

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

---

Scuola di Scienze  
Dipartimento di Fisica e Astronomia  
Corso di Laurea in Fisica

# Master Equation per modelli di Lotka-Volterra

Relatore:  
Chiar.mo Prof.  
Armando Bazzani

Presentata da:  
Riccardo Scheda

Anno Accademico 2017-2018



# Indice

<b>Introduzione</b>	<b>6</b>
<b>1 Equazioni di Lotka-Volterra</b>	<b>8</b>
1.1 Il modello . . . . .	8
1.2 Analisi della stabilità . . . . .	10
1.3 Traiettorie . . . . .	11
<b>2 Generalizzazione delle equazioni di Lotka-Volterra</b>	<b>13</b>
2.1 Il modello . . . . .	13
2.2 Resilienza . . . . .	16
<b>3 Processi stocastici</b>	<b>17</b>
3.1 Variabili stocastiche . . . . .	17
3.2 Processi di Markov . . . . .	18
3.3 Catene di Markov . . . . .	19
3.4 Derivazione della Master Equation . . . . .	19
3.5 Processi a singoli step . . . . .	21
<b>4 Fitness landscape</b>	<b>23</b>
4.1 Modello di sistema ecologico . . . . .	23
<b>5 Master Equation</b>	<b>26</b>
5.1 Studio analitico . . . . .	26
5.2 Dinamica media . . . . .	28
5.2.1 Popolazioni non interagenti . . . . .	28

---

5.2.2	Caso generale: popolazioni interagenti . . . . .	30
5.3	Soluzione attorno all'equilibrio . . . . .	34
<b>6</b>	<b>Studio numerico</b>	<b>36</b>
6.1	Risultati numerici . . . . .	36
6.2	Specie competitive . . . . .	39
	<b>Bibliografia</b>	<b>43</b>

# Elenco delle figure

1.1	Grafico nel tempo delle abbondanze relative di prede e predatori. . . . .	9
1.2	Spazio delle fasi del modello Lotka-Volterra. . . . .	11
2.1	Esempio di network ecologico composto da 3 specie. Il segno dei coefficienti del jacobiano determina la natura delle interazioni interspecifiche. Vediamo che se due specie non interagiscono tra di loro, allora il coefficiente del jacobiano è nullo. . . . .	15
3.1	Rappresentazione di un processo a step singoli con le varie probabilità di transizione. . . . .	21
4.1	Rappresentazione di un potenziale di fitness. A destra gli aloni in rosso rappresentano le zone attrattive di minimo locale dei potenziali, che possono essere associati ad una comunità. La traiettoria rappresenta la dinamica stocastica di un individuo che scappa dalla comunità 1 per contribuire alla comunità 2. . . . .	25
5.1	Esempio di distribuzione di Poisson (5.15) per comunità non interagenti con abbondanze di equilibrio $n_1^* = 40$ (a sinistra) e $n_2^* = 60$ (a destra). . .	30
5.2	Network associato alla Master Equation. . . . .	31
5.3	Esempio di distribuzione multinomiale negativa per la distribuzione di abbondanze relative per due popolazioni, ottenuta tramite la soluzione analitica (5.29). Parametri: $N = 50$ , $n_1^* = 10$ , $n_2^* = 25$ . . . . .	33
5.4	Distribuzioni marginali per la distribuzione mostrata in figura 5.3. Abbiamo due distribuzioni binomiali negative per le abbondanze. . . . .	34

---

6.1	Rilassamento verso l'equilibrio in norma $L^2$ della distribuzione integrata con il codice. . . . .	37
6.2	Distribuzione di probabilità calcolata tramite l'equazione (5.20). . . . .	37
6.3	Errore associato alla distribuzione calcolata con la simulazione. . . . .	38
6.4	Distribuzioni marginali della distribuzione multinomiale mostrata in figura 6.2. Si nota che queste distribuzioni sono binomiali negative. . . . .	38
6.5	Distribuzione di probabilità calcolata tramite l'equazione (5.37). . . . .	39
6.6	Distribuzione di probabilità per due specie in competizione. . . . .	39

# Introduzione

Le distribuzioni di Abbondanze Relative di Specie (RSA) sono molto interessanti per la comunità scientifica in quanto danno informazioni globali sulle proprietà dei sistemi ecologici. Un possibile modello per un sistema ecologico si basa sulle equazioni deterministiche di Lotka-Volterra, che descrivono le interazioni tra un numero fissato di specie. Tali modelli sono fenomenologici di campo medio e non sono in grado di dare informazioni sulla numerosità delle specie.

Stephen Hubbel propose una teoria *neutrale* per spiegare la diversità e le abbondanze relative delle specie nelle comunità ecologiche [7]. Secondo questa teoria, la biodiversità si genera randomicamente e la distribuzione dell'abbondanza delle specie in una situazione stazionaria è il risultato di un processo stocastico che assume le specie stesse indipendenti tra loro. Recentemente un semplice modello stocastico è stato sviluppato in accordo con l'ipotesi neutrale [8], e mostra come la distribuzione RSA può essere spiegata attraverso la soluzione stazionaria di una *Master Equation* associata ad un processo birth-death. Tale soluzione corrisponde ad una distribuzione binomiale negativa, che è stata applicata con successo nel caso di distribuzioni RSA di barriere coralline. Questi risultati sono in accordo con l'assunzione che le interazioni interspecifiche siano deboli nello stato stazionario, perciò è difficile comprendere se le specie effettivamente interagiscano o meno tra di loro. In questo lavoro viene proposto di unire questi modelli attraverso il concetto di *fitness landscape* proposto per la prima volta da Sewall Wright nel 1932, per descrivere la dinamica di sistemi biologici complessi.

Nel primo capitolo viene introdotto il modello classico preda-predatore di Lotka-Volterra. Nel secondo capitolo viene esposta una generalizzazione delle equazioni di Lotka-Volterra, per poi passare ad un'analisi della stabilità di tali sistemi [1][2]. Nel

---

terzo capitolo viene fatta un'introduzione sui processi stocastici e alla costruzione di una *Master Equation* [3]. Nel quarto capitolo viene introdotto il concetto di *fitness landscape* di Sewall Wright [4]. Nel quinto capitolo viene costruita una Master Equation per un modello di Lotka-Volterra generalizzato e viene studiata la soluzione analitica. Nel sesto capitolo, infine, sono presentati i risultati della simulazione numerica di tale processo.

