



**UNIVERSITÀ
DI PADOVA**

Università degli Studi di Padova

Dipartimento di Fisica e Astronomia "Galileo Galilei"

Tesi di Laurea Triennale

Competizione e mobilità in modelli ecologici spazialmente espliciti

Relatore:

Dr. Bernardi Davide

Laureando:

Davide Cerne

Correlatore:

Prof. Maritan Amos

Anno Accademico 2025/2026

Abstract

Il presente elaborato indaga come diverse strategie esplorative influenzino la dinamica di ecosistemi in cui più specie competono per il medesimo spazio. In particolare, si è studiato un modello spazialmente esplicito su reticolo, in cui il kernel di dispersione è governato da un parametro intrinseco di mobilità (ξ_α). Dopo una prima analisi del limite omogeneo, lo studio si concentra sul caso più realistico dell'ambiente eterogeneo (disordine *quenched*). I risultati delle simulazioni dimostrano che un aumento dell'eterogeneità ambientale conferisce un vantaggio competitivo proporzionale alle popolazioni stanziali: queste riescono a condensare la propria popolazione in 'oasi' locali e isolate, mentre le specie altamente mobili vanno inesorabilmente incontro all'estinzione a causa di un drastico effetto di diluizione. Infine, si è dimostrato come l'introduzione di un *trade-off* (un meccanismo di compensazione ecologica) che lega la mobilità all'ampiezza della varianza ambientale permetta alle specie esploratrici di sopravvivere, poiché garantisce loro l'accesso esclusivo a rare patch con tassi di mortalità molto più bassi.

Contents

1	Introduzione	2
2	Definizioni	4
2.1	Modello di Metacomunità	4
2.2	Modello Spazialmente esplicito	6
2.3	Modello Iterativo	7
2.4	Indici Per l'analisi	8
2.4.1	Localizzazione	8
2.4.2	Indice di Moran	9
2.4.3	Analisi dei cluster	9
3	Ambiente Omogeneo	11
3.1	Ambiente Periodico	11
3.2	Ambiente Non Periodico	13
4	Ambiente Eterogeneo	16
4.1	Evoluzione per limite di Campo Medio e Termodinamico	16
4.2	Evoluzione per modello Spazialmente Esplicito e Kernel esponenziale	18
4.3	Trade-off tra mobilità e mortalità	20
5	Conclusioni	25

Chapter 1

Introduzione

L'obiettivo di questa tesi è studiare come differenti strategie esplorative influenzino la sopravvivenza di alcune specie che competono per le stesse risorse.

Molti studi dimostrano l'importanza della componente spaziale per descrivere l'evoluzione di una popolazione, lo spazio per sua natura è eterogeneo e per capire se una specie sopravvive o meno bisogna considerare anche dove si trova e come si propaga.

Negli anni '90 venne introdotto da Hanski [1] un modello di metapopolazione che descriveva l'evoluzione di una singola specie. Si basava sul discretizzare lo spazio ambiente in più patch a cui vengono assegnate delle "caratteristiche ambientali", quali ad esempio dimensione, mortalità, presenza di cibo e altre ancora. Queste patch sono connesse tra di loro in modo da descrivere il movimento su tutto l'ambiente.

Il passo successivo fu descrivere lo sviluppo di più specie che convivono nello stesso ambiente: a tal fine Leibold negli anni 2000 introdusse i modelli di metacomunità [2].

Per quantificare la sopravvivenza o l'estinzione di una specie in tutto l'elaborato faremo riferimento alla sua densità locale $p_{\alpha i}$ che rappresenta il numero di individui stanziali della specie α presenti nella patch i normalizzato per la capacità massima della patch. Vedremo nel Capitolo 2 come l'evoluzione temporale della densità $p_{\alpha, i}$ può essere descritta dall'equazione seguente, dove $e_{\alpha, i}$ rappresenta il tasso di mortalità per patch e specie, la matrice K_{α} rappresenta il kernel di dispersione, ovvero quantifica il flusso di esplorazioni tra le patch dell'ambiente:

$$\frac{dp_{\alpha i}}{dt} = -e_{\alpha i}p_{\alpha i} + \left(1 - \sum_{\beta=1}^S p_{\beta i}\right) \sum_{j=1}^N K_{ij}^{\alpha} p_{\alpha j}, \quad (1.1)$$

La competizione tra specie, osservabile nel termine non lineare nell'equazione, introduce nuove e più complesse dinamiche come la coesistenza e l'esclusione competitiva. L'eterogeneità ambientale, ovvero la variazione spaziale dei tassi di mortalità $e_{\alpha, i}$, è fissata nel tempo: questo concetto viene tradotto come un disordine *quenched* ed è ampiamente studiato nella fisica dei sistemi disordinati e dei vetri di spin; il che ci permetterà di usare strumenti della meccanica statistica per determinare a livello macroscopico se una specie sopravvive o meno [3].

Nel modello spazialmente esplicito che analizzeremo, dove l'ambiente è descritto da una griglia $L \times L$, il successo di una specie è dettato dall'azione di due meccanismi diversi: la competizione locale, portata avanti dagli individui detti stanziali, e

l'esplorazione spaziale per colonizzare nuove patch, svolta dagli esploratori[4], [5]. Nel nostro caso l'intera strategia esplorativa viene sintetizzata da un parametro: la lunghezza di dispersione ξ_α o mobilità, che definisce il raggio d'azione degli esploratori; ci concentreremo sullo stabilire come questo parametro influenzi la competizione.

A tal fine, verranno simulati diversi scenari tramite un modello iterativo, i cui risultati saranno analizzati avvalendosi di tre indici, che ci permetteranno di determinare quali specie sono favorite e la dinamica per la quale riescono a sopravvivere. Infine proveremo ad applicare un trade-off, a imporre un vincolo, tra i tassi di mortalità e la mobilità, per vedere se questo porti ad altri risultati.

La tesi è articolata come segue: Nel capitolo 2 introdurremo come si è arrivati a definire il modello di metacomunità; parleremo nel dettaglio dei casi che tratteremo in questa tesi. Spiegheremo il processo che ci consentirà di velocizzare le simulazioni, e faremo una disamina dei tre indici che utilizzeremo nel corso dei capitoli successivi. Nel capitolo 3 calibreremo il modello su un ambiente omogeneo e osserveremo la condizione per la coesistenza globale. Nel capitolo 4 affronteremo il caso più realistico dell'ambiente eterogeneo, e dopo aver studiato il caso limite del campo medio vedremo se le condizioni per la sopravvivenza ricavate saranno le stesse o cambieranno rispetto al nostro modello; per ultimo introdurremo un *trade-off* per provare a far coesistere un vasto numero di specie.

Chapter 2

Definizioni

2.1 Modello di Metacomunità

In questo capitolo costruiamo da zero, a partire dalla dinamica microscopica di nascita/morte/esplorazione, il modello di metacomunità che useremo per tutto il resto della tesi, la trattazione completa di come si ricava questo modello è presa dagli articoli [4] e [5].

I modelli di metacomunità, a differenza di quelli di metapopolazione che trattano solo una specie, introducono l'aspetto della competizione tra queste ultime: nello specifico ci concentreremo su specie che competono solamente per lo spazio e le risorse, non includendo meccanismi del tipo Preda-Predatore. Analizzando la dinamica dal punto di vista microscopico ogni specie, che distingueremo indicandola con un pedice α , si può distinguere in due categorie: gli Stanziali e gli Esploratori. Gli stanziali $S_{\alpha i}$ occupano i siti M_i e possono morire con un rate $e_{\alpha i}$ e generare Esploratori delle patch j con un tasso di nascita per specie e patch $c_{\alpha i}$, parametrizzato poi da una matrice $C_{\alpha,ij}$. gli Esploratori $X_{\alpha,i}$ invece una volta che 'risiedono' in una patch possono provare a colonizzarle con un rate λ_α , morire con un rate γ_α , oppure provare a esplorare un'altra patch tramite una matrice $W_{\alpha ij}$

$$S_{\alpha i} \xrightarrow{e_{\alpha i}} \emptyset_i, \quad (2.1)$$

$$S_{\alpha i} \xrightarrow{c_{\alpha i} C_{\alpha,ij}} S_{\alpha i} + X_{\alpha j}. \quad (2.2)$$

$$\begin{aligned} X_{\alpha i} &\xrightarrow{W_{\alpha,ij}} X_{\alpha j} \\ X_{\alpha i} &\xrightarrow{\gamma_\alpha} \Phi \end{aligned} \quad (2.3)$$

$$X_{\alpha i} + \emptyset_i \xrightarrow{\lambda_\alpha/M_i} S_{\alpha i}, \quad X_{\alpha i} + S_{\alpha i} \xrightarrow{\lambda_\alpha/M_i} S_{\alpha i}.$$

senza perdita di generalità consideriamo $\gamma_\alpha = 0$ e $C_{\alpha,ij} = W_{\alpha,ij} = A_{\alpha,ij}$ dove quest'ultima è la matrice che descrive il collegamento tra le varie patch dell'ecosistema. Nel limite di molti individui per patch le fluttuazioni diventano trascurabili. Possiamo quindi ricavare un'equazione al primo ordine che descriva le densità medie degli Stanziali e degli Esploratori, $p_{\alpha i} = [S_{\alpha i}/M_i]$ e $x_{\alpha i} = [X_{\alpha i}/M_i]$.

