con } n_0 \geq 0, r, \xi \in \mathbb{R}, r > 0, 0 < \xi < 1, \quad (4.16)$$

dove $\binom{N}{k} = \frac{N!}{k!(N-k)!}$ è il coefficiente binomiale. Il valore atteso della Richness con la distribuzione di probabilità NB è

$$\begin{aligned} \text{RichnessNB}(t) &:= \overline{S_{\nu,r,\xi}^{NB}}(t) = \sum_{n_0=1}^{+\infty} S_\nu(t) \cdot f_{NB}(n_0) = \\ &= \begin{cases} S \xi^r \frac{\left(-1 + \left(\frac{1+t\xi}{1+t}\right)^{-r}\right)}{\xi^{r-1}} & \text{per } \nu = 0, \\ S \xi^r \frac{\left(-1 + \left(1 + \frac{(e^{t\nu}-1) \left(\frac{\nu e^{t\nu}}{e^{t\nu}+\nu-1}\right)^{\frac{\nu}{1-\nu}} (\xi-1)\right)^{-r}\right)}{\xi^{r-1}} & \text{per } \nu > 0. \end{cases} \end{aligned} \quad (4.17)$$

Poiché tale distribuzione contiene due parametri r e ξ , si hanno infinite possibilità di combinarli in modo tale che il valor medio della distribuzione sia un determinato valore n_0 . Tuttavia, per le distribuzioni presenti in natura, un buon valore del parametro r risulta $r = 0.5$ [7]; di conseguenza, si trova che $\xi \simeq 0.0625$ affinché $\overline{f_{NB}}(n_0) = 10$. I grafici che confrontano $S_\nu(t)$ e $S_{\nu,r,\xi}^{NB}(t)$ per $r = 0.5$ e $\xi \simeq 0.0625$ sono riportati di seguito.

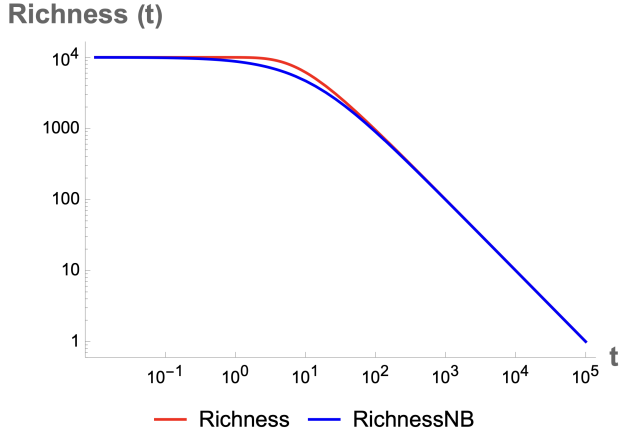


Figura 4.11: $r = 0.5$, $\xi = 0.0625$, $\nu = 0$ %

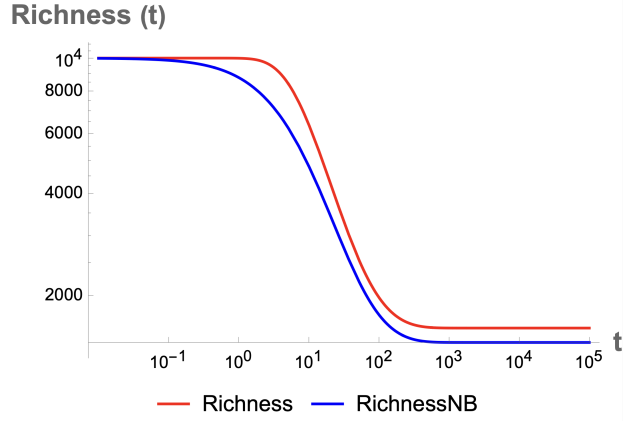


Figura 4.12: $r = 0.5$, $\xi = 0.0625$, $\nu = 0.3$ %

Per comprendere più approfonditamente la relazione tra Richness e RichnessNB, sono stati eseguiti i grafici con diversi valori dei parametri r e ξ (sempre in modo tale da preservare il valor medio della distribuzione), di seguito un esempio per $r \simeq 9.99$, $\xi = 0.5$.