# Capitolo 1

## Equazioni di Lotka-Volterra

In questo capitolo viene fatta una piccola introduzione al modello classico preda-predatore di Lotka-Volterra.

### 1.1 Il modello

Il primo e il più semplice modello di Lotka-Volterra considera due sole specie. Abbiamo i predatori, che si nutrono della seconda specie, le prede, che si nutrono con qualche risorsa che imponiamo sia sempre disponibile. In tale modello sono presenti due variabili: il numero di prede e il numero di predatori. Indichiamo con  $x(t)$  il numero delle prede presenti al tempo  $t$  e con  $y(t)$  il numero di predatori. Supponendo che le risorse per le prede siano illimitate, in assenza di predatori si avrà quindi un modello esponenziale per le prede:

$$\dot{x} = \alpha x(t) \tag{1.1}$$

Con la presenza di predatori, si avrà una diminuzione dell'abbondanza delle prede proporzionale al numero di predatori ma anche di prede, quindi l'equazione diventa:

$$\dot{x} = \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) \tag{1.2}$$

Per i predatori si suppone che ci sia un aumento di abbondanza proporzionale alla disponibilità di cibo, quindi di prede, e al numero di predatori. Inoltre i predatori

moriranno di morte naturale in quantità proporzionale alla loro abbondanza. Avremo quindi:

$$\dot{y} = \gamma x(t)y(t) - \delta x(t) \quad (1.3)$$

Insieme alle condizioni iniziali  $x(0) = x_0, y(0) = y_0$  otteniamo il sistema di Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) \\ \dot{y} = \gamma x(t)y(t) - \delta y(t) \\ x(0) = x_0, y(0) = y_0 \end{cases}$$

Notiamo che:

1. I coefficienti  $\alpha, \beta, \gamma, \delta$  sono tutti costanti e positivi;
2. Le prede crescono esponenzialmente in assenza di predatori:

$$x(t) = x_0 e^{\alpha t} \quad (1.4)$$

3.  $\alpha$  è la differenza tra il tasso di nascita e il tasso di morte naturale delle prede;
4.  $\delta$  è il tasso di morte naturale dei predatori.

Integrando nel tempo tale sistema otteniamo le abbondanze relative di prede e predatori mostrate nel grafico in figura 1.1.

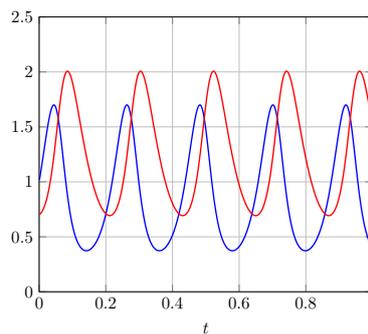


Figura 1.1: Grafico nel tempo delle abbondanze relative di prede e predatori.

## 1.2 Analisi della stabilità

Possiamo ottenere uno stato di equilibrio quando:

$$\dot{y}(t) = \dot{x}(t) = 0 \quad (1.5)$$

Otteniamo quindi due possibili punti di equilibrio:  $z_1 = (0, 0)$  e  $z_2 = (\frac{\delta}{\gamma}, \frac{\alpha}{\beta})$ . Analizziamo il primo punto: prendiamo il Jacobiano

$$J(x, y) = \begin{bmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \gamma y & \gamma x - \delta \end{bmatrix}$$

in  $(0, 0)$  avremo:

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\delta \end{bmatrix}$$

Perciò gli autovalori di tale matrice risultano  $\lambda_1 = \alpha$  e  $\lambda_2 = -\delta$ . Dato che  $\alpha$  e  $\delta$  sono positivi avremo che i due autovalori sono sempre discordi. Dunque il punto  $z_1 = (0, 0)$  risulta essere punto di sella, perciò di equilibrio instabile. Consideriamo il secondo punto, il jacobiano in questo caso risulta:

$$J\left(\frac{\delta}{\gamma}, \frac{\alpha}{\beta}\right) = \begin{bmatrix} 0 & -\frac{\beta\delta}{\gamma} \\ \frac{\alpha\gamma}{\beta} & 0 \end{bmatrix}$$

Vediamo che la traccia di  $J$  è nulla, infatti troviamo che gli autovalori di tale matrice risultano  $\lambda_1 = i\sqrt{\alpha\delta}$  e  $\lambda_2 = -i\sqrt{\alpha\delta}$ .

Dato che entrambi risultano essere immaginari puri, avremo  $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) = 0$  quindi il punto  $z_2 = (\frac{\delta}{\gamma}, \frac{\alpha}{\beta})$  risulta essere un centro, ed è un punto che è sempre marginalmente stabile e non attrattivo. Ciò significa che le abbondanze relative delle prede e dei predatori sono cicliche, cioè oscillano attorno a tale punto di equilibrio.

## 1.3 Traiettorie

Consideriamo nuovamente il sistema:

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) \\ \dot{y} = \gamma x(t)y(t) - \delta y(t) \end{cases}$$

Una soluzione di tale sistema è dato da:

$$\mathbf{r}(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} \quad (1.9)$$

Essa avrà vettore tangente dato da:

$$\dot{\mathbf{r}}(t) = \begin{pmatrix} x(t)[\alpha - \beta y(t)] \\ y(t)[\gamma x(t) - \delta] \end{pmatrix} \quad (1.10)$$

Quindi se rappresentiamo nel piano cartesiano il campo vettoriale, le curve  $\mathbf{r}(t)$  soluzioni dell'equazione differenziale dovranno essere in ogni punto tangente al campo vettoriale. Le traiettorie delle soluzioni del sistema di Lotka-Volterra possono essere viste come curve di livello di una particolare funzione di due variabili. Infatti dal sistema si ottiene:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{dy}{dt} \frac{dt}{dx} = \frac{y(\gamma x - \delta)}{x(\alpha - \beta y)} \quad (1.11)$$

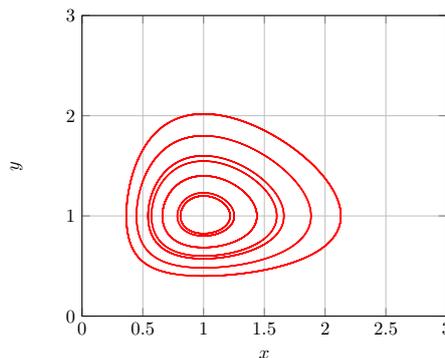


Figura 1.2: Spazio delle fasi del modello Lotka-Volterra.