Scriviamo quindi le equazioni differenziali che rappresentano lo sviluppo di queste due densità:

$$\dot{p}_{\alpha i} = -e_{\alpha i} p_{\alpha i} + \lambda_{\alpha} \left(1 - \sum_{\beta=1}^S p_{\beta i} \right) x_{\alpha i} \quad (2.4)$$

$$\dot{x}_{\alpha i} = - \left(\lambda_{\alpha} x_{\alpha i} - \sum_{j=1}^N A_{\alpha,ji} c_{\alpha j} p_{\alpha j} \frac{M_j}{M_i} \right) + \sum_{j=1}^N \left(A_{\alpha,ji} x_{\alpha j} \frac{M_j}{M_i} - A_{\alpha,ij} x_{\alpha i} \right). \quad (2.5)$$

Assumiamo che l'esplorazione avvenga su una scala temporale molto più breve di quelle delle popolazioni stazionarie (regime di *fast exploration*), data tale differenza delle scale temporali l'equazione che descrive gli esploratori raggiunge istantaneamente lo stato stazionario rispetto all'evoluzione lenta delle specie stazionarie, per fare un'analogia reale si può pensare agli esploratori come alla dispersione dei semi di una pianta, rispetto al lento ciclo demografico delle piante; si possono quindi dimezzare i gradi di libertà:

$$\lambda_{\alpha} x_{\alpha i} = \sum_{j,k=1}^N \sum_{\beta=1}^S (\hat{F}^{-1})_{ik}^{\alpha\beta} A_{\beta,jk} p_{\beta j} c_{\beta j} \frac{M_j}{M_i} \quad (2.6)$$

$$F_{ij}^{\alpha\beta} = \delta_{\alpha\beta} [\delta_{ij} + f_{\beta} L_{\beta,ji}] \quad (2.7)$$

dove $L_{\alpha,ij}$ è il laplaciano della matrice di dispersione della specie α e $f_{\alpha} = 1/\lambda_{\alpha}$, rappresenta l'efficienza della colonizzazione della specie α : In questo modo, la matrice $\hat{F}$ definisce le regole del movimento, bilanciando la propensione degli esploratori a diffondere verso le patch limitrofe con la loro tendenza a fermarsi.

Dopodiché, sfruttando il fatto che $\hat{F}$ è assume la forma di una matrice diagonale a blocchi, è possibile ricavarne una parametrizzazione della sua inversa, questo ci permette di ricavare esplicitamente dall'equazione (2.6) gli $x_{\alpha,i}$ in funzione dei $p_{\alpha,i}$, e di definire il Kernel di Dispersione che quantifica, per ogni specie α , il numero di Esploratori che dalla patch j si muovono verso la patch i . Andando ora a sostituire l'espressione per $x_{\alpha,i}$ in (2.4) otteniamo l'equazione per la metacomunità anticipata nell'introduzione.

$$\frac{dp_{\alpha i}}{dt} = -e_{\alpha i} p_{\alpha i} + \left(1 - \sum_{\beta=1}^S p_{\beta i} \right) \sum_{j=1}^N K_{ij}^{\alpha} p_{\alpha j}, \quad (2.8)$$

$$K_{\alpha,ji} = c_{\alpha i} \frac{M_j}{M_i} \sum_{k=1}^N \sum_{l=1}^N \frac{(\hat{V}_{\alpha})_{ik} (\hat{V}_{\alpha}^{-1})_{kl}}{1 + f_{\alpha} \omega_{\alpha k}} A_{\alpha,jl}. \quad (2.9)$$

dove $\hat{V}_{\alpha}$ è la matrice degli autovettori del Laplaciano L_{α} e $\omega_{\alpha k}$ sono i suoi corrispondenti autovalori. Il kernel di dispersione che utilizzeremo nel resto della trattazione sarà un'approssimazione, valida nel caso in cui la rete descritta da $A_{\alpha,ij}$ presenti una connettività regolare, che assume la forma di una funzione esponenziale.

2.2 Modello Spazialmente esplicito

Come detto in precedenza, ci concentreremo sullo studio di un modello specifico che avrà come ambiente una griglia quadrata $L \times L$, in cui la patch è identificata da un indice di riga e da un indice di colonna. nella maggior parte delle simulazioni la griglia avrà dimensioni di 64×64 . Questo ambiente potrebbe corrispondere a una suddivisione di habitat reale in cui suddividiamo lo spazio in quadratini uguali trascurando la coordinata z (l'altitudine).

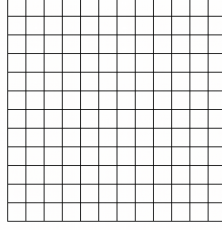


Figure 2.1: Rappresentazione di una griglia matematica $L \times L$ che divide lo spazio ambiente.

Il kernel di dispersione che consideriamo è di tipo esponenziale:

$$K_{\alpha,ij} = e^{-r/\xi_{\alpha}} \quad (2.10)$$

dove r rappresenta la distanza euclidea tra 2 celle della griglia e ξ_{α} è la distanza specifica per ogni specie.

Le distanze caratteristiche sono estratte tramite una legge di potenza, che garantisce che molte specie abbiano una ξ_{α} prossima a un valore minimo (nel nostro caso sarà 1.0) e con poco scarto tra loro, solamente poche specie si avvicineranno al valore massimo, questo parametro varia in base alla dimensione L della griglia e sarà pari a $L/4$. Una volta illustrata la base di partenza, analizzeremo diverse topologie per descrivere lo spazio ambiente e imporre alcuni vincoli al Kernel K_{α} , innanzitutto distingueremo tra ambiente omogeneo: in cui la variabile di mortalità $e_{\alpha,i}$ è identica per ogni patch i , e ambiente eterogeneo in cui questa condizione non si verifica.

Considereremo anche due tipi di topologie: la prima è periodica, quindi i bordi sono connessi e la griglia si approssima a un toroide in 2 dimensioni; nella seconda i bordi sono barriere fisiche impenetrabili.

L'ultima caratteristica che useremo per diversificare i vari modelli è quella di imporre o meno una condizione al kernel K_{α} . Nella maggior parte dei casi vogliamo che nessuna specie abbia un vantaggio intrinseco sul numero di esploratori, vogliamo che tutte le specie a parità di popolazione abbiano lo stesso numero di esploratori. Per fare ciò abbiamo imposto una condizione di normalizzazione:

$$\sum_j K_{\alpha,ij} = 1 \quad \forall \alpha \quad (2.11)$$

Un altro caso lo otteniamo semplicemente non imponendo nessuna condizione, dando un vantaggio alle specie più mobili (ξ maggiore). Nell'ultimo scenario, che possiamo

usare solo se il bordo è non periodico, abbiamo tenuto la costante di normalizzazione del Kernel costruito attorno a un ambiente periodico e abbiamo diviso il Kernel dell'ambiente non periodico per questo valore.

$$N_\alpha = \sum_j K_{\alpha,ij}^{\text{periodico}} \quad (2.12)$$

$$K_{\alpha,ij}^{\text{nonperiodico}} = \frac{1}{N_\alpha} \tilde{K}_{\text{nonperiodico}\alpha,ij} \quad (2.13)$$

Questo favorisce quindi le patch centrali a discapito di quelle ai bordi: per le prime il numero di patch limitrofe reali è quasi identico a quello del caso periodico, e restano normalizzate a un valore vicino a 1; per le seconde, che hanno meno vicini realmente disponibili, il valore di normalizzazione risulta più basso. Di conseguenza, questo penalizza soprattutto le specie più mobili: se l'ambiente fosse periodico, i loro esploratori raggiungerebbero più spesso le periferie e proseguirebbero oltre il bordo; non essendo l'ambiente periodico, questi esploratori vengono invece semplicemente persi.

2.3 Modello Iterativo

In alternativa a un'integrazione numerica esplicita, la computazione viene ottimizzata introducendo un modello iterativo generato attorno alla soluzione stazionaria, che tipicamente converge molto più velocemente rispetto agli altri metodi. Definendo $m_{\alpha,i} = \sum_j K_{\alpha,ij}$ e considerando di trovarci in una condizione stazionaria in cui $\dot{p}_{\alpha,i} = 0$, otteniamo l'equazione:

$$e_{\alpha,i} p_{\alpha,i} = \left(1 - \sum_\beta p_{\beta,i} \right) m_{\alpha,i}. \quad (2.14)$$

a questo punto dividiamo per l'indice di mortalità e in seguito sommiamo le $p_{\alpha,i}$ su α , questo ci permette di ottenere un'equazione per $P_i = \sum_\alpha p_{\alpha,i}$

$$P_i = \frac{\sum_\alpha \frac{m_{\alpha,i}}{e_{\alpha,i}}}{1 + \sum_\alpha \frac{m_{\alpha,i}}{e_{\alpha,i}}} \quad (2.15)$$

ora ci basta sostituire $1 - P_i$ nella (2.14)

$$p_{\alpha,ij} = \frac{m_{\alpha,i}/e_{\alpha,i}}{1 + \sum_\beta m_{\beta,i}/e_{\beta,i}}. \quad (2.16)$$

a questo punto, partendo da ogni punto positivo $p^{(0)}$, iteriamo le seguenti equazioni fino a che la differenza tra due valori prossimi sarà sotto a una certa soglia.

$$m_{\alpha,i}^{(n)} = \sum_j K_{ij}^\alpha p_{\alpha,j}^{(n)}, \quad p_{\alpha,i}^{(n+1)} = \frac{m_{\alpha,i}^{(n)}/e_{\alpha,i}}{1 + \sum_\beta m_{\beta,i}^{(n)}/e_{\beta,i}}. \quad (2.17)$$

Facendo una rapida simulazione solo per validare il modello si vede che il metodo iterativo è stato 10.95 volte più veloce rispetto all'integrazione. Inoltre controllando anche le differenze che hanno prodotto in termini di valori di aspettazione i due metodi notiamo che la differenza è minima, come osservabile in figura 2.2 la differenza è nell'ordine di 10^{-3} su popolazioni dell'ordine di 10^{-1} . Lo scarto che interrompe il modello iterativo in ogni simulazione è dato da una differenza tra un'iterazione e l'altra sotto a un valore di 10^{-6} .

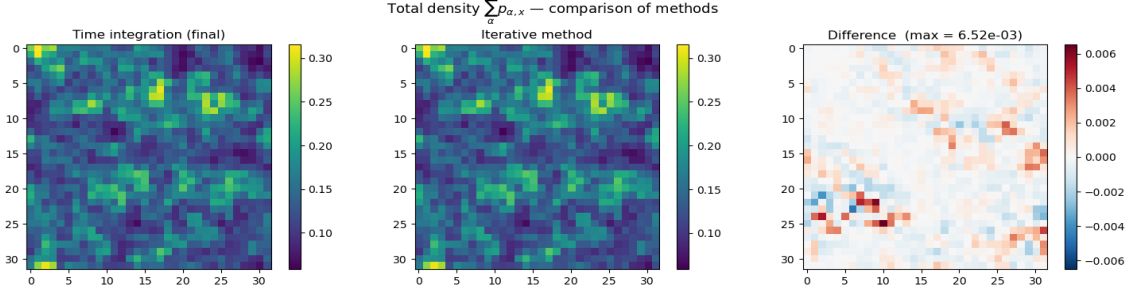


Figure 2.2: In questi grafici è riportata la densità totale per patch, ottenuta da un modello con kernel NN (Nearest-Neighbour), questo kernel garantisce alle specie di diffondere solo con le patch con cui confinano, una griglia 32x32 con 5 specie, a sinistra è riportato il caso derivato da un integrazione esplicita, al centro quello ottenuto tramite il nostro modello iterativo e a destra la differenza tra i due.

