



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI INGEGNERIA DELL'INFORMAZIONE

TESI DI LAUREA IN INGEGNERIA DELL'AUTOMAZIONE

(Laurea triennale DM 509/99 - indirizzo Automazione)

RETI ECOLOGICHE COMPLESSE

Relatore: Prof. Giovanni Marchesini

Laureando: GUIDO OCCIONI

ANNO ACCADEMICO 2012 – 2013

Indice

INTRODUZIONE	1
CAPITOLO 1 – Teoria delle reti: un nuovo approccio	3
1.1 RETI COME GRAFI.....	3
1.2 RETI REGOLARI E RETI RANDOM.....	5
1.3 RETI COMPLESSE.....	8
1.3.1 Scale-free.....	9
1.3.2 Small World.....	11
1.4 IL COMPORTAMENTO COMPLESSO DI RETI ALIMENTARI.....	12
1.4.1 Gli studi di Montoya e Solé.....	12
1.4.2 I risultati.....	15
CAPITOLO 2 – Complessità, diversità e stabilità	17
2.1 LE ORIGINI DEL DIBATTITO.....	17
2.2 IL PROBLEMA DELLA STABILITÀ.....	18
2.3 PROGRESSI RECENTI.....	19
CONCLUSIONI	21
RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI	23

Introduzione

Alla base degli sforzi per capire le dinamiche che governano il nostro Pianeta c'è una consapevolezza tra gli ecologi che lascia spazio a ben pochi dubbi: la biodiversità della Terra è in declino. Questo significa che molte specie sono a rischio di estinzione, sia per quanto riguarda la flora sia per quanto riguarda la fauna, e con una rapidità superiore a quella degli eventi di estinzione di massa di cui ci rimangono testimonianze dai fossili. Inoltre è confermato che le invasioni di specie in nuovi ecosistemi avviene oggi con un tasso mai registrato in precedenza, seguendo di pari passo la globalizzazione del nostro mondo. Questi fenomeni sottopongono gli ecosistemi ad un forte stress, e risulta dunque fondamentale capire come questi movimenti di specie, possano influenzarne la stabilità e il funzionamento. Il presente elaborato cerca di analizzare gli studi e i risultati ottenuti in materia dagli anni '50 sino ad oggi, nonché le difficoltà esistenti e gli obiettivi della ricerca nell'immediato futuro.

Capitolo 1

Teoria delle reti: un nuovo approccio

Negli ultimi anni si è sviluppato in ecologia un nuovo ambito di ricerca basato sulla teoria delle reti. Questo è stato possibile grazie ai numerosi sviluppi di cui quest'ultima ha beneficiato dovuti al crescente interessamento di numerose discipline, dall'informatica, alla biologia, alla neuro-scienza e molte altre. Una rete può essere ad esempio quella costituita dal WWW, formata dai siti e i collegamenti tra gli stessi, ma anche una compagnia di amici, ognuno dei quali con le proprie amicizie, può essere strutturata, e studiata, come una rete. Lo studio di tali reti dipende in maniera stretta dalle loro proprietà, che sono differenti tra loro e portano a sviluppi molto diversi.

1.1 Reti come grafi

L'approccio generalmente diffuso è quello di trattare una rete come un grafo, ossia considerare un insieme di nodi e di collegamenti (detti "archi") tra gli stessi. Nell'esempio degli amici ogni amico rappresenterebbe un nodo, e ogni amicizia un collegamento tra nodi. Sempre utilizzando lo stesso esempio, ci proponiamo di costruire un semplice grafo (rete) per introdurre alcune proprietà che verranno utilizzate in seguito. Prendiamo 4 individui, Mario, Sara, Marco e Laura. Supponiamo che Mario sia amico di Marco, Marco amico di Sara, Laura e Mario, e Laura amica di Sara e Marco. Otteniamo un grafo che si può rappresentare come in Figura 1.1.

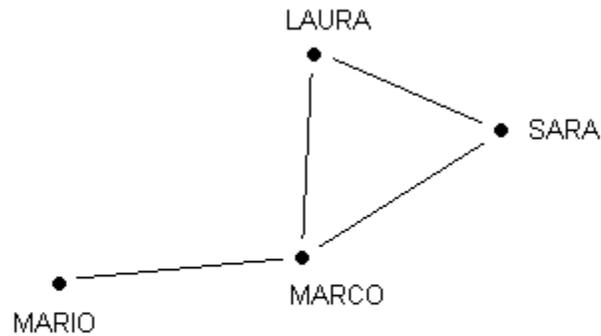


Figura 1.1. Esempio di grafo non-orientato. I nodi sono rappresentati da dei pallini, mentre gli archi dalle linee che li uniscono.

Intanto notiamo subito che questo qui utilizzato è un grafo non-orientato, ovvero non è fissato un verso nei collegamenti. Questo nel nostro caso è dovuto ad aver considerato l'amicizia come relazione biunivoca tra individui, in modo che se Mario è amico di Marco allora è vero anche il viceversa. Se non dessimo questo per scontato otterremmo un grafo detto "orientato", dove ogni arco ha un verso. Una possibilità potrebbe essere quella raffigurata in Figura 1.2.

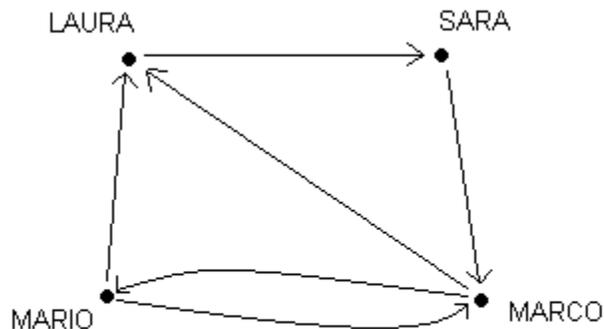


Figura 1.2. Esempio di grafo orientato. In questo caso gli archi hanno un verso indicato con una freccia.