Otteniamo quindi:

$$\left(\frac{\alpha}{y} - \beta\right) dy = -\left(\frac{\delta}{x} - \gamma\right) dx \quad (1.12)$$

Che integrando si ha:

$$\int_{y_0}^y \left( \frac{\alpha}{y} - \beta \right) dy = - \int_{x_0}^x \left( \frac{\delta}{x} - \gamma \right) dx \quad (1.13)$$

Ponendo ora

$$H(x, y) = \alpha \log y - \beta y + \delta \log x - \gamma x \quad (1.14)$$

$$H(x, y) = H(x_0, y_0) \quad (1.15)$$

Tale equazione definisce implicitamente le traiettorie nel piano  $xy$  della soluzione del sistema.

## Capitolo 2

# Generalizzazione delle equazioni di Lotka-Volterra

In generale non è detto che un network composto da più specie abbia un centro come punto di equilibrio, come accade per il modello preda-predatore. Spesso infatti nei network complessi di batteri o altre specie è presente una situazione di equilibrio stabile, in cui il sistema raggiunge una situazione stazionaria nel punto di equilibrio. In questo Capitolo viene fatta una generalizzazione del modello di Lotka-Volterra.

### 2.1 Il modello

Consideriamo in generale una comunità composta da  $N$  specie. Assumiamo che  $n_i(t)$  sia la abbondanza della specie  $i$ -esima all'istante  $t$  e assumiamo che  $n_i^*$  sia il suo valore di equilibrio. Supponiamo che il *rate* di crescita della specie  $i$ -esima dipenda dalle interazioni con le altre specie. Possiamo quindi descrivere il sistema attraverso un insieme di equazioni differenziali ordinarie [1][2]:

$$\dot{n}_i(t) = n_i f_i(\mathbf{n}(t)), \quad i = 1, \dots, N \quad (2.1)$$

dove le  $f_i(\mathbf{n}(t))$  sono funzioni che determinano l'evoluzione del network, mentre  $\mathbf{n}(t) = (n_1(t), \dots, n_N(t)) \in \mathbb{R}^N$  è un vettore  $N$ -dimensionale. Notiamo che l'equazione (2.1) in questa forma ha uno stato stazionario triviale in cui tutte le specie sono assenti. Inoltre vi sono più stati stazionari non triviali con differenti collezioni di specie.

Assumiamo che i campioni degli stati stazionari contenuti in un insieme  $\chi$  corrispondano agli stati non triviali  $\mathbf{n}^*$  dell'equazione (2.1) che soddisfano

$$n_i^* f_i(n_1^*, \dots, n_N^*) = 0, \quad i = 1, \dots, N. \quad (2.2)$$

Perciò in uno stato di equilibrio avremo che ogni specie è in equilibrio con ogni altra specie e la propria abbondanza varrà:

$$n_i = n_i^* \quad \forall i. \quad (2.3)$$

Vicino all'equilibrio, l'abbondanza della specie sarà data da:

$$n_i(t) = n_i^* + x_i(t) \quad (2.4)$$

dove  $x_i(t)$  è una perturbazione dal valore di equilibrio al tempo  $t$ .

La dinamica delle perturbazioni, quando è linearizzata attorno all'equilibrio sarà quindi nella forma:

$$\dot{\mathbf{x}} = D J \mathbf{x} \quad (2.5)$$

dove  $\mathbf{x}$  è il vettore che contiene i disturbi  $x_i(t)$ ,  $D$  è la matrice diagonale  $D = \text{diag}(n_i^*)$ , mentre  $J$  è la matrice di interazione definita come:

$$J = (-I + B) \quad (2.6)$$

dove  $I$  è l'identità e  $B$  è una matrice di interazioni interspecifiche. Attorno all'equilibrio  $J$  risulta essere il Jacobiano  $J(\mathbf{n}(t)) \in \mathbb{R}^{N \times N}$  con elementi di matrice dati da:

$$J_{ij}(\mathbf{n}(t)) = \frac{\partial f_i(\mathbf{n}(t))}{\partial n_j} \quad (2.7)$$

Gli elementi  $J_{ij}$  di  $J$  rappresentano gli effetti che ha la specie  $j$ -esima rispetto alla  $i$ -esima vicino all'equilibrio. Ipotizziamo infatti che le interazioni intra-specifiche siano negative, poichè ciò è spesso richiesto per la stabilità del sistema [2]. Un effetto mutualistico implica che  $J_{ij} > 0$ , mentre un effetto negativo implica  $J_{ij} < 0$ . Se  $J_{ij} = 0$  allora la specie  $i$ -esima non interagisce in nessun modo con la specie  $j$ -esima. Ora, dalla (2.2) notiamo che le interazioni interspecifiche sono ugualmente negative e positive, quindi all'equilibrio ci aspettiamo un valore medio pari a zero:  $E(J_{ij}) = 0$ . Siamo interessati