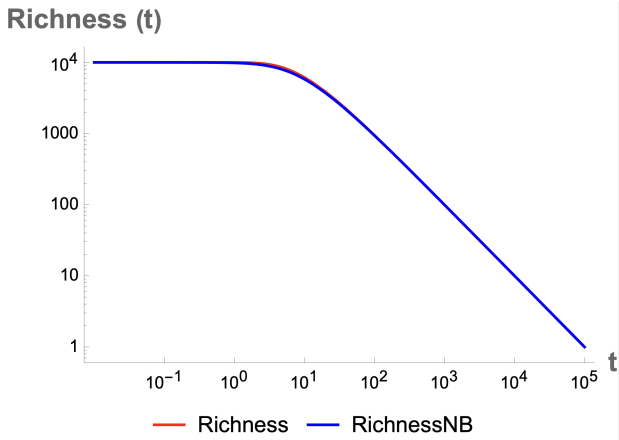


Figura 4.13: $r \simeq 9.99$, $\xi = 0.5$, $\nu = 0$ %

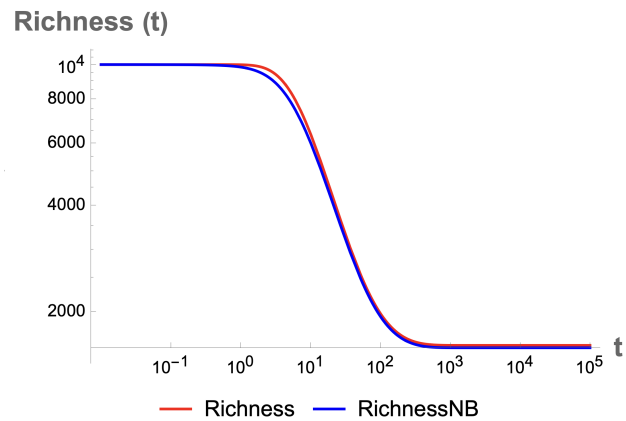


Figura 4.14: $r \simeq 9.99$, $\xi = 0.5$, $\nu = 0.3$ %

Deduciamo alcune proprietà dai precedenti grafici:

- Come nel caso della precedente distribuzione, anche la RichnessNB prevede un numero di specie inferiore a quello atteso dalla Richness.
- Il parametro ξ controlla il regime di caduta iniziale della RichnessNB. A parità del valore assegnato ad r , più ξ si avvicina ad 1, minore sarà il tempo a cui la RichnessNB inizierà la discesa di Power law.
- Il parametro r controlla, seppur in modo non banale e correlato al valore di ξ , l'esponente della legge di potenza di RichnessNB.

- Più il rate $\nu = 0$ si avvicina a 0, più RichnessNB e Richness tendono a coincidere.

Presentiamo di seguito l'ultima distribuzione presa in esame, la Zeta distribution:

$$f_Z(n_0) = \frac{n_0^{-(\rho+1)}}{\zeta(\rho+1)} \quad \text{con } n_0 \geq 1, \rho \in \mathbb{R}, \rho > 0, \quad (4.18)$$

dove $\zeta(s)$ è la funzione Zeta di Riemann. È stato possibile calcolare il valore atteso della Richness pesata con la ZIPf distribution solo per il caso $\nu = 0$, in quanto il caso $\nu > 0$ è risultato essere non calcolabile per il software *Mathematica*. Di seguito è mostrato tale valore atteso:

$$\text{RichnessZ}(t) := \overline{S_{\nu,\rho}^Z}(t) = \sum_{n_0=1}^{+\infty} S_{\nu}(t) \cdot f_Z(n_0) = S \left[1 - \frac{\text{Li}_{\rho+1}\left(\frac{t}{1+t}\right)}{\zeta(\rho+1)} \right] \quad \text{per } \nu = 0, \quad (4.19)$$

con $\text{Li}_n(z) = \sum_{k=1}^{+\infty} \left(\frac{z^k}{k^n}\right)$ la funzione polilogaritmo.

Nuovamente, con *Mathematica* non è stato possibile stimare il valore del parametro ρ in modo tale che $\overline{f_Z}(\rho) = 10$. Sono stati dunque eseguiti diversi plot variando il valore di ρ nell'intervallo $[0, 10]$:

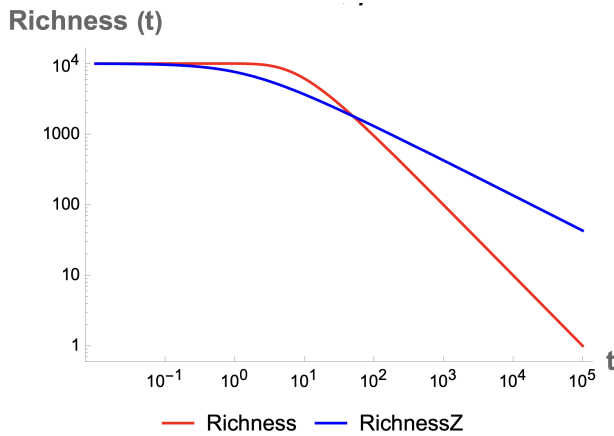


Figura 4.15: $\rho = 0.5, \nu = 0 \%$

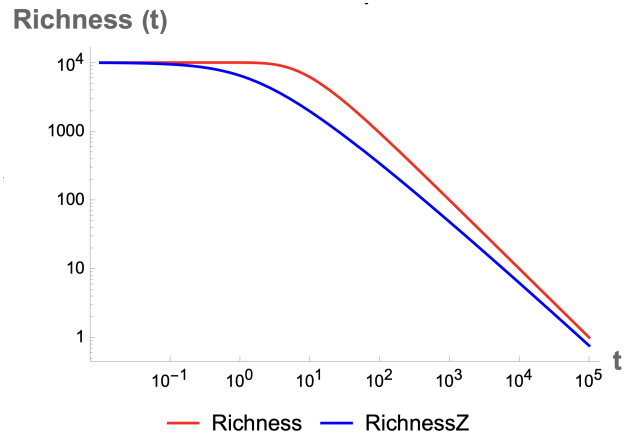


Figura 4.16: $\rho = 1, \nu = 0 \%$

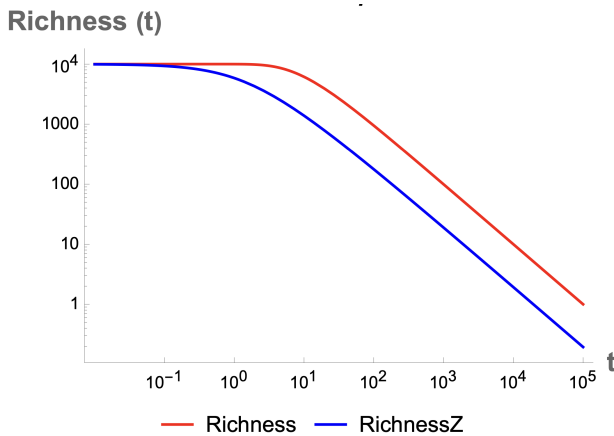


Figura 4.17: $\rho = 1.5, \nu = 0 \%$

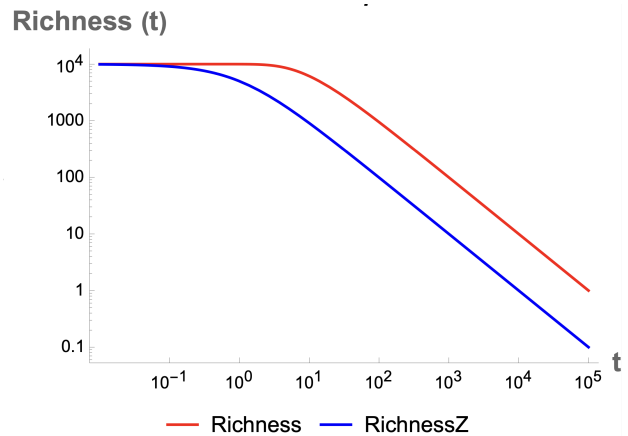


Figura 4.18: $\rho = 10, \nu = 0 \%$

Nel caso $\nu = 0$, possiamo trarre alcune informazioni:

- Per $\rho \gtrsim 1$ la RichnessZ stima una biodiversità asintoticamente minore di quella che ci si aspetterebbe con la Richness.
- Il parametro ρ influenza l'esponente della Power law: maggiore è il suo valore e più rapidamente RichnessZ decresce. Per $\rho \gtrsim 1$, l'esponente della legge di potenza sembra essere lo stesso in entrambe le Richness.
- Anche in questo caso, la discesa del numero di specie in RichnessZ avviene ad un tempo precedente rispetto alla Richness.

Indagando il comportamento della biodiversità stimata con distribuzioni tipiche delle abbondanze presenti in natura (Log Series, Negative Binomial, Zeta), in linea generale si nota che le aspettative teoriche della media del numero di specie nel tempo diminuisce se soppesato da tali distribuzioni, piuttosto che da una distribuzione omogenea delle abbondanze. Questo significa che, considerando distribuzioni simili a quelle osservate nelle comunità ecologiche, e dunque più rappresentative rispetto ad una $f(n0) = \delta_{n,n_0}$, i tempi di estinzione delle specie sono minori di quelli stimati da Behrenfeld in [5]. Di fatto, questa evidenza induce a pensare che il paradosso inverso del plancton sia mal formulato, dal momento che assume ipotesi di condizioni omogenee che non rispecchiano la realtà delle popolazioni in natura.