2.4 Indici Per l'analisi

Come anticipato nell'Introduzione per quantificare come le specie riescono a sopravvivere faremo uso di tre indici, che ci permetteranno di distinguere se la sopravvivenza avviene in un ambiente uniforme, suddiviso in 'oasi' o totalmente frammentato:

2.4.1 Localizzazione

Il primo indice che introduciamo misura quanto una specie sia concentrata in poche patch piuttosto che diffusa su tutto l'ambiente. La Localizzazione Loc_α :

$$Loc_\alpha \equiv \frac{\frac{1}{N} \sum_i p_{\alpha i}^4}{\left(\frac{1}{N} \sum_i p_{\alpha i}^2\right)^2} = \frac{\langle p_\alpha^4 \rangle}{\langle p_\alpha^2 \rangle^2}, \quad (2.18)$$

dove $\langle p_\alpha^n \rangle$ rappresenta il momento di ordine n , per ogni α . Questo valore ci indica come la popolazione totale è suddivisa tra le varie patch dell'ambiente: se il valore è prossimo a 1 tutte le patch contengono lo stesso numero di individui che è pari a P/N , dove P rappresenta la popolazione totale e N il numero di patch in cui è suddiviso l'ambiente; se il valore è molto maggiore di 1, la differenza di popolazione tra le patch è elevata. Il massimo valore che restituisce Loc_α è N , questo vuol dire che la popolazione totale è tutta condensata in un'unica patch.

2.4.2 Indice di Moran

La Localizzazione è spazialmente cieca, infatti non dà informazioni sulla topologia dell'ambiente finale: se si mescolassero tra di loro le posizioni delle patch lasciando invariate le popolazioni che risiedono al loro interno si otterrebbe il medesimo valore. Per questo facciamo uso anche di un indice di autocorrelazione spaziale come l'indice di Moran:

$$I = \frac{N}{W} \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} (p_i - \bar{p})(p_j - \bar{p})}{\sum_{i=1}^N (p_i - \bar{p})^2} \quad (2.19)$$

dove w_{ij} è la matrice di adiacenza, in particolare stiamo usando la matrice di Moore e W è definita come la somma della suddetta su entrambi gli indici:

$$w_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{se le patch } i \text{ e } j \text{ sono adiacenti} \\ 0 & \text{altrimenti (incluso } i = j) \end{cases} \quad (2.20)$$

$$W = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N w_{ij} \quad (2.21)$$

Questo parametro quantifica la segregazione spaziale misurando se patch a popolazione comparabile (specialmente patch altamente popolate) tendono a raggrupparsi e ad essere vicine tra di loro ($I > 0$) o a distribuirsi in modo casuale ($I \simeq 0$). L'uso combinato di questo Indice e della Localizzazione ci permette di dire se una specie localizzata sopravvive raggruppandosi in un'unica macro-oasi o se è frammentata in molteplici rifugi di piccole dimensioni sconnessi.

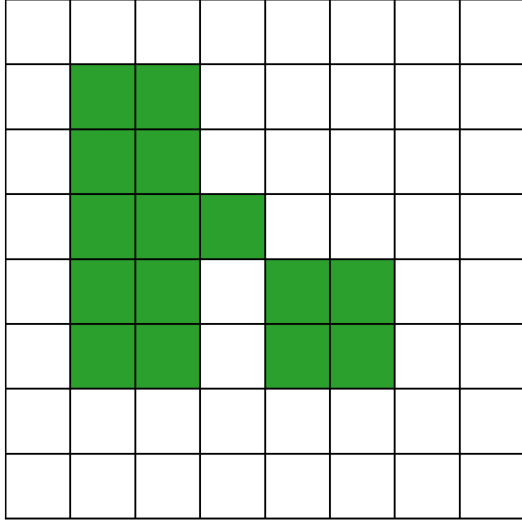
2.4.3 Analisi dei cluster

L'indice di Moran permette di capire se c'è segregazione; ma non quante regioni di sopravvivenza esistono né quanto sono grandi: per questo introduciamo un'analisi dei cluster. Un cluster è una componente topologicamente connessa di patch all'interno della quali la popolazione supera una soglia critica. Per definirli a ogni patch dell'ambiente viene assegnata una variabile binaria per ogni specie α :

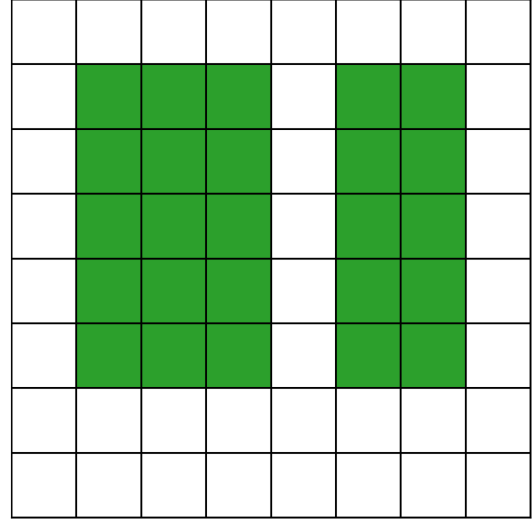
$$S_{\alpha,i} = \begin{cases} 1 & \text{se } p_{\alpha,i} > \langle p_{\alpha} \rangle + 1.5\sigma_{\alpha} \\ 0 & \text{altrimenti} \end{cases} \quad (2.22)$$

dove $\langle p_{\alpha} \rangle$ rappresenta la media delle popolazioni su tutto l'ambiente e σ_{α} la sua deviazione standard; le patch con $S_{\alpha,i} = 1$ si considerano come 'attive'. Lo scopo è di escludere il rumore di fondo e di considerare solo le "oasi di sopravvivenza", per questo prendiamo un valore critico di $\langle p_{\alpha} \rangle + 1.5\sigma_{\alpha}$, dove una differenza positiva dalla media di 1.5 volte la deviazione standard rappresenta un buon compromesso tra la capacità di scartare il rumore e selezionare tutte le oasi. Nel nostro caso vengono valutate due patch con $S_{\alpha,i} = 1$ come appartenenti allo stesso cluster solo se sono connesse da un percorso contiguo di altre patch attive, dove la condizione di adiacenza è valutata come nell'indice precedente tramite la matrice di Moore (2.20). Da questi cluster possiamo definire due variabili:

- Numero totale di Cluster ($N_{c,\alpha}$): quantità complessiva di 'isole' distinte:
- Dimensione Media dei Cluster ($\langle S_{c,\alpha} \rangle$): l'area media espressa per numero di patch.



(a) Qui abbiamo un unico cluster ($N_C = 1$), $\langle S_{c,\alpha} \rangle = 15$



(b) Qui abbiamo due cluster poiché non c'è nessuna patch attiva che le collega, ($N_C = 2$), $\langle S_{c,\alpha} \rangle = 12.5$

Figure 2.3: In questa immagine abbiamo semplificato la griglia a un ambiente 8×8 . Le patch colorate in verde rappresentano le patch attive, quelle bianche quelle per cui $S = 0$.

Chapter 3

Ambiente Omogeneo

Prima di affrontare il caso più realistico di un ambiente eterogeneo (Capitolo 4), vediamo cosa succede al nostro modello in un ambiente omogeneo, dove la mortalità e_α è la medesima per tutte le patch dell'ambiente.

3.1 Ambiente Periodico

Quando la griglia è periodica il kernel diventa invariante per traslazioni, ovvero dipende solo dalla distanza tra i due valori i e j . Infatti ogni patch ha la stessa dinamica evolutiva.

Quando ciò accade possiamo sfruttare il teorema seguente:

Teorema 1 ([4]). *Considerando la seguente dinamica di metacomunità:*

$$\frac{dp_{\alpha i}}{dt} = -e_\alpha p_{\alpha i} + \left(1 - \sum_{\beta=1}^S p_{\beta i}\right) \sum_{j=1}^N K_{\alpha,ij} p_{\alpha j}, \quad (3.1)$$

e assumendo che ogni kernel $\hat{K}_\alpha$ sia invariante per traslazioni e che $e_\alpha > 0$ per ogni α . Allora l'unica soluzione stazionaria e spazialmente uniforme in cui specie diverse possono coesistere è una varietà centrale, di misura nulla nello spazio dei parametri. La varietà centrale è neutralmente stabile.

Il teorema precedente fissa un vincolo matematico ed ecologico estremamente severo. Dire che la soluzione risiede in una *varietà centrale di misura nulla*, significa che la coesistenza richiede una combinazione di parametri perfetta e instabile. In natura la probabilità che questa condizione si verifichi è sostanzialmente nulla. Il termine *neutralmente stabile* indica l'assenza di una forza attrattiva di richiamo: se avvenisse una fluttuazione sulla densità, la stabilità sarebbe ottenuta rispetto a questa nuova condizione; non si ristabilirebbe l'equilibrio originario. Il teorema 1 mostra che la coesistenza è possibile in un ambiente omogeneo solo se il parametro di *habitat-mediated fitness* $r_\alpha = z_\alpha/e_\alpha$ è uguale per tutte le specie dove $z_\alpha = \sum_{j=1}^N K_{\alpha,ij}$. Questo parametro indica il rapporto tra la capacità della specie di diffondersi nel resto dell'ambiente e il suo tasso di mortalità. Imponendo la condizione di normalizzazione (2.11), z_α sarà uguale a 1 per ogni specie α ; inoltre, trovandoci in un ambiente omogeneo basta assegnare la stessa mortalità e_α

ad ogni specie, in questo caso $e = 0.9$, per avere r_α omogeneo e rispettare le ipotesi dal Teorema 1. Ci aspettiamo che effettuando una simulazione con un totale di 30 specie, sopravvivano tutte (Figura 3.2). Inoltre dovranno avere una $p_{\alpha,i}$ pressoché identica per ogni i ad α fissato; avendo avviato però un processo iterativo, che termina quando la differenza tra uno scenario e il successivo è sotto una certa soglia (in questo caso sotto a 10^{-6}), non è detto che quella che osserviamo sia esattamente la soluzione stazionaria, in figura 3.1 notiamo delle oscillazioni di un fattore 10^{-4} per la specie più stanziale e 10^{-7} per quella più mobile. Questo è spiegato dal fatto che la specie più mobile riequilibra più velocemente la sua popolazione all'interno di tutto l'ambiente.