Gli archi orientati vengono rappresentati intuitivamente da delle frecce. Come si può facilmente vedere il numero di archi è aumentato e le relazioni tra i nodi sono diventate più complicate da definire. Le reti d'interesse comune, nonché nostro in questa trattazione, comprendono spesso numeri elevatissimi di nodi e collegamenti, così in genere si cerca di ricorrere a modelli di tipo non-orientato per non complicarne significativamente lo studio (vi sono altre complicazioni dovute al tipo di collegamenti usato che vengono spesso trascurate, ad esempio il peso o l'entità di ciascun collegamento). Si può tranquillamente dire che il modello qui presentato è quello più semplice e più diffusamente utilizzato. Tornando al grafo vediamo che ogni nodo è collegato ad un certo altro numero di nodi, ad esempio Laura a 3. Questo numero è definito "grado" del nodo.

Si dice quindi che il nodo "Laura" ha grado 3, mentre il nodo "Mario" ha grado 1, ecc.

In una rete il grado dei nodi, o meglio la distribuzione dei gradi dei nodi (es. 1 nodo ha grado 100, 2 nodi hanno grado 20, 60 nodi hanno grado 1 ecc.), è relativa al tipo di rete considerato.

In una rete la distanza tra due nodi è definita come il numero di archi percorsi lungo il cammino più breve che li collega. Prendendo quindi ogni possibile coppia di nodi, calcolandone la distanza e facendo la media si ottiene la distanza media (L) della rete.

I vicini di un nodo x sono in numero uguale al suo grado $k(x)$ e formano un insieme indicato con $A(x)$. Il coefficiente di *clustering* (un "cluster" è un gruppo, "clustering" può essere tradotto con "raggruppamento") $C(x)$ di x è il rapporto tra il numero di vertici tra i nodi di $A(x)$ e il numero totale possibile (i.e. il numero che si avrebbe se ogni nodo di $A(x)$ fosse collegato a tutti gli altri nodi di $A(x)$). Il coefficiente di clustering dell'intera rete è quindi dato dalla media dei coefficienti di clustering di tutti i nodi.

Le proprietà appena elencate variano sensibilmente in base al tipo di rete considerato, e spesso vengono utilizzate proprio per capire nello studio di una rete reale a che modello possa essere ricondotta.

1.2 Reti regolari e reti random

Negli ultimi 200 anni, lo studio delle strutture topologiche di reti usate per modellare sistemi interconnessi si è evoluto attraverso 3 fasi. Per più di un secolo c'è stata l'assunzione implicita che le interazioni tra i nodi potessero essere accorpate in strutture regolari, come i reticoli Euclidei, ipercubi e via dicendo.

Verso la fine degli anni '50 i matematici cominciarono a usare grafici random per descrivere tali interazioni.

Queste le prime due fasi, che presentiamo brevemente.

Le reti regolari sono reti in cui ogni nodo ha lo stesso grado degli altri. Tali reti sono ordinate e uniformi. Possono essere rappresentate in vari modi, alcuni proposti in Figura 1.3.

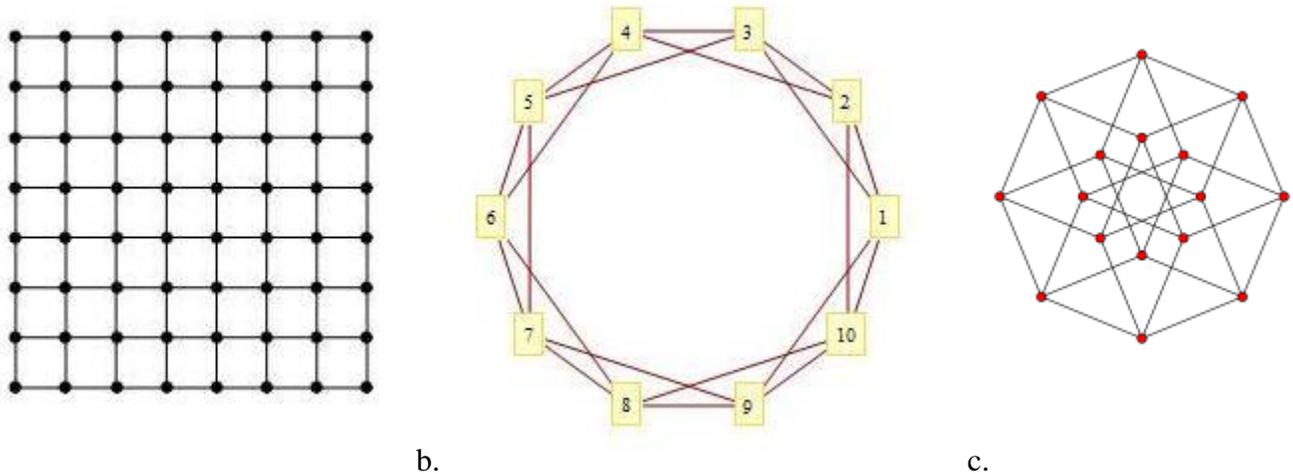


Figura 1.3. Tre possibili raffigurazioni di reti regolari. In (a) abbiamo un reticolo quadrato, in (b) un reticolo circolare mentre in (c) un ipercubo. Si nota che ogni nodo ha lo stesso numero di collegamenti degli altri.

Sono caratterizzate dal fatto che ogni nodo è influenzato da un certo numero (uguale per tutti i nodi) di vicini. La distanza media dipende dal grado dei nodi in relazione al numero di nodi presenti. Se ad esempio il grado k è $n-1$ dove n sono i nodi, allora la rete è fortemente connessa perchè ogni nodo è legato ad ogni altro, e quindi la lunghezza media è 1. Se invece n è molto più grande del grado k allora la distanza media è molto maggiore, infatti certi nodi sono uniti da percorsi relativamente lunghi (vd. Figura 1.4 b.). Nella maggior parte delle reti reali è questo il caso, per questo si dice che nelle reti regolari la distanza media è elevata.

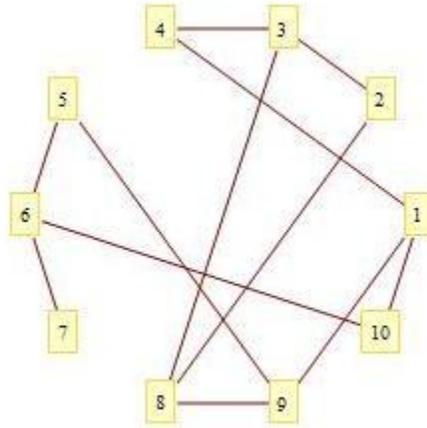


Figura 1.5 Un esempio di grafo random. In questo caso specifico ogni nodo è collegato ad un altro con probabilità del 30%. Questi collegamenti casuali tendono a creare scorciatoie tra nodi remoti, quindi collegando tra loro cluster diversi. Questo aumenta la connettività e riduce la distanza media del grafo.