Conclusioni

Il presente elaborato nasce da un interrogativo posto da Michael Behrenfeld nell'articolo "*Phytoplankton biodiversity and the inverted paradox*" [5]: perchè negli oceani osserviamo una così ridotta biodiversità del plancton? Ipotizzando una condizione di effettiva neutralità tra le specie di plancton, dovuta a un rate di interazione molto basso, e simulando numericamente il Mean Field Voter Model in condizioni iniziali omogenee, gli autori giungono infatti a un risultato paradossale: il numero di specie di plancton è nettamente inferiore rispetto alle stime risultanti dalle simulazioni numeriche.

Nella prima parte di questa tesi, abbiamo replicato le simulazioni numeriche descritte nell'articolo. Inizialmente, ci siamo posti nelle medesime ipotesi di neutralità tra le specie, trovando un perfetto accordo con quanto ottenuto dagli autori. Successivamente, si è abbandonata l'ipotesi di neutralità introducendo nell'implementazione del modello stocastico il fenomeno dell'esclusione trofica. I risultati di questa parte sono invece parzialmente discordanti con quelli ottenuti da Behrenfeld: la biodiversità simulata decresce molto più velocemente rispetto a quella conseguita dall'autore, il che risulta sensato in ragione del fatto che le specie con maggiore fitness competitiva raggiungono abbondanze generalmente maggiori nei primi tempi della dinamica del modello.

Nella seconda parte dell'elaborato, ci siamo serviti della Master Equation del modello per derivare analiticamente i tempi di estinzione delle specie e, di conseguenza, la Richness in funzione del tempo. Sotto le ipotesi di condizioni iniziali omogenee nelle distribuzioni degli individui, assunte in [5], abbiamo osservato che le aspettative teoriche sono in perfetto accordo con le simulazioni numeriche. È dunque possibile studiare analiticamente come evolvono i tempi di estinzione in funzione dei parametri del modello in maniera esatta, al contrario di quanto avviene nell'articolo, dove vengono solamente stimati. In particolare, i tempi di estinzione dipendono dal numero totale J di individui della popolazione e dal numero S di specie solo dal loro rapporto $n_0 = \frac{J}{S}$, in modo non banale. La probabilità di estinzione è infatti governata in prima approssimazione da una legge di potenza ($W_\nu^{ext} \sim t^{n_0}$) e satura poi per tempi sufficientemente lunghi al valore $\nu^{\left(\frac{n_0 \nu}{1-\nu}\right)}$.

Un secondo aspetto che è stato possibile caratterizzare analiticamente è la dipendenza della dinamica della Richness dalle condizioni iniziali, che nell'articolo vengono assunte essere omogenee: tutte le specie hanno la stessa abbondanza n_0 . Un'ipotesi più realistica per le comunità ecologiche è invece quella di supporre una distribuzione altamente eterogenea, con code molto lunghe. Abbiamo perciò considerato tre esempi di distribuzioni a lunga coda per le condizioni iniziali e abbiamo caratterizzato come il valore atteso della biodiversità in funzione del tempo cambi rispetto al caso omogeneo, decrescendo – a parità di valor medio dell'abbondanza iniziale – in modo sistematicamente più veloce.

Questa osservazione, unita alla dipendenza non lineare da n_0 , può essere la base per una risoluzione del paradosso inverso del plancton che non richieda di abbandonare la teoria neutrale.

Appendice A

Tempi di esecuzione del codice

Si mostra di seguito la differenza temporale tra i runtime della parte dinamica dei due codici.

Si ricorda che, ad ogni passo temporale $t \rightarrow t+1$, il codice n°1 elimina e sostituisce J individui, mentre il codice n°2 rimpiazza un solo individuo. L'aspettativa è quindi che il secondo codice sia, in linea generale, più lento rispetto al primo per quanto riguarda l'implementazione della dinamica neutrale (esclusione stocastica e migrazione).

Sono stati misurati, con l'utilizzo della libreria <chrono> di C++, i tempi di esecuzione della parte dinamica del codice (i runtime della "void morte-nascita" descritta nel capitolo 3), per vari valori J del numero totale di individui, per $S = 100$ specie, con rate di immigrazione $\nu = 0$.