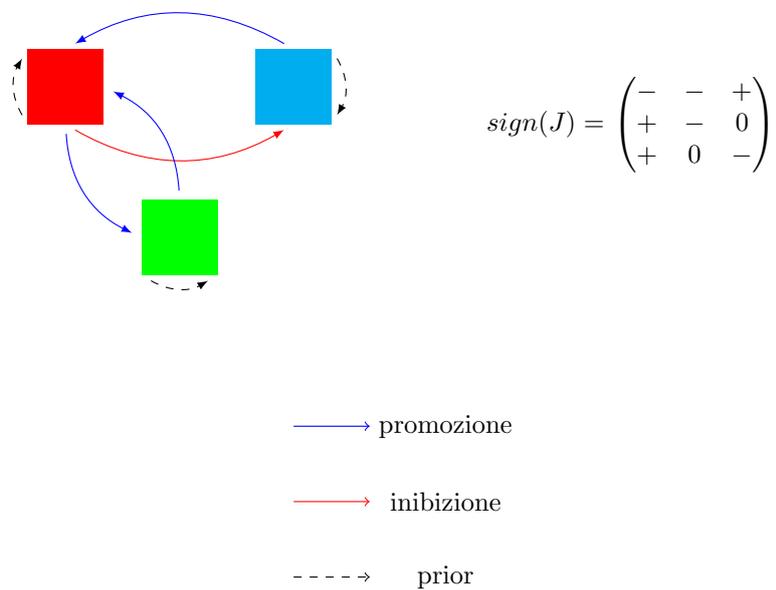


Figura 2.1: Esempio di network ecologico composto da 3 specie. Il segno dei coefficienti del jacobiano determina la natura delle interazioni interspecifiche. Vediamo che se due specie non interagiscono tra di loro, allora il coefficiente del jacobiano è nullo.

ora a determinare le condizioni per raggiungere la stabilità locale di questo modello, che garantisce che il sistema tornerà all'equilibrio dopo una piccola perturbazione.

Notiamo che  $J_{ij}$  può dipendere dall'abbondanza delle altre specie oltre alle  $i$  e  $j$ . Queste interazioni sono dette *interazioni di ordine maggiore*. In questo lavoro ci interessiamo delle interazioni di primo ordine. In figura 2.1 è mostrato un esempio di network ecologico composto da tre specie diverse.

## 2.2 Resilienza

La *resilienza* è l'abilità di un sistema di modificare la propria attività per mantenere le funzionalità quando insorgono delle perturbazioni [5][6]. Sappiamo che se tutti gli autovalori  $\lambda_i$  della matrice  $J$  hanno parte reale negativa  $Re(\lambda_i) < 0$  allora il sistema è localmente stabile. Quindi possiamo dire che la stabilità locale dipende dall'autovalore critico della matrice  $J$  che ha la maggiore parte reale:

$$\Lambda = \max_i Re(\lambda_i) \quad (2.8)$$

Il sistema è localmente stabile se  $\Lambda < 0$ , cioè se perturbato, il sistema rilassa sempre verso l'equilibrio  $\mathbf{n}^*$ .

Se consideriamo una situazione vicino a quella di equilibrio, in cui abbiamo piccole interazioni interspecifiche, allora tutti gli autovalori saranno vicini al valore di equilibrio:

$$\lambda_i \simeq -n_i^* \quad (2.9)$$

Dall'equazione (2.8) notiamo quindi che l'autovalore critico  $\Lambda$  sarà dato da:

$$\Lambda \simeq -n_{min}^* \quad (2.10)$$

Tale autovalore indica l'intensità della resilienza del sistema. Infatti, se  $\Lambda$  è negativo una piccola perturbazione non riesce a cambiare la stabilità del sistema, ovvero portare  $\Lambda$  a 0. Per i sistemi non lineari questo si traduce nell'avere  $x$  sufficientemente piccolo.

Inoltre notiamo dalla (2.10) che, maggiore è l'abbondanza della specie più rara ( $n_{min}^*$ ), maggiore sarà la resilienza del sistema. Da questa analisi risulta che la resilienza di qualunque sistema, oltre alla complessità del network, è dipendente dalla abbondanza di equilibrio della specie più rara, e non è strettamente determinata dalle proprietà del network (come la topologia o la connettività).

# Capitolo 3

## Processi stocastici

In questo capitolo viene fatta una piccola introduzione ai processi stocastici, che ci servirà in seguito per studiare con un approccio stocastico i modelli di Lotka-Volterra generalizzati.

### 3.1 Variabili stocastiche

Consideriamo un insieme  $\Omega$  come collezione di possibili campioni di un certo fenomeno random. Definiamo una *variabile aleatoria*  $X$  come funzione da uno spazio campionario  $\Omega$  a valori reali:

$$X : \Omega \rightarrow \mathbb{R} \tag{3.1}$$

cioè una variabile aleatoria associa un numero reale ad ogni possibile elemento di uno spazio campionario.

Una volta definita una variabile stocastica  $X$ , sono automaticamente definite un'infinità di altre variabili stocastiche, cioè tutte le quantità  $Y$  definite come funzioni di  $X$  da una certa mappa  $f$  a valori reali:

$$Y_X(t) = f(X, t) \tag{3.2}$$

Tale quantità  $Y(t)$  è detta *processo stocastico*. Quindi in altre parole un processo stocastico è una funzione di due variabili, una variabile stocastica  $X$  e il tempo  $t$ . Inserendo per  $X$  uno dei suoi possibili valori  $x$  ad un certo tempo  $t$ , otteniamo una *realizzazione*

del processo stocastico:

$$Y_x(t) = f(x, t). \quad (3.3)$$

## 3.2 Processi di Markov

Definiamo come *probabilità condizionata* la densità di probabilità per  $Y$  di avere il valore  $y_2$  al tempo  $t_2$  dato il valore  $y_1$  al tempo  $t_1$ :

$$P_{1|1}(y_2, t_2 | y_1, t_1) \quad (3.4)$$

Un *processo di Markov* è un processo stocastico per cui per un insieme di  $n$  tempi successivi ( $t_1 < t_2 < \dots < t_n$ ) si ha

$$P_{1|n-1}(y_n, t_n | y_1, t_1; \dots, y_{n-1}, t_{n-1}) = P_{1|1}(y_n, t_n | y_{n-1}, t_{n-1}). \quad (3.5)$$

Cioè la probabilità condizionata al tempo  $t_n$ , dato il valore  $y_{n-1}$  al tempo  $t_{n-1}$  è unicamente determinata e non dipende dalla conoscenza dei valori di  $y$  nei tempi precedenti. Chiameremo  $P_{1|1}$  *probabilità di transizione*. Ciò significa che un processo di Markov è completamente determinato da due funzioni  $P_1(y_1, t_1)$  e  $P_{1|1}(y_2, t_2 | y_1, t_1)$ , e i valori successivi possono essere calcolati da essi.