1.3 Reti complesse

Riprendendo il discorso precedente, arriviamo alla terza fase dello studio della topologia delle reti, quella più recente. Con lo sviluppo e l'acquisizione in anni recenti di nuovi sofisticati mezzi di indagine statistica, si è potuto analizzare più rigorosamente reti appartenenti al mondo reale. Il risultato più appariscente e fondamentale è stata la scoperta che tali reti sono per certi aspetti simili tra loro, e in generale, sembrano non avere strutture né completamente regolari, né completamente random, ma comprendono proprietà caratteristiche di entrambi. In particolare, in molti casi, sembrano condividere con le reti regolari un alto clustering, avendo però allo stesso tempo una piccola distanza media, come nelle reti random.

Lo studio di queste analogie statistiche tra reti differenti può portare a notevoli sviluppi. Ad esempio può indicare che vi siano dei comuni meccanismi nella loro formazione e sviluppo.

Queste reti, né random né regolari, vengono generalmente definite reti complesse.

1.3.1 Scale-free

Dallo studio di reti complesse ci si rende conto che esse presentano un certo grado di eterogeneità, nel senso che una grande parte dei nodi ha un piccolo numero di interazioni, ma sono presenti alcuni nodi molto più connessi di quanto previsto da un modello random.

Per quantificare questo fenomeno, chiamiamo $p(k)$ la frazione di nodi che ha k collegamenti, cioè grado k . I modelli più semplici di grafici random prevedono una distribuzione di Poisson, a campana per $p(k)$. Ma per molti reti reali questa distribuzione è fortemente asimmetrica e decade molto prima di una Poisson. Precisamente diminuisce come una legge di potenza $p(k)$ circa uguale a $k^{-\gamma}$, ad esempio per quanto riguarda la dorsale di Internet, o reti di reazioni metaboliche o il World Wide Web. Fatto notevole, il fattore γ varia tra 2.1 e 2.4 per tutti questi casi. Barabàsi, Albert e Jeong hanno denominato queste reti come scale-free (“a invarianza di scala” in italiano).

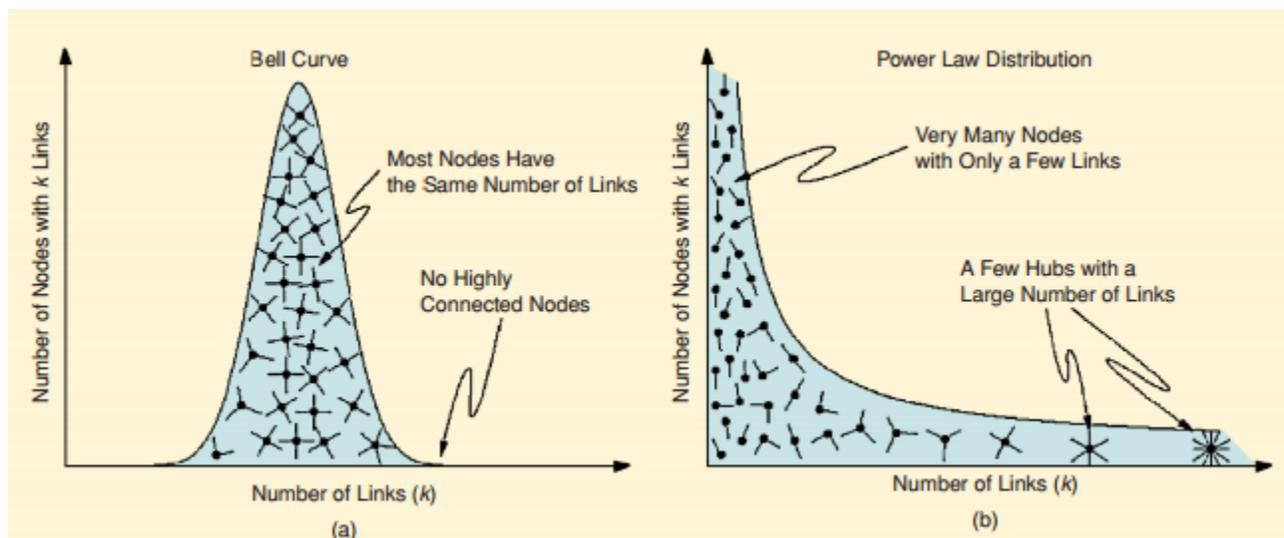


Figura 1.6. Differenze nella distribuzione del grado dei nodi tra una rete random e una scale-free. Nella rete random questa distribuzione è approssimabile a una Poisson, la cui forma tipica è a campana come in (a) con un picco elevato al centro. In una scale-free invece l'andamento è accostabile a una legge di potenza con esponente negativo (b). Questo fa sì che la grande maggioranza dei nodi abbia pochi collegamenti, pur garantendo la presenza di alcuni nodi fortemente connessi (i cosiddetti “hub”).

In una legge di potenza l'esponente γ è costante, indipendentemente dalla grandezza della rete, da cui il motivo del nome di questo tipo di reti.

La proprietà scale-free è molto comune ma non universale. Esistono casi in cui $p(k)$ non segue lo stesso andamento, che è meglio approssimato da altre funzioni.