Come abbiamo visto il Teorema 1 è applicabile solo a un insieme di misura nulla,

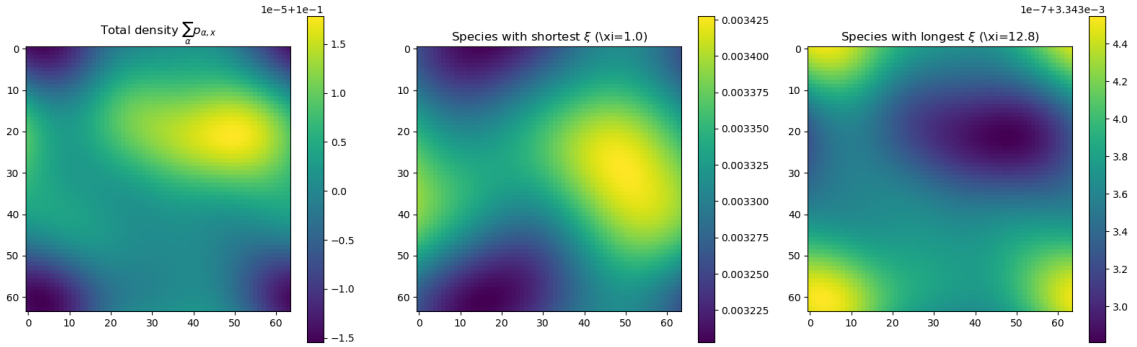


Figure 3.1: Mappe di colore della densità in un ambiente omogeneo e con bordi periodici. (Sinistra) Densità sommata per tutte le specie. (Centro) Densità solamente della specie a minor mobilità ($\xi_\alpha = 1$). (Destra) Densità solamente della specie a mobilità maggiore ($\xi_\alpha = 12.8$). La scala colore copre solo una variazione di circa 10^{-4} attorno al valore medio: il pattern mostrato è un residuo minimo rispetto alla soluzione perfettamente uniforme prevista dal Teorema 1

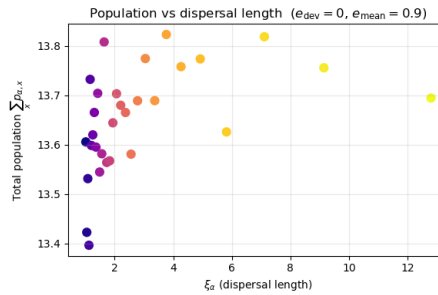


Figure 3.2: Densità totale per singola specie in funzione della mobilità, più il colore è scuro più la specie ha mobilità bassa.

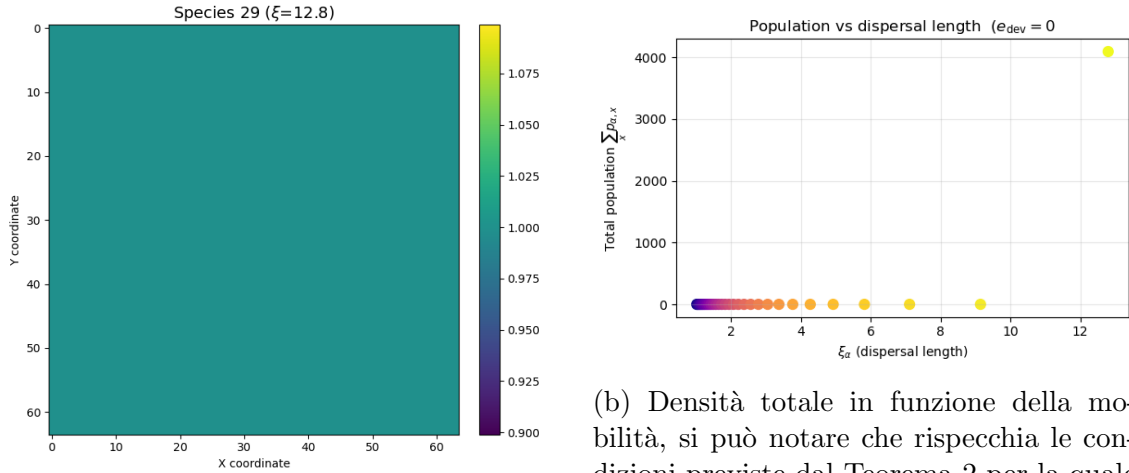
vediamo cosa succede quando le specie differiscono anche semplicemente di poco nei valori delle fitness r_α .

Teorema 2 ([4]). *Considerando l'equazione di metacomunità del Teorema 1 e assumiamo che $e_1/z_1 < e_\alpha/z_\alpha$ per ogni $\alpha \neq 1$ quindi la prima specie ha il valore più alto di habitat-mediated fitness ($r_\alpha = z_\alpha/e_\alpha$). Assumiamo inoltre che $e_1 < z_1$, che è*

una condizione necessaria per la sopravvivenza della specie quando non è in competizione con altre specie. Allora sopravvive solo la prima specie e occupa tutte le patch in maniera uniforme.

Possiamo verificare il Teorema 2 nel nostro ambiente periodico semplicemente non imponendo la condizione di normalizzazione per ogni patch e lasciando le mortalità identiche per ogni specie ($e = 0.9$). Così facendo lo z_α della specie più mobile sarà maggiore rispetto a tutti gli altri, dato che $\sum_j e^{-r_{ij}/\xi_\alpha}$ cresce all'aumentare di ξ_α .

Infatti i risultati osservabili in figura 3.3 rispecchiano quelli predetti dal Teorema 2.



(a) Mappa di colore della specie a mobilità maggiore ($\xi_\alpha = 12.8$), l'unica sopravvissuta

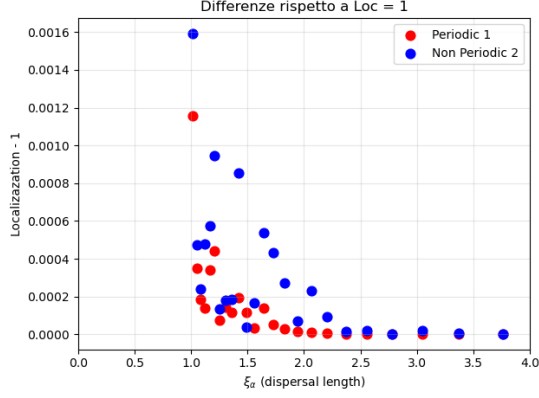
(b) Densità totale in funzione della mobilità, si può notare che rispecchia le condizioni previste dal Teorema 2 per la quale sopravvive solo la specie più forte ovvero quella a mobilità maggiore

Figure 3.3: Queste figure fanno riferimento a un ambiente periodico, dove però non abbiamo imposto la condizione di normalizzazione del kernel (2.11)

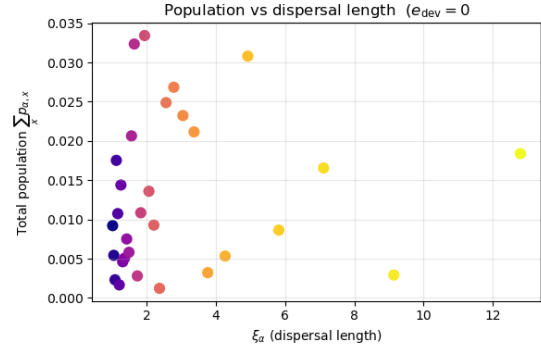
3.2 Ambiente Non Periodico

Rimuovendo la condizione di periodicità, i bordi della griglia agiscono come delle barriere fisiche, impedendo il passaggio delle specie. Questa assunzione rompe l'invarianza per traslazioni del kernel, poiché una patch periferica non diffonde più come una centrale, invalidando di fatto le ipotesi dei Teoremi 1 e 2. Analizziamo le conseguenze di questa rottura di simmetria sia nel caso di kernel normalizzato (2.11), sia in assenza di vincoli di conservazione, mantenendo in entrambi i casi una mortalità uniforme di $e = 0.9$ per tutte le specie. Nel regime di kernel normalizzato, si osserva la sopravvivenza di tutte le specie, con popolazioni totali comparabili al caso periodico (si registra uno scarto massimo dell'ordine di 0.03 su un valore di 13, Figura (3.4b)). Tuttavia, l'analisi della misura di Localizzazione (la figura 3.4a), mostra come le specie dell'ambiente non periodico si allontanino maggiormente dal valore di ($Loc = 1$), coerentemente con quanto spiegato nel capitolo, che tutte le patch possiedono la stessa densità (che è una conseguenza del Teorema 1

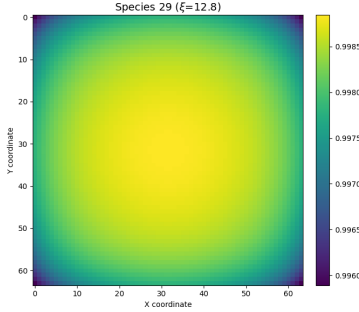
per l'ambiente periodico). Questa discrepanza indica una maggiore frammentazione spaziale della popolazione totale nel caso non periodico. La causa risiede interamente nella topologia del reticolo: le patch situate ai bordi, e in misura ancora maggiore quelle agli angoli, possiedono un vicinato troncato, di conseguenza sono meno accessibili agli esploratori. Ciò genera un flusso netto e sbilanciato verso il centro della griglia, che agisce a tutti gli effetti come un attrattore topologico. Tale dinamica attrattiva si accentua per le specie ad alta mobilità, quando si rimuove la normalizzazione del kernel, portando alla sopravvivenza esclusiva della specie più esploratrice (Figura 3.4c). Si osserva come la popolazione collassi nel centro della griglia, per poi diminuire gradualmente seguendo un gradiente radiale man mano che ci si avvicina ai bordi dell'ambiente. Costruendo il Kernel tramite le equazioni (2.12) e (2.13), diamo un vantaggio alle specie più stanziali poiché risentono meno dell'effetto di rimozione degli esploratori che attraverserebbero i bordi nel caso periodico. In questo caso sopravvivono solo le specie più stanziali, e come si può vedere in figura 3.4d e in 3.4e il centro è molto più popolato rispetto ai bordi, questa discrepanza aumenta linearmente con la mobilità. Abbiamo visto come in un ambiente perfettamente piatto, in cui tutte le specie condividono la stessa mortalità per ogni patch, un'esplorazione a lungo raggio non sia favorita né sfavorita rispetto a una che colonizza solo le patch limitrofe. Questa condizione di coesistenza è estremamente debole, poiché richiede che nessuna specie possieda il minimo vantaggio intrinseco sul numero di esploratori: se anche una sola specie lo possedesse, per il Teorema 2 sarebbe l'unica a sopravvivere.