### 3.3 Catene di Markov

Una *catena di Markov* è un processo di Markov [3] definito dalle seguenti proprietà:

1. Il range di  $Y$  è un insieme *discreto* di stati.
2. La variabile temporale  $t$  è discreta e può avere solo valori interi :  $\dots, -2, -1, 0, 1, 2, \dots$
3. Il processo è stazionario o al massimo omogeneo, cioè che la probabilità di transizione dipende solo dalla differenza temporale e non dai singoli tempi.

In questo caso consideriamo una *catena di Markov finita*, in cui il range consiste di un numero finito  $N$  di stati. La prima distribuzione di probabilità  $P_1(y, t)$  è l' $N$ -esima componente di un vettore  $p_n(t)$  con  $n = 1, 2, \dots, N$ . La probabilità di transizione  $T_\tau(y_2|y_1)$  risulta quindi essere una matrice  $N \times N$ . Quindi la distribuzione di probabilità  $p(t)$  originata dalla distribuzione iniziale  $p(0)$  è data da:

$$p(t) = T^\tau p(0) \quad (3.6)$$

Perciò lo studio della catena di Markov si riduce allo studio delle potenze di una matrice  $T$  di cui sappiamo che:

1. i suoi elementi sono non negativi
2. la somma di ogni colonna è pari all'unità.

Secondo queste condizioni risulta che  $T$  ha autovalori pari a 1, garantendo quindi l'esistenza di uno stato stazionario.

### 3.4 Derivazione della Master Equation

Consideriamo un processo di Markov omogeneo in uno spazio continuo, e la sua probabilità di transizione  $T_\tau$ . Per derivare la Master Equation dobbiamo considerare il limite in cui la differenza temporale  $\tau'$  sia nulla. Per fare ciò è necessario determinare come si comporta  $T_{\tau'}$  per  $\tau'$  che tende a zero. Per piccoli  $\tau'$  possiamo scrivere:

$$T_{\tau'}(y_2|y_1) = (1 - a\tau')\delta(y_2 - y_1) + \tau'W(y_2|y_1) + o(\tau') \quad (3.7)$$

dove  $W(y_2|y_1)$  è la *probabilità di transizione per unità di tempo* da  $y_1$  a  $y_2$  e quindi avremo:

$$W(y_2|y_1) \geq 0 \quad (3.8)$$

Il coefficiente  $1 - a\tau'$  è la probabilità che non avvenga transizione durante  $\tau'$ :

$$a(y_1) = \int W(y_2|y_1)dy_2 \quad (3.9)$$

Ora, inserendo l'espressione per  $T_{\tau'}$  nell'equazione di Chapman-Komogorov:

$$T_{\tau+\tau'}(y_3|y_1) = \int T_{\tau'}(y_3|y_2)T_t(y_2|y_1)dy_2 \quad (3.10)$$

e dividendo per  $\tau'$  nel limite  $\tau' \rightarrow 0$  otteniamo la forma differenziale dell'equazione di Chapman-Komogorov, detta *Master Equation*:

$$\frac{\partial}{\partial t}P(y, t) = \int \left\{ W(y|y')P(y', t) - W(y'|y)P(y, t) \right\} dy' \quad (3.11)$$

Inoltre se il range di  $Y$  è discreto, indicizzato con  $n$ , l'equazione si riduce a:

$$\frac{d}{dt}p_n(t) = \sum_n \left\{ W_{nn'}p_{n'}(t) - W_{n'n}p_n(t) \right\} \quad (3.12)$$

Da ciò possiamo dedurre che la Master Equation è l'equazione *gain-loss* per le probabilità degli stati separati  $n$ . Il primo termine è il *guadagno* dello stato  $n$  dovuto alla transizione dagli altri stati  $n'$ , mentre il secondo termine è la *perdita* dovuta alla transizione da  $n$  agli altri stati. Ricordiamo che  $W_{nn'} \geq 0$  quando  $n \neq n'$ , e che quindi il termine  $n = n'$  non contribuisce alla sommatoria.

### 3.5 Processi a singoli step

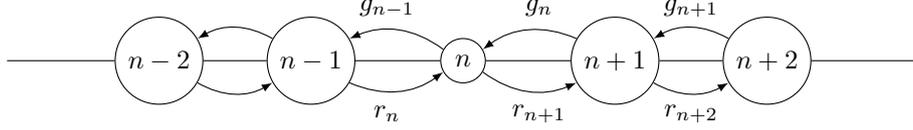


Figura 3.1: Rappresentazione di un processo a step singoli con le varie probabilità di transizione.

I *processi a step singolo* sono una classe speciale dei processi di Markov. In questi processi possiamo definire la matrice di transizione come:

$$\mathbb{W}_{nn'} = r_{n'}\delta_{n,n'-1} + g_{n'}\delta_{n,n'+1} \quad (n \neq n'). \quad (3.13)$$

Quindi nel caso 1-dimensionale otteniamo la Master Equation data da:

$$\dot{p}_n = r_{n+1}p_{n+1} + g_{n-1}p_{n-1} - (r_n + g_n)p_n \quad (3.14)$$

dove il coefficiente  $r_n$  è la probabilità per unità di tempo dello stato  $n$  di saltare allo stato  $n-1$ , mentre  $g_n$  è la probabilità per unità di tempo per saltare allo stato  $n+1$ . Possiamo semplificare l'equazione introducendo gli *operatori di Van Kampen*  $\mathbb{E}^\pm$ :

$$\mathbb{E}^+ f(n) = f(n+1), \quad \mathbb{E}^- f(n) = f(n-1). \quad (3.15)$$

In questo modo possiamo riscrivere la (3.14) come:

$$\dot{p}_n = (\mathbb{E}^+ - 1)r_n p_n + (\mathbb{E}^- - 1)g_n p_n. \quad (3.16)$$

Possiamo trovare l'espressione generale per la soluzione stazionaria di tale processo. All'equilibrio abbiamo:

$$0 = (\mathbb{E}^+ - 1)r_n p_n^s + (\mathbb{E}^- - 1)g_n p_n^s = (\mathbb{E}^+ - 1)[r_n p_n^s - \mathbb{E}^- g_n p_n^s]. \quad (3.17)$$