Nonostante questo la proprietà scale-free ha dato vita a numerose teorie. Il primo lavoro in merito risale a Simon (1955), poi indipendentemente riscoperto da Barabàsi, Albert e Jeong (1999). Questi proposero un modello da loro nominato "preferential attachment". L'idea è la seguente: nuovi nodi che vadano ad aggiungersi ad una rete tendono ad interagire con nodi pre-esistenti con probabilità proporzionale al numero di collegamenti di questi ultimi. In altre parole, più elevato è il grado di un nodo, più alta è la probabilità che nuovi nodi vi si connettano. Questo meccanismo prevede l'eterogeneità osservata nelle reti complesse, e precisamente prevede un andamento statistico per p_k circa uguale a $k^{-\gamma}$, come rilevato da osservazioni reali. Barabàsi, Albert e Jeong suggerirono che reti scale-free così formate abbiano un'intrinseca resistenza a cedimenti casuali, perchè la presenza di pochi hub (i.e. nodi di grado elevato) ne domina la topologia: ogni nodo che cede (cessa di funzionare o interagire, viene rimosso) ha un'alta probabilità di essere un nodo marginale, cioè ha grado basso e quindi poca influenza sulla rete. D'altro canto, notarono, una rete di questo tipo è particolarmente vulnerabile ad attacchi mirati agli hub. Queste idee intuitive sono state successivamente confermate, numericamente e analiticamente, e sono state discusse possibili implicazioni sulla resilienza di Internet, o la robustezza di catene alimentari ed eco-sistemi.

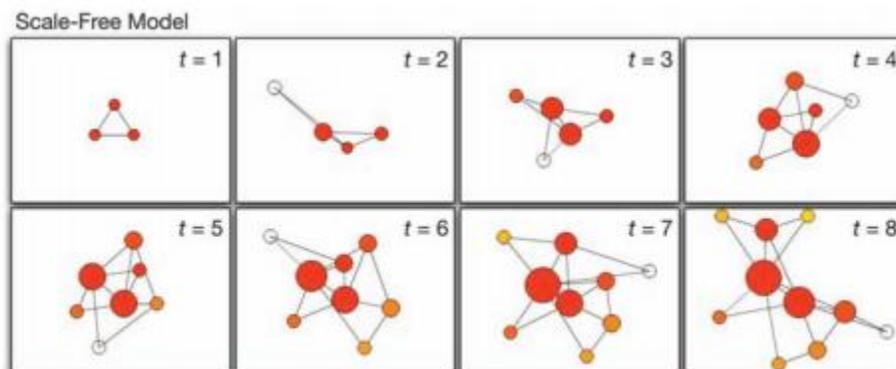


Figura 1.7. La nascita di un modello scale-free secondo il meccanismo "rich-get-richer". Partendo da 3 nodi connessi (in alto a sinistra), in ogni immagine viene aggiunto un nodo (cerchio vuoto). Nel momento di decidere come connettersi, nuovi nodi tendono a preferire nodi più connessi, contribuendo ad aumentarne ulteriormente il grado. In figura i nodi più connessi sono rappresentati da cerchi più grandi.

1.3.2 *Small World*

Un altro approccio per risolvere le divergenze tra reti reali e reti random/regolari è quello proposto da Watts e Strogatz. Il loro modello parte da una rete regolare dove i collegamenti originali sono rimpiazzati da altri scelti a caso con una certa probabilità compresa tra 0 e 1. Essi scoprirono che anche un minimo numero di rimpiazzamenti trasforma la rete in un cosiddetto *small world* (mondo piccolo), dove la distanza è breve tra ogni coppia di nodi. Inoltre la rete presenta un'alta tendenza al clustering, molto maggiore di quella osservata in una rete random. I due studiosi congettarono che sistemi dinamici strutturati in questo modo godrebbero di una miglior propagazione dei segnali, sincronizzabilità e potenza computazionale rispetto a reti regolari delle stesse dimensioni. L'intuizione è che i percorsi più brevi potrebbero funzionare come canali di comunicazione ad alta velocità tra parti distanti del sistema, facilitando ogni processo dinamico che richieda coordinazione globale e flusso di informazioni.

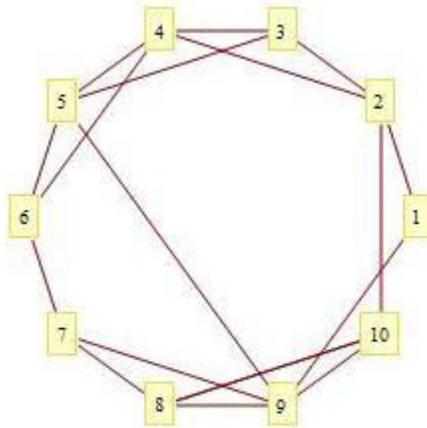


Figura 1.8. Una rete costruita secondo il modello di Watts e Strogatz: partendo da una rete regolare sono stati sostituiti degli archi con probabilità del 7.5% con degli archi casuali. I nuovi archi tendono a creare scorciatoie all'interno della rete trasformandola in uno *small-world*.

1.4 Il comportamento complesso di reti alimentari reali

Lo studio delle reti in ecologia è ritenuto di grande importanza per cercare di capire il comportamento di ecosistemi reali. Prendiamo una rete alimentare. Questa è formata da un certo numero di specie animali che convivono ed interagiscono in un determinato habitat. Alcune domande rilevanti che ci si potrebbe porre sono: come un cambiamento in una specie influenza l'intera rete? Tenderà ad essere un fenomeno isolato o scatenerà una reazione a catena? Come può la rimozione di una specie o la sua sostituzione influire sulla stabilità della rete? La struttura di questa rete ne determina la robustezza, e se sì, come? Le risposte a queste ed altre domande sono oggi di grande interesse nel mondo dell'ecologia, da qui il progressivo avvicinamento all'approccio dato dalla teoria delle reti.

1.4.1 *Gli studi di Montoya e Solé*

La possibile importanza del clustering nella stabilità di reti ecologiche è stata riconosciuta già in primi studi statistici (May 194; Pimm 1982). Date le potenziali implicazioni del fenomeno Small World sull'omeostasi di una rete, la presenza di proprietà caratteristiche che ne suggeriscano evidenza in reti alimentari reali è di grande interesse. In seguito viene riproposto in tal proposito il lavoro di Josè M. Montoya e Ricard V. Solé. I due ricercatori hanno infatti provato che alcune reti alimentari ricche di specie e con una buona risoluzione tassonomica mostrano caratteristiche di un comportamento di tipo Small World.