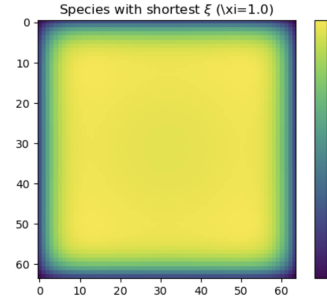
(a) Differenze rispetto a $Loc_\alpha = 1$ dell'indice di localizzazione in funzione della mobilità. In rosso sono rappresentate le misure dell'ambiente periodico, che sono oscillazioni statistiche dovute al ciclo di iterazione; in blu quelle per l'ambiente non periodico. In entrambi i casi è stata imposta la condizione di eq. (2.11).



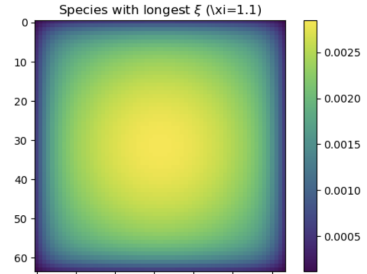
(b) Differenze assolute tra le popolazioni totali dell'ambiente periodico e non periodico in funzione della mobilità. In entrambi i casi è stata imposta la condizione di eq. (2.11).



(c) Mappa di colore della densità per patch dell'unica specie sopravvissuta, quella a mobilità maggiore, nel caso di ambiente non periodico e in cui non abbiamo imposto nessuna condizione di conservazione.



(d) Mappa di colore della densità per patch, della specie a mobilità minore, nel caso di ambiente non periodico e con il kernel costruito tramite le eq 2.12 e 2.13.



(e) Mappa di colore della densità per patch, di una specie sopravvissuta con mobilità ($\xi_\alpha = 1.1$), nel caso di ambiente non periodico e con il kernel costruito tramite le eq 2.12 e 2.13.

Figure 3.4: In tutti i grafici la mortalità e è identica per patch i e specie α (è pari a 0.9, sia per i casi di ambiente periodico sia non periodico).

Chapter 4

Ambiente Eterogeneo

Affrontiamo ora il caso più realistico dell'ambiente eterogeneo, in cui i tassi di mortalità variano da patch a patch: per ragioni di simmetria non sussiste più la soluzione in cui tutte le densità sono omogenee.

4.1 Evoluzione per limite di Campo Medio e Termodinamico

Prima di considerare la soluzione del nostro modello che vedremo nella sezione successiva, risolveremo un caso analiticamente trattabile, studiato all'interno degli articoli [4] e [5], considerando il kernel descritto da un modello di campo medio: in cui tutte le patch sono connesse alle altre nello stesso modo. Per semplificare ulteriormente la trattazione faremo ricorso al limite Termodinamico in cui imporranno che sia il numero di patch N che il numero di specie S tendano all'infinito. Per assicurarci che la dispersione totale per ogni patch sia sempre un valore reale che identifichiamo come K_α e non tendente all'infinito, assumiamo che il kernel sia descrivibile per $N \rightarrow \infty$:

$$K_{\alpha,ij} = \frac{K_\alpha}{N} \quad (4.1)$$

Definendo poi con Q lo spazio libero per ogni patch:

$$Q_i = 1 - \sum_{\alpha} p_{\alpha i} \quad (4.2)$$

Riscriviamo quest'equazione per lo stato stazionario:

$$p_{\alpha i}^* = r_{\alpha i} Q_i \langle p_{\alpha}^* \rangle, \quad (4.3)$$

nella quale $r_{\alpha,i}$ rappresenta la *fitness* locale:

$$r_{\alpha i} = \frac{K_\alpha}{e_{\alpha i}} \quad (4.4)$$

ora sommando l'eq. (4.3) sull'indice di specie si ottiene:

$$\sum_{\alpha} p_{\alpha i}^* = \frac{\sum_{\alpha} r_{\alpha i} \langle p_{\alpha}^* \rangle}{1 + \sum_{\alpha} r_{\alpha i} \langle p_{\alpha}^* \rangle} \quad (4.5)$$

Si ricava una nuova riparametrizzazione per Q nello stato stazionario: sostituendo nell'equazione (4.2), $\sum_{\alpha} p_{\alpha,i}$ con quanto ricavato nell'eq. (4.5).

$$Q_i = \left(1 + \sum_{\alpha} r_{\alpha i} \langle p_{\alpha}^* \rangle \right)^{-1}. \quad (4.6)$$

Inserendo quest'ultima all'interno della eq. (4.3) si ottiene l'equazione di autoconsistenza:

$$\langle p_{\alpha}^* \rangle = \frac{\langle p_{\alpha}^* \rangle}{N} \sum_{i=1}^N r_{\alpha i} \left(1 + \sum_{\beta=1}^S r_{\beta i} \langle p_{\beta}^* \rangle \right)^{-1}. \quad (4.7)$$

Per ogni scelta di $r_{\alpha i}$ possiamo risolvere quest'equazione per un $\langle \vec{p} \rangle$ e ricostruire la soluzione totale per ogni singola patch $p_{\alpha i}$. L'assunzione di un kernel di campo medio fa sì che la *fitness* locale sia proporzionale alla mortalità $e_{\alpha i}$. Trattiamo queste ultime come parametri *quenched*: variabili estratte da una distribuzione di probabilità e poi mantenute costanti per tutta l'evoluzione. Consideriamo la coesistenza totale: tutte le specie sopravvivono, matematicamente questa condizione è definita da $\langle p_{\alpha} \rangle > 0$. Nel limite di $N \rightarrow \infty$ l'equazione (4.7) diventa:

$$1 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N r_{\alpha i} \left(1 + \sum_{\beta=1}^S r_{\beta i} \langle p_{\beta}^* \rangle \right)^{-1} = \left\langle \frac{r_{\alpha}}{1 + \sum_{\beta=1}^S r_{\beta} \langle p_{\beta}^* \rangle} \right\rangle. \quad (4.8)$$

La risoluzione analitica di questa equazione avviene dopo aver introdotto le trasformate di Laplace delle distribuzioni di probabilità $P_{\alpha}(r|\vec{\zeta}_{\alpha})$ da cui estraiamo le variabili $r_{\alpha,i}$ e dove $\vec{\zeta}_{\alpha}$ rappresentano dei parametri tipici delle distribuzioni.

Espandendo al limite Termodinamico $S \rightarrow \infty$ possiamo riscrivere l'equazione e svolgere un'approssimazione di punto sella. Passaggi svolti per intero all'interno degli articoli [4] e [5].

Svolgendo quest'operazione otteniamo:

$$1 = \frac{\langle r_{\alpha} \rangle}{1 + \overline{x\langle r \rangle}} + \frac{1}{S} \frac{1}{(1 + \overline{x\langle r \rangle})^2} \left[\frac{\langle r_{\alpha} \rangle}{1 + \overline{x\langle r \rangle}} \overline{x^2 v^2} - x_{\alpha} v_{\alpha}^2 \right] + \mathcal{O}\left(\frac{1}{S^2}\right). \quad (4.9)$$

Dove abbiamo definito le seguenti quantità:

$$\overline{x\langle r \rangle} = \lim_{S \rightarrow \infty} \frac{1}{S} \sum_{\beta=1}^S x_{\beta} \langle r_{\beta} \rangle; \quad \overline{x^2 v^2} = \lim_{S \rightarrow \infty} \frac{1}{S} \sum_{\beta=1}^S x_{\beta}^2 v_{\beta}^2. \quad (4.10)$$

$v_{\beta}^2 = \langle r_{\beta}^2 \rangle - \langle r_{\beta} \rangle^2$ è la varianza della distribuzione di probabilità. L'equazione (4.9) impone che per la coesistenza di tutte le specie $\langle r_{\alpha} \rangle$ debba comportarsi in questa modalità:

$$\langle r_{\alpha} \rangle = R + \frac{\Delta_{\alpha}}{S} + \mathcal{O}\left(\frac{1}{S^2}\right), \quad (4.11)$$

L'equazione (4.9) impone che, affinché un numero macroscopico di specie coesista nel limite termodinamico ($S \rightarrow \infty$), le fitness medie $\langle r_{\alpha} \rangle$ debbano concentrarsi attorno a un livello di base R . Gli scarti da tale livello di base definiscono lo svantaggio

competitivo intrinseco Δ_α di ciascuna specie.

Tralasciando una serie di passaggi matematici e concentrandoci direttamente sul risultato, i calcoli che portano alla soluzione finale si trovano negli articoli [4] e [5]. La sopravvivenza per tutte le specie si verifica se:

$$\Delta_\alpha > H \quad \forall \alpha \quad (4.12)$$

Con H che è un parametro da determinare, se assumiamo $v_\alpha = v$ possiamo dargli una rappresentazione esplicita semplificata

$$H = \bar{\Delta} - v^2 \frac{R-1}{R^2}. \quad (4.13)$$

dove $\bar{\Delta} = \frac{1}{S} \sum_\alpha \Delta_\alpha$; riscrivendo quest'equazione imponendo la condizione sulla varianza v :

$$v^2 > v_c^2 := \gamma_\Delta \frac{R^2}{R-1}, \quad \gamma_\Delta = \bar{\Delta} - \min \Delta_\alpha, \quad (4.14)$$

definendo con v_c un valore critico. La quantità γ_Δ rappresenta la differenza tra la specie più svantaggiata e la media delle altre; osserviamo che all'aumentare di questo valore la coesistenza richiederà una soglia critica per la varianza v_c maggiore.