Tale equazione mostra la condizione di bilancio dettagliato, cioè che le correnti siano nulle per ogni stato  $n$ :

$$-J = r_n p_n^s - \mathbb{E}^- g_n p_n^s = 0. \quad (3.18)$$

Tale condizione è soddisfatta quando:

$$r_n p_n^s = g_{n-1} p_{n-1}^s. \quad (3.19)$$

Notiamo che in questo modo possiamo determinare tutte le probabilità degli stati stazionari  $p_n^s$  partendo dalla condizione iniziale  $p_0^s$ :

$$p_n^s = \frac{g_{n-1} g_{n-2} \cdots g_1 g_0}{r_n r_{n-1} \cdots r_1} p_0^s. \quad (3.20)$$

dove  $p_0^s$  a sua volta si può determinare dalla condizione di normalizzazione:

$$\frac{1}{p_0^s} = 1 + \sum_{n=1} \frac{g_0 g_1 \cdots g_{n-1}}{r_1 r_2 \cdots r_n}. \quad (3.21)$$

# Capitolo 4

## Fitness landscape

Il concetto di potenziale ecologico fu proposto per la prima volta da Sewall Wright nel 1932 per descrivere la complessità dei sistemi biologici e determina la comprensione di alcuni aspetti del sistema biologico considerato. In questo modello consideriamo l'esistenza di individui che eseguono una random walk nel potenziale, essi quindi saranno intrappolati o usciranno dalla buca di potenziale associata alle differenti comunità, in accordo con l'equazione di Smoluchowski.

### 4.1 Modello di sistema ecologico

Per modellizzare un sistema ecologico composto da diverse comunità interagenti, consideriamo uno spazio astratto  $\Omega$  che identifichiamo come sottoinsieme di uno spazio Euclideo  $N$ -dimensionale. Consideriamo inoltre un potenziale  $V(x)$  con  $x \in \Omega$  [4]. In questo modo associamo ad ogni comunità un minimo locale  $x_i$  del potenziale, e possiamo definire un intorno  $U(x_i)$  per ogni minimo, che può essere interpretato come una nicchia ecologica. Senza perdere di generalità settiamo  $V(x) \leq 0$  nella regione in cui

$$V_i = -V(x_i) \tag{4.1}$$

è la profondità della buca di potenziale. Modellizziamo la dinamica del sistema ecologico generando individui livellati dal valore di  $x \in \Omega$  che descrive una dinamica stocastica che

rispetta l'equazione di Smoluchowski

$$\dot{x} = -\frac{\partial V}{\partial x} + (2T)^{1/2}\xi(t), \quad (4.2)$$

dove  $T$  è la *temperatura* del sistema ecologico che misura la stabilità delle differenti comunità  $\xi(t)$  con un certo rumore. Senza l'effetto del rumore ogni traiettoria è attratta da uno dei punti critici  $x_i$  e avremo comunità indipendenti. Al contrario per  $T > 0$  ogni traiettoria ha la possibilità di passare da una buca di potenziale all'altra, modellizzando un'interazione tra una comunità e un'altra. Senza perdere di generalità possiamo assumere  $T = 1$ . Ora, dato un insieme di individui, la dinamica stocastica tende a concentrare le popolazioni vicino ai minimi locali di potenziale. Vogliamo valutare ora la probabilità di trovare un individuo rappresentativo nell'intorno  $U_i$ . Possiamo associare alla dinamica una distribuzione di probabilità stazionaria

$$P_s(x) = A \exp(-V(x)) \quad (4.3)$$

In questo modo avremo il successo  $n_i^*$  della comunità  $i$ -esima è dato da

$$n_i^* \propto \exp(V_i) \quad (4.4)$$

Settiamo inoltre la condizione di normalizzazione

$$\sum_{i=1}^N n_i^* = N \quad (4.5)$$

dove  $N$  è il numero totale di individui. Allora avremo che  $n_i^*$  misura il successo relativo delle  $i$ -esima comunità nello stato di equilibrio per il sistema ecologico. Ogni volta che un individuo esce dalla buca di potenziale possiamo dire che una comunità interagisce con un'altra. Cioè se un individuo della comunità  $j$  scappa dalla sua buca e successivamente entra nel potenziale  $i$ -esimo diciamo che la comunità  $j$  contribuisce alla comunità  $i$  in un sistema con  $N$  diverse comunità. Definiamo quindi il rate di interazione come

$$\pi_{ij} = \frac{1}{N} \exp(V_i - V_j) = \frac{1}{N} \frac{n_i^*}{n_j^*} \quad (4.6)$$

Da un punto di vista biologico l'equazione (4.6) significa che se le specie  $j$  ha un potenziale più alto rispetto alla popolazione  $i$ , esso non contribuisce allo sviluppo delle altre

specie, mentre riceve un contributo positivo dalla popolazione  $i$ . Il grado di interazione dipende dalla connettività del network definito dalle buche di potenziale. In questo modello possiamo cambiare il grado di interazione in modo quantizzato tagliando i link tra due specie. in questo caso l'elemento  $\pi_{ij}$  sarà settato a zero. La definizione della  $\pi$  è l'ingrediente di base per definire un modello di Lotka-Volterra per l'evoluzione dei successi  $n_i(t)$  delle diverse comunità.

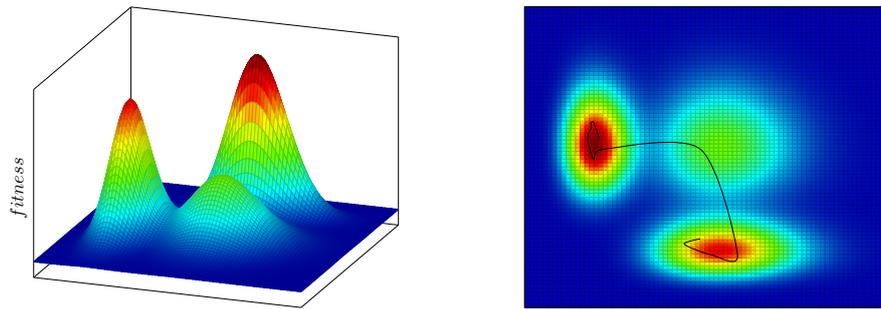


Figura 4.1: Rappresentazione di un potenziale di fitness. A destra gli aloni in rosso rappresentano le zone attrattive di minimo locale dei potenziali, che possono essere associati ad una comunità. La traiettoria rappresenta la dinamica stocastica di un individuo che scappa dalla comunità 1 per contribuire alla comunità 2.