Denominati T_1 e T_2 i runtime della dinamica dei due codici, si mostra di seguito la differenza $\Delta T = T_2 - T_1$ in scala bilogarithmica.

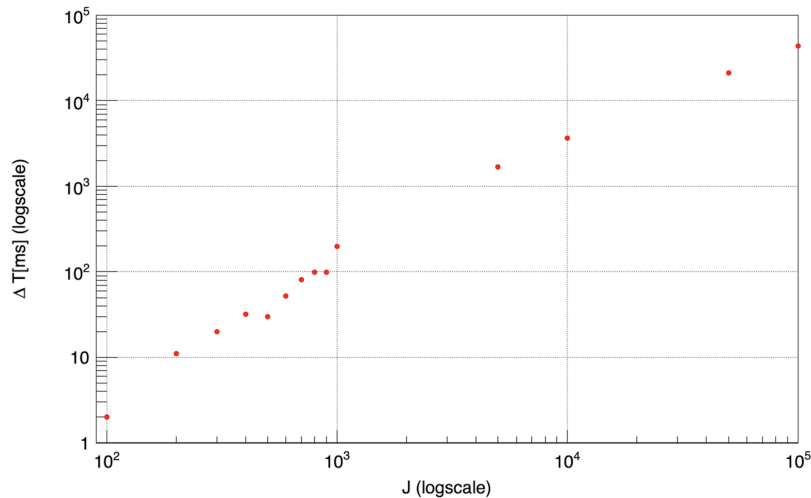


Figura A.1: Differenza di Runtime della dinamica dei codici in funzione di J

Si nota che la differenza di runtime $\Delta T = T_2 - T_1 > 0$ segue un andamento simil-lineare, in scala bilogarithmica, in funzione di J , ovvero che ΔT scala circa come una potenza. Di conseguenza, maggiore è il numero di individui nell'implementazione del codice, più il codice n°1 è efficiente, in termini temporali, rispetto al codice n°2, e tale efficienza migliora come una Power Law.

Appendice B

Derivazione dell'equazione (4.3)

Una volta introdotta la funzione caratteristica come segue

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

possiamo riscrivere la Birth-Death Master Equation (2.2) in termini di $G(x, t)$, utilizzando i parametri linearizzati di nascita e morte presentati in (4.1). La derivata parziale $\partial_x G(x, t)$ risulta

$$\frac{\partial G}{\partial x}(x, t) = \sum_{n=1}^{+\infty} n P_n(t) x^{n-1}.$$

L'obiettivo è quello di scrivere $\partial_t G(x, t)$ in funzione di $G(x, t)$ e di $\partial_x G(x, t)$. Tenendo a mente che $d(-1) = b(0) = 0$, riscriviamo allora quattro differenti sommatorie che poi assembleremo per ricavare la relazione per $\partial_t G(x, t)$.

$$\begin{aligned} \textcircled{\mathbf{A}} \quad \sum_{n=0}^{+\infty} b_{n-1} P_{n-1}(t) x^n &= \sum_{n=0}^{+\infty} b_n P_n(t) x^{n+1} = x \sum_{n=0}^{+\infty} [b_0 + b_1 n] P_n(t) x^n \\ &= x \sum_{n=0}^{+\infty} b_0 P_n(t) x^n + x^2 b_1 \sum_{n=0}^{+\infty} n P_n(t) x^{n-1} \\ &= b_0 x G(x, t) + b_1 x^2 \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \textcircled{\mathbf{B}} \quad \sum_{n=0}^{+\infty} d_{n+1} P_{n+1}(t) x^n &= \sum_{n=0}^{+\infty} d_n P_n(t) x^{n-1} = \sum_{n=0}^{+\infty} [d_1 n] P_n(t) x^{n-1} \\ &= d_1 \sum_{n=0}^{+\infty} n P_n(t) x^{n-1} = d_1 \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \textcircled{\text{C}} \quad \sum_{n=0}^{+\infty} b_n P_n(t) x^n &= \sum_{n=0}^{+\infty} [b_0 + b_1 n] P_n(t) x^n = \sum_{n=0}^{+\infty} b_0 P_n(t) x^n + b_1 x \sum_{n=0}^{+\infty} n P_n(t) x^{n-1} \\ &= b_0 G(x, t) + b_1 x \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \textcircled{\text{D}} \quad \sum_{n=0}^{+\infty} d_n P_n(t) x^n &= \sum_{n=0}^{+\infty} [d_1 n] x P_n(t) x^{n-1} = d_1 x \sum_{n=0}^{+\infty} n P_n(t) x^{n-1} \\ &= d_1 x \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) \end{aligned}$$