Le loro ricerche sono state effettuate su tre larghe catene alimentari, famose per essere le più classificate e dettagliate ad oggi disponibili. Queste sono l'Estuario di Ythan, il parco di Silwood e il lago Little Rock. In Figura 1.9 sono riportati i coefficienti di clustering e le distanze medie caratteristiche ottenute dai ricercatori (l'estuario di Ythan appare due volte poichè i dati sono stati presi da due studi differenti). Montoya e Solé hanno successivamente provveduto a confrontare i risultati con quelli previsti da reti random con lo stesso numero di collegamenti, notando che le distanze medie sono molto simili (e molto brevi), ma i coefficienti di clustering risultano decisamente maggiori nelle reti studiate rispetto a quelle random. Questo come già visto in precedenza è un aspetto caratteristico del comportamento small-world.

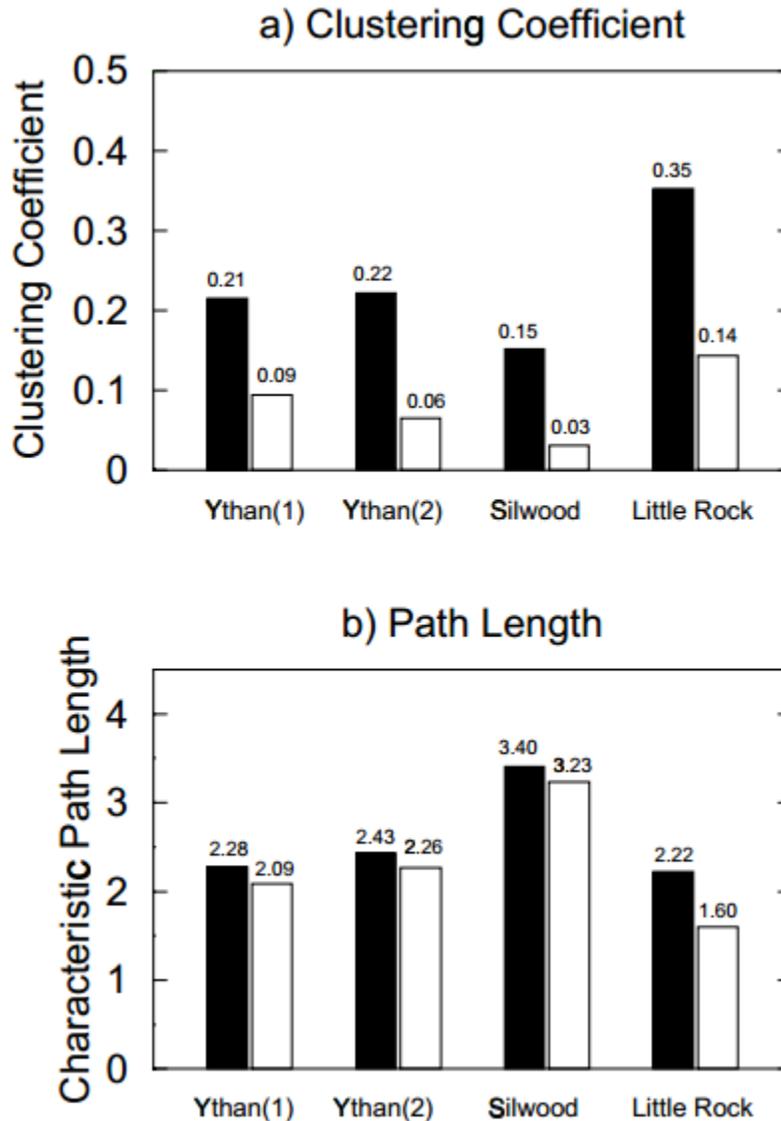


Figura 1.9. (a) Il coefficiente di Clustering per le quattro reti alimentari analizzate. Le colonne nere rappresentano le reti effettive e le colonne bianche i risultati medi ottenuti da oltre 200 reti generate casualmente con lo stesso numero medio di link per specie. Si nota che in tutti i casi il clustering reale è maggiore rispetto ai corrispettivi random. (b) Distanza media caratteristica L : escludendo il caso di Little Rock la differenza tra il caso random e quello reale è molto piccola.

Inoltre la distribuzione $P(k)$ delle connessioni risulta fortemente non-Poissoniana (che sarebbe invece prevista in una rete random). Dalla Figura 1.10, nella colonna di sinistra, si nota come $P(k)$ segua abbastanza bene una legge di potenza (linea continua nel grafico), mentre si nota la netta differenza dal relativo andamento Poissoniano riportato nella colonna di destra.