Considerando invece tutti i K_α uguali tra di loro, non dando nessun tipo di vantaggio esplorativo a una specie piuttosto che ad un'altra, per esempio normalizzando come abbiamo fatto con l'equazione (2.11) del Capitolo 2, notiamo che le variabili $r_{\alpha,i}$ dipendono solo dall'inverso della mortalità per specie α e patch i . Questo ci dice che anche quando $\gamma_\Delta \neq 0$ le specie che possiedono un $\langle r_\alpha \rangle$ più basso (che sono quelle sfavorite), possono sopravvivere a patto di possedere una varianza sulle mortalità, che superi un valore di soglia, grazie a poche patch estremamente favorevoli (con $e_{\alpha,i} \ll 1$), che si trovano nelle code della distribuzione di probabilità. Questa dinamica sarà particolarmente utile in vista del trade-off che introdurremo nel paragrafo 4.3.

4.2 Evoluzione per modello Spazialmente Esplicito e Kernel esponenziale

Abbiamo dimostrato che la sopravvivenza nel limite di campo medio dipende esclusivamente dalla varianza delle fitness. Ci chiediamo ora se, nel nostro modello spazialmente esplicito con kernel esponenziale, emergano ulteriori dinamiche guidate dalla topologia dell'ambiente o dal parametro ξ_α , che governa la strategia esplorativa di ciascuna specie.

I tassi di mortalità locale per ogni specie verranno estratti in modo indipendente dalla medesima distribuzione di probabilità uniforme, delimitata tra un valore minimo e uno massimo. Tali valori differiscono da un tasso centrale ($e_{mean} = 0.9$) di una quantità fissa e identica per tutte le specie ($e_{dev} = 0.5$). Lo scopo è isolare l'effetto della sola mobilità in un ambiente eterogeneo senza conferire vantaggi intrinseci di sopravvivenza a priori; per garantire ciò, imponiamo la normalizzazione del kernel (Eq. (2.11)), assicurando che tutte le specie disperdano la medesima frazione totale di esploratori a parità di densità.

Per l'ambiente periodico notiamo che sopravvivono solo le specie con una ξ_α più bassa, quindi le specie con meno mobilità sono favorite. Questo è dovuto al fatto che ogni specie sopravvissuta riesce a raggrupparsi in 'isole' in cui concentra quasi tutta la sua popolazione.

Valutando la media di insieme su 20 realizzazioni indipendenti, (Figura 4.2), la

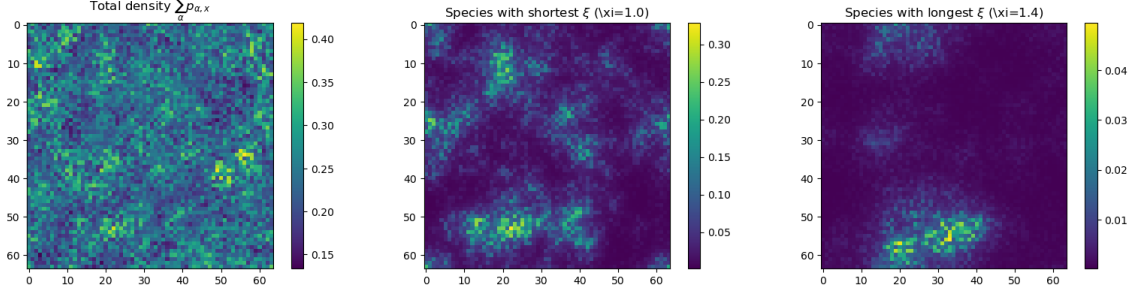


Figure 4.1: Mappe di colore della densità in un ambiente eterogeneo e con bordi periodici. (Sinistra) Densità sommata per tutte le specie. (Centro) Densità solamente della specie a minor mobilità ($\xi_\alpha = 1$). (Destra) Densità solamente della specie a mobilità maggiore sopravvissuta ($\xi_\alpha = 1.4$).

popolazione totale stazionaria decresce linearmente all'aumentare della lunghezza di dispersione. Le anomalie statistiche visibili per alti valori di ξ_α non indicano un'inversione della dinamica, ma sono fluttuazioni stocastiche dovute al ridotto numero di simulazioni in cui tali specie riescono a sfuggire all'estinzione. Per quanto riguarda l'indice di Moran (Figura 4.3b) e la Localizzazione (Figura 4.3a), notiamo un andamento opposto a quello della popolazione totale: entrambi gli indici tendono a crescere con la mobilità. Questo risultato, insieme ai valori degli indici, suggerisce che la sopravvivenza delle specie dipenda dalla loro capacità di condensare la popolazione in prossimità di patch favorevoli, come si può verificare dalle mappe di colore di figura 4.1.

La bassa mobilità favorisce proprio questo comportamento: una specie poco mobile tende a colonizzare solo le patch limitrofe a quella di origine, concentrandovi un numero molto elevato di esploratori, e allontana raramente i propri esploratori dall'oasi favorevole già colonizzata. Al contrario, una specie ad alta mobilità si espande su tutto l'ambiente a partire da ogni patch occupata, mandando costantemente individui anche verso patch sfavorevoli a ogni ciclo esplorativo, fino a estinguersi completamente. Questo meccanismo trova ulteriore riscontro nell'analisi dei Cluster (Figura 4.4). Le specie con più bassa mobilità hanno un numero assoluto di isole (N_c) molto elevato; in generale si osserva una decrescita all'aumentare di ξ_α . La dimensione media di tali cluster risulta però relativamente bassa ($\langle S_c \rangle$); per questo indice si osserva l'andamento opposto al precedente. La natura a cortissimo raggio di esplorazione delle specie meno mobili (che risultano anche le più popolose) giustifica i dati riscontrati: disperdendo pochissimi esploratori verso l'esterno, queste popolazioni non necessitano di molte patch connesse per mantenere un cluster. Coerentemente con questo, l'area richiesta per la sopravvivenza di un cluster cresce con la mobilità della specie. Questo fa sì che le specie a bassa mobilità riescano a vincere la competizione con più facilità, raggruppandosi in un numero maggiore di

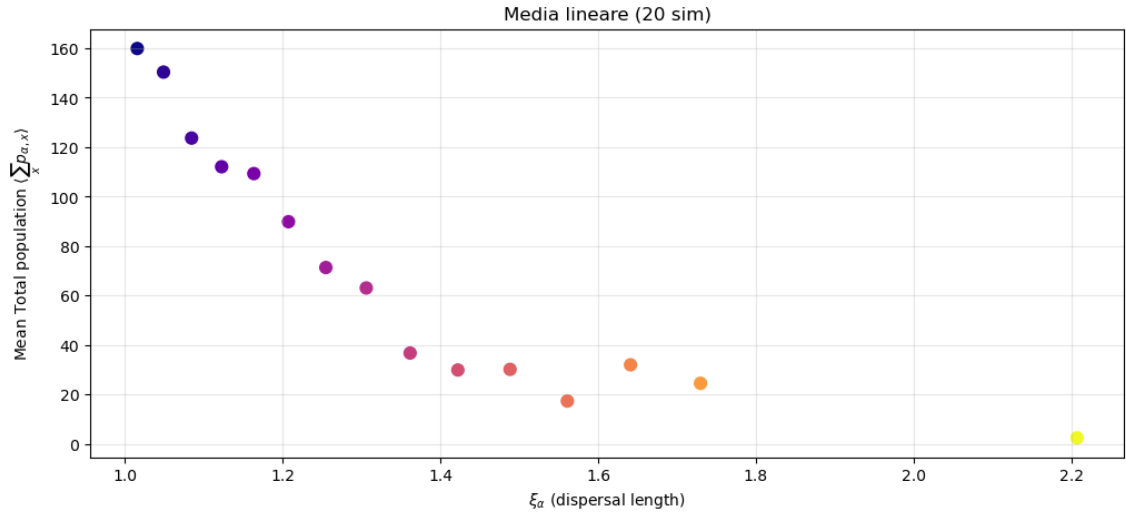


Figure 4.2: Densità totale per specie in funzione della mobilità, è rappresentata una media delle densità di 20 simulazioni indipendenti di un ambiente eterogeneo e periodico, dove queste ultime sono ottenute per ogni specie considerando solo le simulazioni in cui la specie è sopravvissuta

cluster e raggiungendo così una popolazione media più elevata.

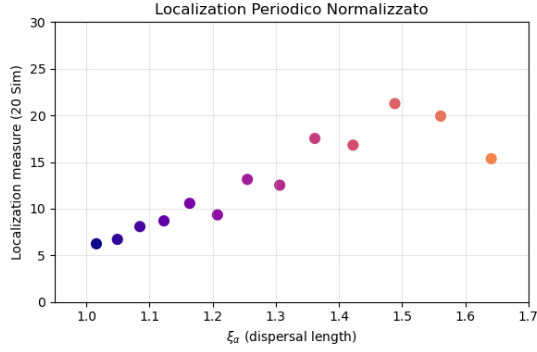
Considerando infine i bordi come barriere fisiche insormontabili, imponendo il medesimo paesaggio di mortalità e le stesse condizioni iniziali, si evince (Figura 4.5) che le specie sopravvissute e le densità totali rimangono comparabili al caso periodico. Le differenze tra le densità si notano esclusivamente nelle regioni di bordo e negli angoli, replicando l'effetto di attrattore topologico analizzato nella Sezione 3.2.

In conclusione, la transizione dal limite omogeneo (Capitolo 3) all'ambiente eterogeneo rivela che un incremento della varianza delle mortalità sfavorisce la dinamica di esplorazione delle specie a mobilità più alta. Come mostrato in Figura 4.5, all'aumentare di questa eterogeneità ambientale sopravvivono sempre meno specie con ξ_α elevato. In assenza di un vantaggio intrinseco sui tassi di mortalità, la competizione spaziale è sistematicamente vinta dalle popolazioni stanziali. La sopravvivenza risulta totalmente dominata dal parametro ξ_α , dimostrando come l'esplorazione estrema agisca esclusivamente come un fattore limitante.