Ora possediamo tutti gli ingredienti per calcolare $\partial_t G(x, t)$, ricordando che $\frac{\partial P}{\partial t}(n, t)$ è data dall'equazione (2.2), e notando che la derivata temporale non agisce sulla potenza di x .

$$\begin{aligned} \frac{\partial G}{\partial t}(x, t) &= \frac{\partial}{\partial t} \left(\sum_{n=0}^{+\infty} P_n(t) x^n \right) = \sum_{n=0}^{+\infty} \left(\frac{\partial}{\partial t} P_n(t) \right) x^n \\ &= x^n \sum_{n=0}^{+\infty} \left(b_{n-1} P_{n-1}(t) + d_{n+1} P_{n+1}(t) - b_n P_n(t) - d_n P_n(t) \right) \\ &= \sum_{n=0}^{+\infty} \left(b_{n-1} P_{n-1}(t) x^n \right) + \sum_{n=0}^{+\infty} \left(d_{n+1} P_{n+1}(t) x^n \right) - \sum_{n=0}^{+\infty} \left(b_n P_n(t) x^n \right) - \sum_{n=0}^{+\infty} \left(d_n P_n(t) x^n \right) \\ &= \textcircled{\text{A}} + \textcircled{\text{B}} - \textcircled{\text{C}} - \textcircled{\text{D}} \\ &= b_0 x G(x, t) + b_1 x^2 \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) + d_1 \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) - b_0 G(x, t) - b_1 x \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) - d_1 x \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) \\ &= [b_0 x - b_0] G(x, t) + [b_1 x^2 + d_1 - (b_1 + d_1) x] \frac{\partial G}{\partial x}(x, t) \end{aligned}$$

che corrisponde proprio all'equazione (4.3).

Bibliografia

- [1] G Evelyn Hutchinson. “Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?” In: *The American Naturalist* 93.870 (1959), pp. 145–159.
- [2] G Evelyn Hutchinson. “The paradox of the plankton”. In: *The American Naturalist* 95.882 (1961), pp. 137–145.
- [3] Garrett Hardin. “The Competitive Exclusion Principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics.” In: *science* 131.3409 (1960), pp. 1292–1297.
- [4] Igor Volkov et al. “Neutral theory and relative species abundance in ecology”. In: *Nature* 424.6952 (2003), pp. 1035–1037.
- [5] Michael J Behrenfeld et al. “Phytoplankton biodiversity and the inverted paradox”. In: *ISME Communications* 1.1 (2021), p. 52.
- [6] Stephen P Hubbell. “The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)”. In: *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press, 2011.
- [7] Sandro Azaele et al. “Statistical mechanics of ecological systems: Neutral theory and beyond”. In: *Reviews of Modern Physics* 88.3 (2016), p. 035003.
- [8] Georgy F Gause. “Experimental analysis of Vito Volterra’s mathematical theory of the struggle for existence”. In: *Science* 79.2036 (1934), pp. 16–17.
- [9] L Provasoli. “Artificial media for fresh water algae: problems and suggestions.” In: *The ecology of algae* 2 (1960), pp. 84–96.
- [10] Edward M Hulbert. “Competition for Nutrients by Marine Phytoplankton in Oceanic, Coastal, and Estuarine Regions”. In: *Ecology* 51.3 (1970), pp. 475–484.
- [11] David A Siegel. “Resource competition in a discrete environment: Why are plankton distributions paradoxical?” In: *Limnology and Oceanography* 43.6 (1998), pp. 1133–1146.
- [12] Daniel Vaulot e Dominique Marie. “Diel variability of photosynthetic picoplankton in the equatorial Pacific”. In: *Journal of Geophysical Research: Oceans* 104.C2 (1999), pp. 3297–3310.
- [13] Mac Arthur. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 1967.
- [14] C. W. Gardiner. *Handbook of stochastic methods*. 2nd. Springer Series in Synergetics. Springer, 1996.
- [15] Crispin W Gardiner et al. *Handbook of stochastic methods*. Vol. 3. springer Berlin, 1985.
- [16] R. A. Fisher, A. Steven Corbet e C. B. Williams. “The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population”. In: *Journal of Animal Ecology* 12.1 (1943), pp. 42–58.
- [17] F. W. Preston. “The Commonness, And Rarity, of Species”. In: *Ecology* 29.3 (1948), pp. 254–283.