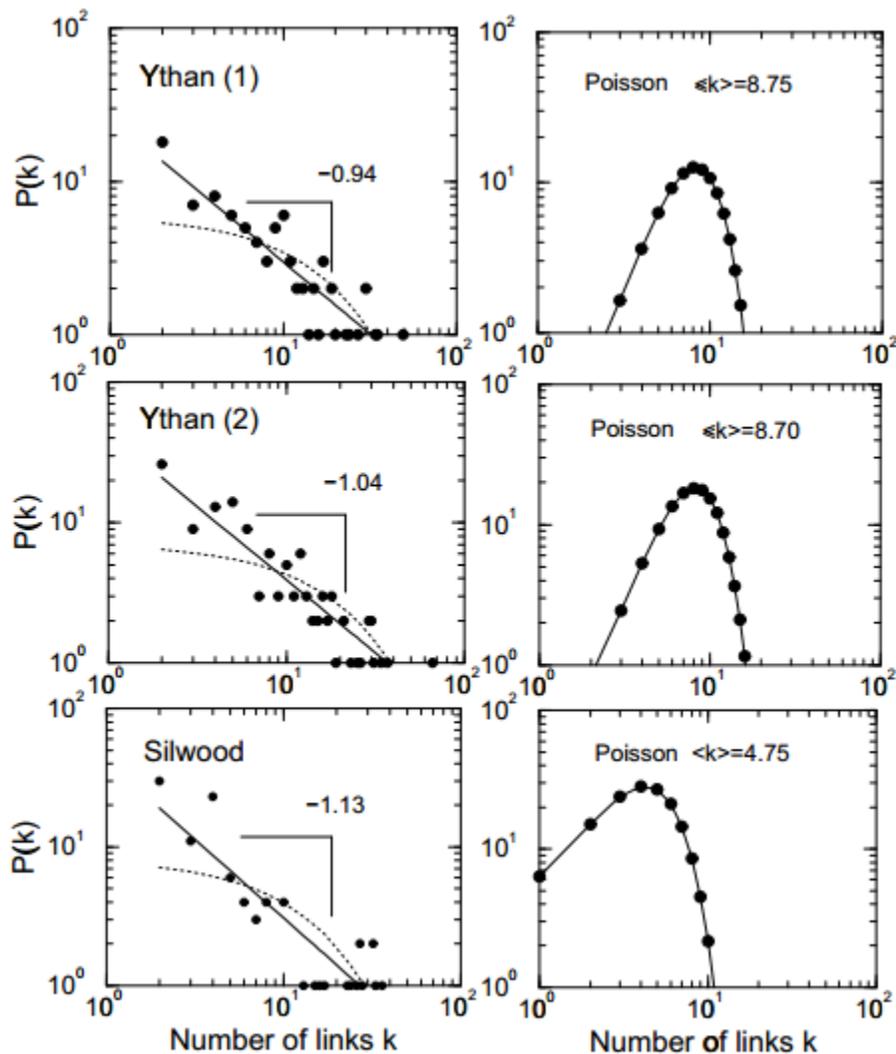


Figura 1.10. Distribuzione della frequenza di collegamenti $P(k)$ per le reti analizzate. Colonna di sinistra: i dati ottenuti nel caso di Ythan e Silwood approssimano in maniera soddisfacente una legge di potenza (linea puntata in figura). Colonna di destra: distribuzioni previste utilizzando un grafo random come approssimazione. Il comportamento Poissoniano non può essere accostato ai risultati ottenuti.

Per quanto riguarda il caso di Little Rock la situazione è diversa, infatti come si vede in Figura 1.11 $P(k)$ presenta un picco elevato a $k=26$, evidenziando la presenza di un ampio cluster di specie interagenti. Altri picchi sono presenti, e rivelano una forte deviazione da una legge monotona di potenza. Tuttavia il caso di Little Rock è quello in cui era disponibile una risoluzione tassonomica decisamente inferiore agli altri casi, fatto che potrebbe essere la causa di questa anomalia, come ipotizzato dagli autori.

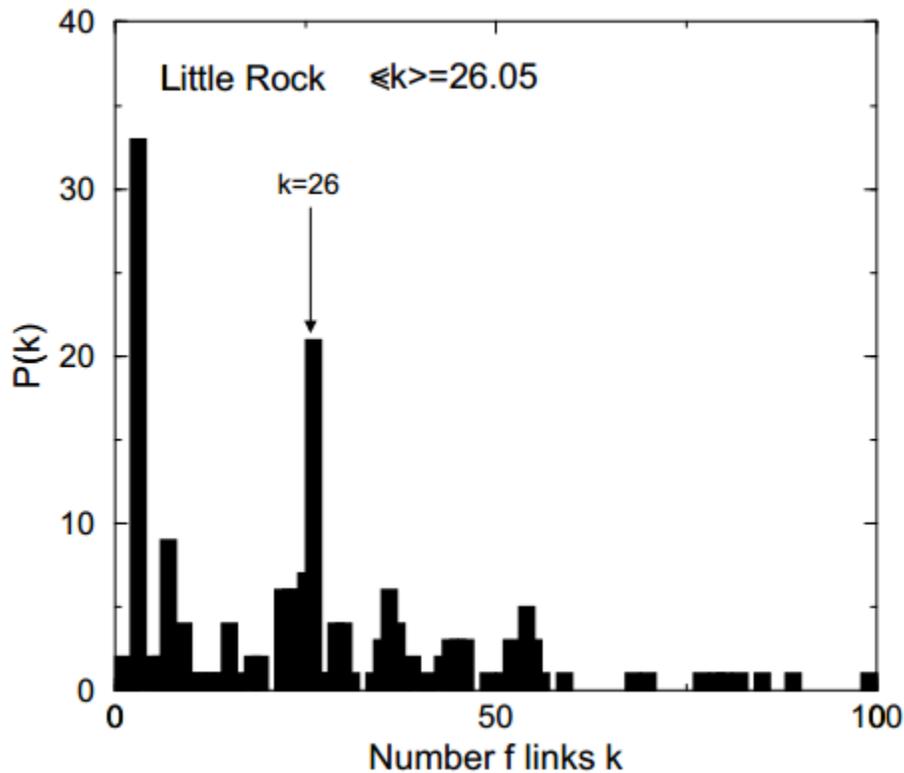


Figura 1.11. La distribuzione dei collegamenti nel caso del lago Little Rock. $P(k)$ anche in questo caso è fortemente decrescente, ma si osservano fluttuazioni importanti nella presenza di picchi sparsi, soprattutto per $k=26$ dove si rileva la presenza di un grande cluster di specie interagenti. Altri picchi sono osservabili, evidenziato una netta deviazione da una legge di potenza monotona.

1.4.2 I risultati

Tirando le somme, lo studio di Montoya e Solé, come altri analoghi, dimostra come il clustering sia evidente in catene alimentari reali, accompagnato da una caratteristica distanza media bassa tra le specie. Inoltre la distribuzione del grado dei nodi si distacca drasticamente da una tipica distribuzione Poissoniana, accostandosi invece abbastanza fedelmente ad una legge di potenza. Queste (scarse) evidenze sperimentali sono probabilmente indicative del fatto che probabilmente le comunità ecologiche si auto-organizzano in maniera non casuale, e il modo in cui queste avviene può avere implicazioni importanti per la loro resistenza a eventuali perturbazioni.

Le meccaniche invece che stanno alla base di questa auto-organizzazione sembrano molto lontane dalla nostra portata, comprendendo fattori evolutivi e ambientali di complessità forse impossibile da calcolare.

Capitolo 2

Complessità, diversità e stabilità

Il rapporto tra diversità/complessità e stabilità in ecosistemi reali è stato di grande interesse per gli ecologi per gran parte del '900, e lo è tutt'oggi. In seguito cerchiamo di mettere in evidenza alcuni aspetti del dibattito storico sviluppatosi attorno all'argomento, e delle indagini e risultati che l'hanno accompagnato.