# Capitolo 5

## Master Equation

In questo Capitolo definiamo le equazioni di Lotka-Volterra generalizzate per delle comunità mutualmente interagenti assumendo l'esistenza di uno stato di equilibrio per queste popolazioni. Linearizzando poi le equazioni vicino allo stato di equilibrio, vediamo che le fluttuazioni dell'abbondanza delle specie possono essere descritte da una Master Equation multidimensionale.

### 5.1 Studio analitico

Per descrivere un sistema ecologico, un possibile punto di partenza è quello di utilizzare il concetto di *fitness landscape* introdotto nel capitolo precedente. Assumiamo quindi l'esistenza di un potenziale  $V(x)$  per le popolazioni, in cui  $-V(x)$  misura il fitness di una popolazione. Una dinamica stocastica per l'evoluzione della popolazione suggerisce che il sistema converga verso uno stato stazionario, definito da un equilibrio medio delle popolazioni:

$$n_i^* \propto \exp(V(x_i^*)) \quad (5.1)$$

dove  $x_i^*$  è il minimo locale del potenziale per la specie  $i$ -esima: maggiore è il fitness maggiore sarà il successo della popolazione, cioè la sua abbondanza. Per definire il processo di rilassamento verso lo stato di equilibrio bisogna fare ulteriori assunzioni. Per ora consideriamo il caso di popolazioni non interagenti: possiamo scrivere l'equazione

logistica che descrive l'evoluzione media delle popolazioni:

$$\dot{n}_i = g_i \left(1 - \frac{n_i}{n_i^*}\right) n_i \quad (5.2)$$

dove  $g_i$  è il *rate* di generazione per la popolazione  $i$ -esima. Possiamo supporre che il rate di generazione sia simile per le differenti popolazioni quindi settiamo  $g_i = g$ . Tale equazione è compatibile con l'ipotesi neutrale per la distribuzione delle abbondanze delle specie nel caso di popolazioni equivalenti [7]. L'equazione logistica può essere generalizzata a sistema di Lotka-Volterra considerando anche le interazioni interspecifiche:

$$\dot{n}_i = \left[ g \left(1 - \frac{n_i}{n_i^*}\right) + a \left( \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} - 1 \right) \right] n_i \quad (5.3)$$

dove il parametro  $a$  modula le interazioni, e  $\pi_{ij}$  è la matrice di interazione. La matrice  $\pi_{ij}$  deve soddisfare due condizioni:

1.  $n_i^*$  deve essere la soluzione di equilibrio;
2. la soluzione  $n_i^*$  deve essere stabile.

Per soddisfare la condizione 1, la matrice  $\pi_{ij}$  deve soddisfare:

$$\sum_j \pi_{ij} = 1 \quad (5.4)$$

Il segno dei coefficienti  $\pi_{ij}$  descrive il tipo delle interazioni: quando  $\pi_{ij} > 0$  e  $\pi_{ji} < 0$  abbiamo il modello classico preda-predatore; quando abbiamo  $\pi_{ij} < 0$  e  $\pi_{ji} < 0$  abbiamo un comportamento competitivo, mentre quando abbiamo  $\pi_{ij} > 0$  e  $\pi_{ji} > 0$  abbiamo un comportamento cooperativo, cioè specie simbiotiche. La condizione 2 implica che il sistema linearizzato vicino alla soluzione di equilibrio:

$$\delta \dot{n}_i = - \left[ g \delta n_i - a \sum_j n_i^* \pi_{ij} \frac{\delta n_j}{n_j^*} \right] \quad \delta n_i = n_i - n_i^* \quad (5.5)$$

è associato ad una matrice i cui autovalori hanno tutti parte reale positiva. Le altre soluzioni stazionarie sono caratterizzate da  $n_k \neq 0$  solo quando  $k \in I \subset [1, \dots, N]$  e sono accettabili solo se appartengono allo spazio fisico. Notiamo dall'equazione (5.3) che l'effetto delle interazioni diminuisce per  $n_j \ll n_j^*$ . Se assumiamo che tutti gli autovalori

della matrice  $\pi_{ij}$  soddisfino  $\lambda \leq 1$ , la stabilità è garantita per  $g > a$ . In questo modello consideriamo specie simbiotiche, perciò avremo:

$$\pi_{ij} = \exp(L_{ij}) \quad (5.6)$$

dove  $L_{ij}$  è una matrice *Laplaciana*, cioè soddisfa:

$$\sum_j L_{ij} = 0 \quad (5.7)$$

Dalle condizioni precedenti abbiamo quindi:

$$\sum_j \pi_{ij} = \sum_j \left[ \delta_{ij} + \sum_{k \geq 1} (L)_{ij}^k \right] = 1 \quad \forall i \quad (5.8)$$

dove  $\delta_{ij}$  è la delta di Kronecker. La matrice  $L_{ij}$  ha un autovalore nullo che corrisponde alla soluzione di equilibrio mentre gli altri autovalori sono positivi. Seguendo l'ipotesi di fitness landscape avremo:

$$n_i^* \pi_{ij} (n_j^*)^{-1} \propto \pi_{ij} \exp(V_i^* - V_j^*) \quad (5.9)$$

In questo modo la differenza del fitness di due popolazioni pesa l'influenza della popolazione  $j$  verso la popolazione  $i$ .