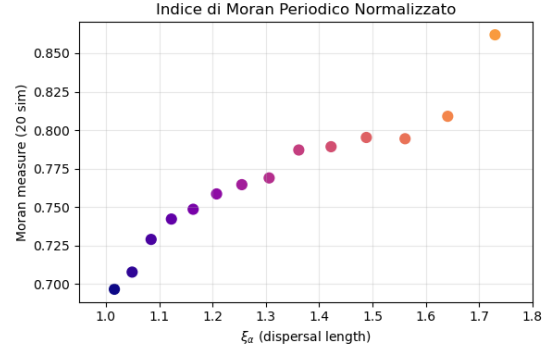
4.3 Trade-off tra mobilità e mortalità

Come osservato nella sezione precedente, in un ecosistema in cui i tassi di mortalità seguono la medesima distribuzione per tutte le specie, la competizione spaziale favorisce esclusivamente le popolazioni stanziali. Le specie dotate di un'elevata mobilità ξ_α , infatti, subiscono un drastico effetto di diluizione: non riuscendo a trattenere i propri individui all'interno delle oasi di sopravvivenza, poiché disperdono continuamente in tutte le patch, anche in quelle ostili, andando incontro all'estinzione.

Affinché si realizzi una condizione di coesistenza, è necessario compensare questo



(a) Localizzazione 2.4.1 in funzione della mobilità



(b) Indice di Moran 2.4.2 in funzione della mobilità

Figure 4.3: Questi grafici presentano una media degli indici, su 20 simulazioni di un ambiente eterogeneo e periodico diverse in cui le medie per ciascuna specie sono ottenute, considerando solo le simulazioni in cui la specie è sopravvissuta. Abbiamo rimosso per chiarezza espositiva le fluttuazioni stocastiche dipendenti da una sola simulazione.

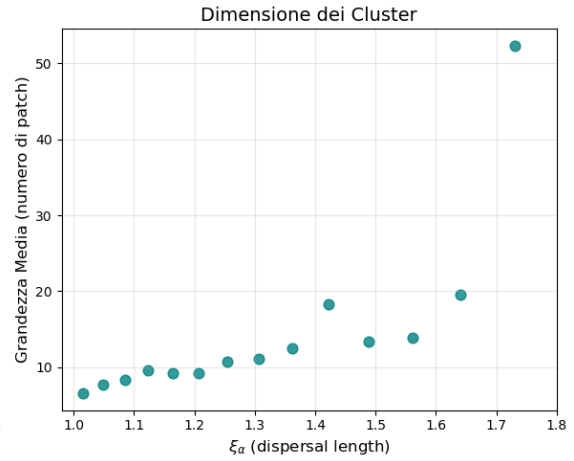
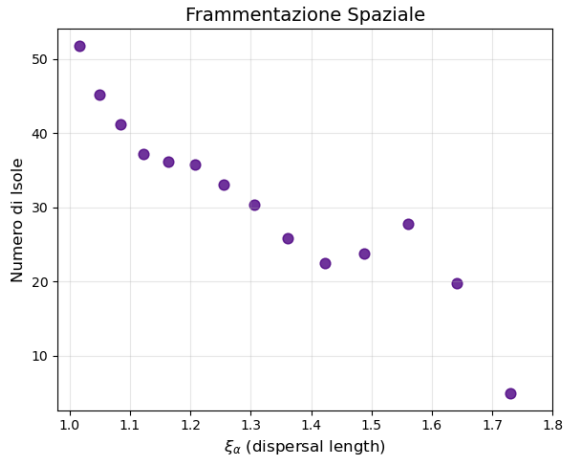


Figure 4.4: Questi grafici presentano gli indici di analisi dei Cluster, sono una media di 20 simulazioni indipendenti, di un ambiente eterogeneo e periodico, la media è calcolata per ciascuna specie, solo per le simulazioni in cui quella specie è sopravvissuta. Per le specie a mobilità più elevata, sopravvissute in poche delle 20 simulazioni, il valore medio è quindi più soggetto a fluttuazioni statistiche. (Sinistra) è raffigurato il numero totale di Cluster (N_c) in funzione della mobilità. (Destra) è raffigurata la grandezza media di questi cluster ($\langle S_c \rangle$), espressa in numero di patch, in funzione della mobilità.

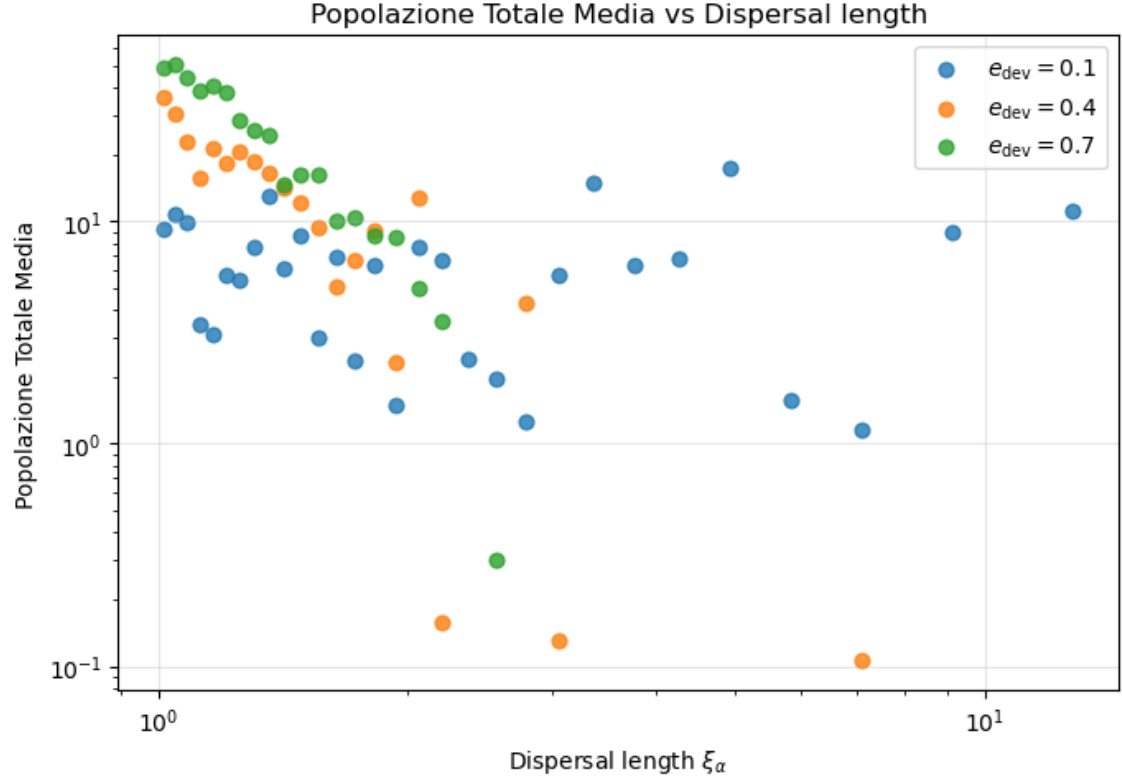


Figure 4.5: Densità totale media per specie al variare dell'eterogeneità ambientale e_{dev} . I dati rappresentano la media su 50 simulazioni indipendenti, calcolata esclusivamente per le specie sopravvissute in ogni singola simulazione. Le dinamiche sono state simulate su un reticolo 32×32 con condizioni al contorno periodiche e una comunità di $S = 30$ specie. I paesaggi di mortalità sono generati estraendo i tassi locali da distribuzioni centrate in $e_{mean} = 0.9$ con ampiezza governata dal parametro e_{dev}

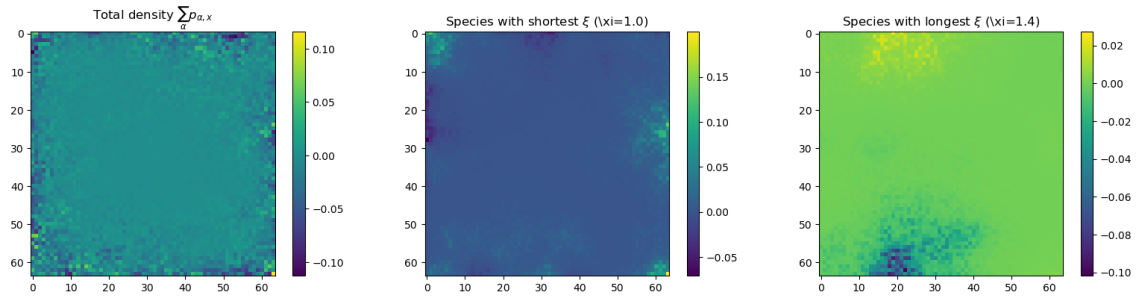


Figure 4.6: Mappe di colore delle differenze di popolazione di una singola simulazione tra un ambiente eterogeneo con bordi periodici e non periodico. (Sinistra) Densità sommata per tutte le specie. (Centro) Densità solamente della specie a minor mobilità ($\xi_\alpha = 1$). (Destra) Densità solamente della specie a mobilità maggiore sopravvissuta in quella specifica simulazione ($\xi_\alpha = 1.4$).

meccanismo. Se le specie altamente mobili usufruissero di un paesaggio caratterizzato da fluttuazioni più estreme, avrebbero accesso a rare "super-oasi" (patch con tassi di decadimento $e_{\alpha,i}$ quasi nulli). In un simile scenario, queste patch risulterebbero inaccessibili alle specie stanziali, garantendo alle specie esploratrici una rete di micro-rifugi da cui colonizzare l'intero ambiente.

Questa intuizione ecologica trova un perfetto riscontro matematico in quanto dimostrato nel Capitolo 4.1 per il limite di campo medio e per il caso in cui abbiamo imposto K_α uguale per ogni α : le specie intrinsecamente svantaggiate possono eludere l'esclusione competitiva solamente in presenza di una varianza ambientale sufficientemente elevata.

Per modellizzare tale meccanismo, introduciamo un trade-off esplicito tra la mobilità ξ_α e la distribuzione di probabilità da cui vengono campionati i tassi di mortalità locali. Nello specifico, i valori di mortalità sono estratti da una distribuzione centrata in un valore medio e_{mean} e delimitata da una deviazione massima $\pm e_{\text{dev}}$. Assumendo che il parametro e_{dev} cresca all'aumentare della mobilità, si garantisce alle specie esploratrici il disordine spaziale critico necessario per la loro sopravvivenza. Viene pertanto imposta una relazione di trade-off governata da un profilo di interpolazione a legge di potenza della forma:

$$e_{\text{dev},\alpha}(\xi_\alpha) = e_{\text{dev}}^{\min} + (e_{\text{dev}}^{\max} - e_{\text{dev}}^{\min}) \left(\frac{\xi_\alpha - \xi_{\min}}{\xi_{\max} - \xi_{\min}} \right)^\beta \quad (4.15)$$

Dove $\xi_{\max}$ è il valore di mobilità più alto tra tutte le specie e $\xi_{\min}$ invece è il più basso.