2.1 Le origini del dibattito

Prima degli anni '70 l'idea dominante nel mondo dell'ecologia era che la maggior diversità aumentasse la stabilità di un ecosistema. Un forte sostenitore di questa tesi era Charles Elton, che sosteneva che comunità più semplici fossero anche più facilmente turbate da dei cambiamenti rispetto a comunità più complesse, ricche di specie. I turbamenti a cui faceva riferimento erano appunto oscillazioni nella popolazione (il cui caso limite è l'estinzione della specie), e l'invasione di altre specie. Come Elton anche Odum arrivò a queste conclusioni basandosi sull'osservazione che comunità terrestri fortemente semplificate sono caratterizzate da violente fluttuazioni nella densità di popolazione rispetto a comunità più diversificate. Notarono ad esempio come le invasioni fossero molto più frequenti nelle terre coltivate, dove l'influenza dell'uomo aveva prodotto comunità fortemente semplificate. Simile pensiero era quello di MacArthur, il quale sosteneva che la molteplicità nel numero di prede e predatori associati ad una popolazione tendessero ad eliminare da tale popolazione il rischio di cambiamenti drammatici nel caso una delle specie di prede o predatori diminuisse in densità. Queste iniziali idee intuitive vennero messe in discussione dal lavoro di Robert May nel 1973. May studiò, matematicamente, la stabilità di numerosi modelli di comunità costruiti in maniera casuale, sia come numero di specie, che come interazioni tra queste. Dopo analisi statistiche dei risultati May scoprì che la diversità tende a destabilizzare le dinamiche di una comunità. Altri ecologi, utilizzando approcci differenti, arrivarono a conclusioni simili.

Questo nuovo scenario era chiaramente in contrasto con le idee di Elton, Odum e MacArthur.

Successivamente Yodzis mostrò come modelli costruiti su relazioni note di certe catene alimentari, quindi con forze di interazione tra specie plausibili, erano generalmente più stabili di modelli costruiti casualmente; tuttavia l'esatta causa di questo comportamento restava ignota.

Se stabilità e diversità erano correlate in maniera positiva, come sembravano indicare le prime osservazioni empiriche, allora doveva essere per qualcosa di più di un semplice aumento di specie e di interazioni.

2.2 Il problema della stabilità

La maggior parte degli studi in ecologia si sono basati in larga parte sull'assunzione che le dinamiche delle popolazioni fossero costantemente in equilibrio. Per quanto affascinante sia questa idea che la natura sia capace di bilanciarsi in maniera infinitamente precisa, esiste un punto di vista diverso. Essendo le popolazioni reali variabili, è possibile che la persistenza di comunità complesse dipenda in qualche modo dai flussi di popolazione, ossia da oscillazioni costanti di densità. Questa variabilità può cambiare significativamente la nostra comprensione delle interazioni ecologiche, ed è per questo che gli studiosi hanno recentemente iniziato a studiare la stabilità attraverso nuovi punti di vista.

Ad oggi le definizioni di stabilità in ecologia possono essere classificate in due categorie: definizioni di stabilità basate sulla stabilità dinamica di un sistema, e definizioni di stabilità basate sulla capacità di un sistema di opporsi ai cambiamenti. Della prima categoria fa parte la definizione di stabilità all'equilibrio, che considera un sistema stabile se è in grado di tornare all'equilibrio dopo aver subito una piccola perturbazione. Di conseguenza un sistema stabile all'equilibrio non ha variabilità (ossia variazioni nella densità delle popolazioni) in assenza di perturbazioni (come accennato a inizio paragrafo). La variabilità è invece definita come la misura della variazione nelle densità delle popolazioni nel tempo.

Nella seconda categoria troviamo le nozioni di resilienza all'equilibrio (la stabilità aumenta se il sistema impiega meno tempo a ritornare all'equilibrio dopo una perturbazione) e resistenza (una misura del cambiamento di una variabile dopo una perturbazione).

Nonostante la varietà di definizioni gli ecologi si sono tradizionalmente basati sull'assunzione che un sistema è stabile se e solo se è governato da dinamiche di stabilità all'equilibrio (ossia stabilità all'equilibrio e resilienza all'equilibrio). Come discusso prima queste sono assunzioni forti senza una giustificazione a priori. Infatti la natura variabile della dinamica delle popolazioni riscontrata sia sul

campo che in laboratorio ha portato gli sperimentatori a usare misure di variabilità come indici della stabilità di un sistema (variabilità, resistenza).

Questa discontinuità tra esperimenti sulla stabilità e teoria basata sull'equilibrio ha reso complesso il tentativo di unire teoria e sperimentazione nel dibattito sulla relazione tra diversità e stabilità.

2.3 Progressi recenti

Nel 1982 David Tilman ha cominciato una ricerca a lungo termine per determinare sperimentalmente la relazione tra diversità e stabilità in comunità di piante. I risultati di questo e altri studi analoghi tendono a indicare che la diversità in un ecosistema è correlata positivamente con la sua stabilità. Allo stesso tempo la diversità sembra avere poca influenza sulla variabilità della popolazione. Altri esperimenti tuttavia hanno dimostrato che l'effetto benefico della diversità sulla stabilità non è semplicemente dovuto alla presenza di molte specie, ma è più direttamente legato alla loro diversità funzionale (ossia la differenziazione tra i ruoli in un ecosistema). Esperimenti su larga scala, come quella delle catene alimentari, sono ancora pochi e richiedono spesso uno studio molto lungo e complesso. Per questo motivo gli ecologi si sono concentrati sulla creazione e lo studio di microcosmi, ovvero la riproduzione di comunità ecologiche realistiche in ambiente controllato. Il vantaggio dei microcosmi è che gli esperimenti possono essere facilmente manipolati e ripetuti. Quello che è emerso da questi esperimenti, al di là della scala o del tipo di sistema (terrestre o acquatico), sembra essere in accordo con il fatto che la diversità è correlata positivamente con la stabilità di un ecosistema. Inoltre, esperimenti effettuati su microcosmi di tipo acquatico hanno mostrato che variazioni a livello di popolazione sono scarsamente influenzate dalla diversità, mentre a livello di comunità la varianza tende a diminuire con l'aumentare della diversità. Due idee sono state avanzate per spiegare queste scoperte. La prima spiegazione è che aumentando la diversità aumentano le probabilità che almeno alcune specie rispondano diversamente a condizioni variabili e perturbazioni. La seconda è che la maggior diversità aumenta le probabilità che un ecosistema goda di una ridondanza funzionale, ossia che contenga specie in grado di rimpiazzare funzionalmente specie importanti. Queste due nozioni prendono il nome di "ipotesi di assicurazione".