Il parametro β controlla la concavità della relazione. Per $\beta = 0$ il trade-off è nullo e tutte le specie hanno $e_{\text{dev}} = e_{\text{dev}}^{\max}$, come nel caso del capitolo 4.2. Per $\beta = 1$ l'equazione è lineare. Aumentando ulteriormente $\beta > 1$ la maggior parte delle specie avrà un $e_{\text{dev},\alpha}$ prossimo al minimo, mentre solo un ristretto numero di specie a mobilità ξ_α elevata avrà fluttuazioni di mortalità prossime a $e_{\text{dev}}^{\max}$.

Eseguendo una simulazione per diversi parametri di β , otteniamo quanto ci aspettavamo, figura 4.7; Ovvero che per valori intermedi di β sopravvivono sia specie stanziali che mobili, invece aumentando il suo valore saranno favorite le specie con elevata mobilità, poiché ora le specie più mobili hanno accesso alle "super-oasi" in cui sopravvivono e anche perché non esistono più per le specie stanziali delle patch favorevoli poiché per loro tutto l'ambiente è pressoché omogeneo. Per quanto riguarda le caratteristiche topologiche della sopravvivenza di queste specie a mobilità elevata, possiamo considerare la Figura 4.8. In questo caso, la specie a mobilità più alta è l'unica sopravvissuta, e si osserva immediatamente (nel terzo grafico) che la sopravvivenza non è più governata dalla formazione di isole molto popolate circondate da vaste regioni disabitate. Ciò accade perché ora la sopravvivenza non dipende più dal vantaggio di condensarsi attorno a oasi favorevoli, ma dall'esistenza o meno di patch con mortalità molto bassa, disperse casualmente per l'ambiente. Questo effetto si può osservare anche grazie all'indice di Moran, che per l'unica specie sopravvissuta segna un valore di circa 0.008, indicando una completa assenza di correlazione tra la densità di una patch e quella delle patch limitrofe.

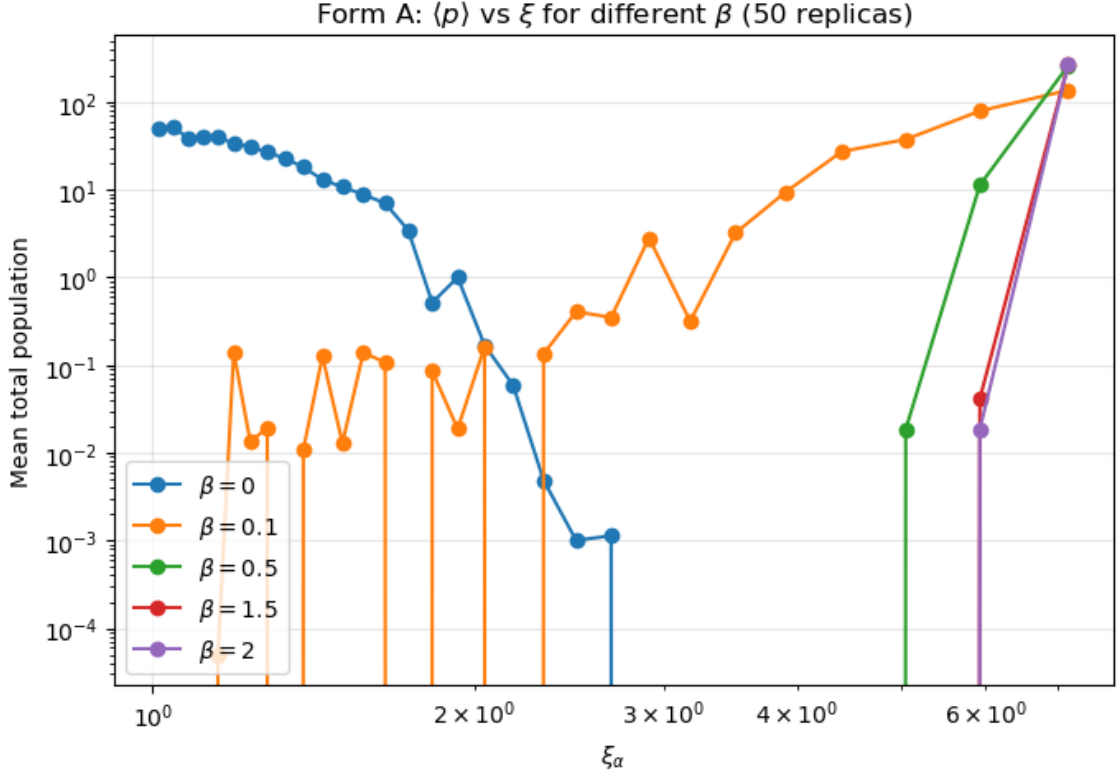


Figure 4.7: Densità totale per ciascuna specie al variare del parametro di trade-off β . I dati mostrati rappresentano la media di insieme calcolata su 50 realizzazioni indipendenti del paesaggio di mortalità e delle condizioni iniziali. Le simulazioni sono state eseguite su un reticolo 32×32 per una comunità di $S = 30$ specie, le cui lunghezze di dispersione ξ_α sono state ricampionate in modo indipendente. I parametri dell'eterogeneità ambientale sono fissati a $E_{mean} = 0.9$, $E_{dev}^{min} = 0.1$ ed $E_{dev}^{max} = 0.7$

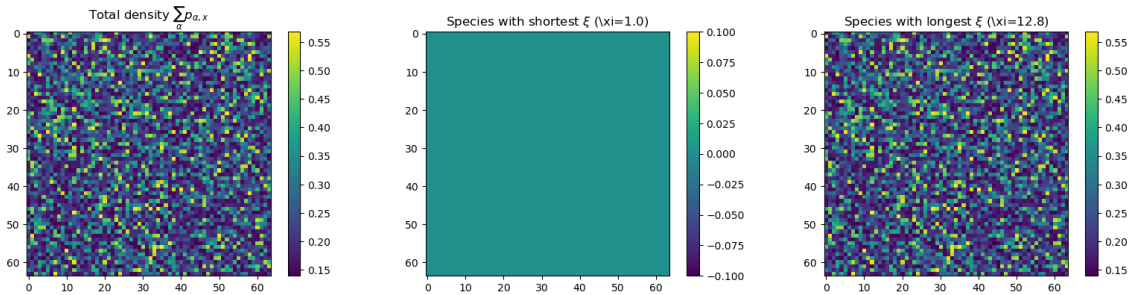


Figure 4.8: Mappa di colore della densità per patch, rappresenta una sola simulazione in cui siamo tornati alla griglia di 64×64 e alle mobilità iniziali, in cui però abbiamo calcolato le mortalità sfruttando il trade-off con ($\beta = 1.75$). (Sinistra) Densità totale per patch, (Centro) densità della specie meno mobile, che è estinta, (Destra) densità per la specie con mobilità maggiore, che è l'unica sopravvissuta in questo caso.

Chapter 5

Conclusioni

In questa tesi abbiamo studiato come diverse strategie esplorative influenzino la sopravvivenza di una specie in competizione con altre per le stesse risorse.

L'analisi del limite omogeneo (Capitolo 3) ha rivelato che, in assenza di variabilità spaziale, è garantita una fragile coesistenza, in cui nessuna tecnica esplorativa è favorita. Tuttavia, l'introduzione di un'eterogeneità ambientale (Capitolo 4) rompe questa simmetria. I risultati delle simulazioni dimostrano che, in un ambiente con mortalità che varia per specie e patch, le popolazioni stanziali sono favorite rispetto a quelle ad ampio raggio di esplorazione, grazie alla loro capacità di condensare la propria popolazione all'interno di oasi favorevoli ed eludendo così la fatale dispersione su patch ostili.

Per bilanciare questo svantaggio, si è introdotto un trade-off tra mobilità e fluttuazioni dei tassi di mortalità. Si è dimostrato come l'accesso esclusivo a patch estremamente favorevoli alle specie ad alta mobilità, non solo permetta di ripristinare la coesistenza tra strategie esplorative diverse, ma consenta persino di ribaltare le gerarchie competitive. Nel complesso, il modello conferma come la topologia dell'ambiente e le dinamiche di dispersione siano vincoli fondamentali nel determinare il destino di una metacomunità.

Sviluppi futuri di questo lavoro potrebbero focalizzarsi sulla derivazione di una relazione tra l'ampiezza della varianza della mortalità, quando è la stessa per tutte le specie, e il numero totale delle specie sopravvissute. Ulteriori estensioni prevedono la generalizzazione dei kernel di dispersione e l'implementazione del modello su topologie spaziali complesse.

Bibliography

- [1] Ilkka Hanski and Otso Ovaskainen. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404(6779):755–758, 2000.
- [2] Mathew A. Leibold, Marcel Holyoak, Nicolas Mouquet, Priyanga Amarasekare, Jonathan M. Chase, Martha F. Hoopes, Robert D. Holt, Jonathan B. Shurin, Richard Law, David Tilman, Michel Loreau, and Andrew Gonzalez. The meta-community concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7):601–613, 2004.
- [3] Sandro Azaele, Samir Suweis, Jacopo Grilli, Igor Volkov, Jayanth R. Banavar, and Amos Maritan. Statistical mechanics of ecological systems: Neutral theory and beyond. *Reviews of Modern Physics*, 88(3):035003, 2016.
- [4] Davide Bernardi, Alice Doimo, Giorgio Nicoletti, Prajwal Padmanabha, Andrea Rinaldo, Samir Suweis, Sandro Azaele, and Amos Maritan. Habitat heterogeneity and dispersal network structure as drivers of metacommunity dynamics. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2026(8):084003, aug 2026.
- [5] Prajwal Padmanabha, Giorgio Nicoletti, Davide Bernardi, Samir Suweis, Sandro Azaele, Andrea Rinaldo, and Amos Maritan. Landscape and environmental heterogeneity support coexistence in competitive metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(43), 2024.