Conclusioni

Riassumendo, i risultati sugli studi attorno a diversità, complessità e stabilità indicano che all'interno di un ecosistema la diversità tende a essere correlata positivamente con la stabilità. Questa correlazione non si estende necessariamente alla stabilità a livello di popolazione. C'è ancora molto lavoro prima di capire qual è esattamente il motivo di questo legame; tuttavia sembra che a livello di comunità la stabilità dipenda dalla differenziazione tra le risposte delle specie o gruppi funzionali a condizioni variabili, e dalla ridondanza di specie che hanno ruoli stabilizzanti chiave. Inoltre, come la struttura di un ecosistema possa incidere sulla sua complessità e funzionalità è correntemente oggetto di estese ricerche.

Esperimenti recenti hanno evidenziato come in catene alimentari vi sia una grande predominanza di relazioni deboli tra le specie. Numerosi studi in merito sono giunti alla medesima conclusione: l'aumento della diversità può migliorare la stabilità di una rete alimentare a patto che vi sia una netta superiorità delle interazioni deboli tra consumatori e risorse rispetto a quelle forti. Inoltre comunità che presentano interazioni mediamente più deboli sono più resistenti ad invasioni di altre specie, mentre una forte interazione tra consumatore e risorsa potrebbe essere un fattore destabilizzante.

L'approccio dato dallo studio topologico di tali strutture ecologiche, con le scoperte di comportamenti complessi di tipo scale-free e small world in reti reali, sebbene promettente, presta al fianco a critiche e scetticismi.

Ad esempio esistono numerosi fattori che limitano la dieta di un predatore, da cui l'impossibilità che abbia un numero troppo elevato di prede (un miglioramento al modello scale-free di Barabási Albert e Jeong è dato dall'introduzione di un troncamento ad alti valori per la legge di potenza $P(k)$). Questo fa sì che la distribuzione dei collegamenti in catene alimentari si discosti da quella di altre reti discusse in precedenza. Inoltre, il meccanismo 'rich get richer' sembra collidere con certi principi ecologici.

Pensiamo a delle specie frugivore: più specie si nutrono di una stessa specie di frutta, più la competizione per quel frutto aumenta, e meno una nuova specie sarà incline a includerlo nella propria dieta, preferendogli altri frutti. Specie con più collegamenti ad altre specie in una rete, le più "ricche", può essere che lo diventino semplicemente essendo più abbondanti delle altre. Allo stesso livello trofico è più probabile che specie abbondanti ricevano l'attenzione di predatori, impollinatori o specie frugivore, rispetto a specie scarse in quantità. Allo stesso modo predatori abbondanti si nutrono probabilmente di numerose prede differenti.

Un altro problema da tener conto studiando reti ecologiche complesse è che l'effetto di una specie sulla densità di un'altra diminuisce con la loro separazione nella catena alimentare, misurata dalla distanza che li collega. Ma come abbiamo visto reti reali presentano comportamenti small-world, e quindi esibiscono la presenza frequente di percorsi brevi al loro interno. Questo suggerisce che le perturbazioni si diffondano rapidamente attraverso la catena alimentare. Chiaramente delle specie potrebbero non essere considerate "vicine" se i collegamenti più brevi tra loro sono deboli o intermittenti. Se una specie si nutre di più prede o se soffre l'interesse di numerosi predatori, la forza di queste interazioni decresce. Specie monofaghe o prede con pochi predatori instaurano invece forti interazioni. La diversità tra specie e il tipo di interazioni tra di loro sono oggetto estensivo di studio e pongono non pochi ostacoli alla comprensione del funzionamento delle reti ecologiche. Bisogna inoltre tenere presente che queste strutture si presentano a noi oggi avendo intrapreso processi evolutivi della durata di migliaia di anni, processi che rendono difficile, se non impossibile, comprendere appieno le meccaniche alla base della loro formazione.

La consapevolezza è che al momento si abbiano molti più dubbi che certezze in materia, così come molti più indizi che prove

Tuttavia nuove indagini sulla base dei recenti studi potrebbero portarci quantomeno a conciliare le visioni di Elton, Odum e MacArthur con quelle di May, e aiutarci a comprendere meglio le dinamiche delle reti reali di vitale interesse per l'ecologia.

Riferimenti bibliografici

- Bascompte J. Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology* 8 (2007).
- Strogats S.H. Exploring complex networks. *Nature* 410 (2001).
- Barabási A.L. Scale-free Networks: A Decade and Beyond. *Science* 325 (2009).
- Barabási A.L. & Albert R. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286, 509-512 (1999).
- Barabási A.L., Albert R. & Jeong H. Mean field theory for scale-free random networks. *Physica A* 272, 173-197 (1999).
- Barabási A.L., Albert R. & Jeong H. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406, 378-382(2000).
- Watts D.J. & Strogats S.H. Collective dynamis of 'small-world' networks. *Nature* 393, 440-442 (1998).
- Montoya J.M., Pimm S.L. & Solé R.V. Ecological networks and their fragilty. *Nature* 442 (2006).
- Montoya J.M. & Solé R.V. Small Wolrd patterns in food-webs. *J. theor. Biol.* 214, 405-412 (2002).
- McCann K. The Diversity-Stability debate. *Nature* 405, (2000).
- Elton C.S. Ecology of invasions by Animals and Plants (Chapman & Hall, London, 1958).
- Odum E.P. Fundamentals of Ecology (Saunders, Philadelphia, 1953).
- Mac Arthur R.H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533-536 (1955).
- May R.M. Stability and Complexity in model ecosystems (Princeton Univ. Press, 1973).
- Yodzis P. The stability of real ecosystems. *Nature* 289, 674-676 (1981).
- Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363 (1996).