## 5.2 Dinamica media

### 5.2.1 Popolazioni non interagenti

Le equazioni di Lotka-Volterra descrivono la dinamica media del successo della comunità  $n_i(t)$ . L'equazione (5.3) descrive la dinamica media nel limite di grandi popolazioni  $n_i \gg 1$ . Per considerare ora tale processo come un processo stocastico, associamo una Master Equation alla dinamica media (5.3). Per fare ciò consideriamo quindi il sistema come un processo di Markov a step singoli. Consideriamo per ora popolazioni non interagenti:

$$\dot{n}_i = \left( 1 - \frac{n_i}{n_i^*} \right) n_i \quad (5.10)$$

Per costruire la Master Equation dobbiamo definire le fluttuazioni elementari  $\Delta n_i$  che misurano la variazione della popolazione  $i$ -esima nell'unità di tempo. Una scelta naturale è quella di porre  $\Delta n_i = \pm 1$ , cioè che tutte le popolazioni cambino al minimo di un singolo individuo per unità di tempo. In questo modo la Master Equation per la dinamica (5.10) diventa:

$$\dot{P}(n_i, t) = (\mathbb{E}^+ - 1) \left[ (n_i - 1) \frac{n_i}{n_i^*} P(n_i, t) - \mathbb{E}^- n_i P(n_i, t) \right] \quad n_i \in \mathbb{N} \quad (5.11)$$

dove  $P(n_i, t)$  è la probabilità di osservare l'abbondanza  $n_i$  della popolazione  $i$ -esima. Abbiamo inserito gli operatori di Van Kampen  $\mathbb{E}^\pm$  introdotti nel Capitolo 4, che creano o distruggono un individuo nella popolazione  $i$ . Lo spazio è il primo quadrante  $n_i > 0$  e settiamo  $P(n_i, t) = 0$  per gli stati non-fisici. La Master equation conserva la probabilità totale:

$$\begin{aligned} \sum_{n_i > 0} \dot{P}(n_i, t) &= \sum_{n_i > 0} (\mathbb{E}^+ - 1) \left[ (n_i - 1) \frac{n_i}{n_i^*} P(n_i, t) - \mathbb{E}^- n_i P(n_i, t) \right] = \\ &= \lim_{n_i \rightarrow \infty} \left[ (n_i - 1) \frac{n_i}{n_i^*} P(n_i, t) - \mathbb{E}^- n_i P(n_i, t) \right] = 0 \end{aligned} \quad (5.12)$$

dato che  $P(n_i, t) \rightarrow 0$  rapidamente per  $n_i \rightarrow \infty$ . Il termine  $(n_i - 1)n_i$  misura le interazioni intraspecifiche che limitano la popolazione: infatti quando  $n_i = 1$  le interazioni sono assenti. La soluzione stazionaria può essere calcolata in modo ricorsivo dalla condizione:

$$(n_i - 1) \frac{n_i}{n_i^*} P(n_i) - \mathbb{E}^- n_i P(n_i) = 0 \quad (5.13)$$

per cui:

$$P(n_i) = \prod_{j=1}^{n_i-1} \frac{n_i^*}{j+1} P_1 = \frac{(n_i^*)^{n_i-1}}{n_i!} P_1 \quad (5.14)$$

dove  $P_1$  è la condizione di normalizzazione:

$$P_1^{-1} = \sum_{j \geq 1} \frac{(n_i^*)^{-(j-1)}}{j!} = \frac{e^{n_i^*} - 1}{n_i^*} \quad (5.15)$$

Abbiamo ottenuto così una distribuzione di Poisson con media  $\langle n_i \rangle = n_i^*$  e varianza  $n_i^*$  per cui la scala delle fluttuazioni risulta  $1/\sqrt{n_i^*}$ . Dalla figura 5.1 possiamo vedere l'andamento della distribuzione (5.15). Se linearizziamo il sistema attorno all'equilibrio

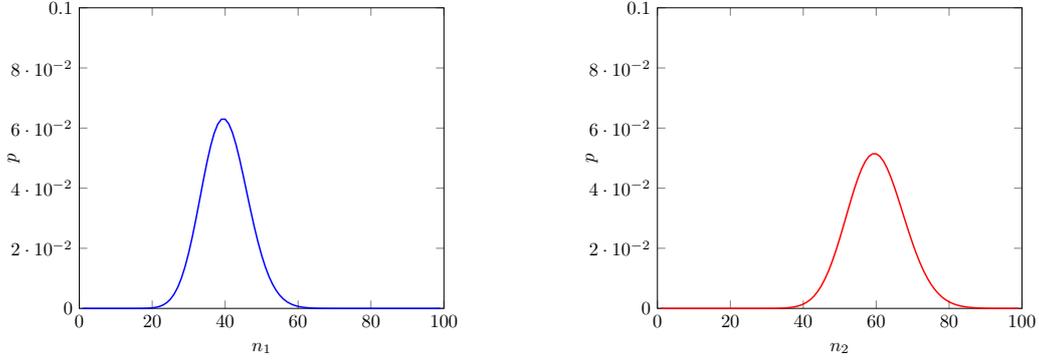


Figura 5.1: Esempio di distribuzione di Poisson (5.15) per comunità non interagenti con abbondanze di equilibrio  $n_1^* = 40$  (a sinistra) e  $n_2^* = 60$  (a destra).

$$\dot{n}_i = -(n_i - n_i^*) \quad (5.16)$$

la Master equation linearizzata risulta:

$$\dot{P}(n_i, t) = (\mathbb{E}^+ - 1) \left[ n_i P(n_i, t) - n_i^* P(n_i - 1, t) \right] \quad (5.17)$$

L'equazione (5.17) descrive l'evoluzione di una popolazione con sorgente esterna e death rate costante. La soluzione di equilibrio soddisfa:

$$P(n_i) = \frac{n_i^*}{n_i} P(n_i - 1) \quad n_i > 1 \quad (5.18)$$

da cui otteniamo la soluzione di Poisson.

### 5.2.2 Caso generale: popolazioni interagenti

Riprendiamo il sistema di Lotka-Volterra generalizzato:

$$\dot{n}_i = \left[ g \left( 1 - \frac{n_i}{n_i^*} \right) + a \left( \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} - 1 \right) \right] n_i \quad (5.19)$$

Anche in questo caso calcoliamo la Master equation assumendo che tutte le popolazioni varino nell'unità di tempo per un singolo individuo. Interpretiamo inoltre il rate di nascita e di morte come le probabilità di transizione dello stato  $\mathbf{n}$  ad un altro stato  $\mathbf{n}'$  che differisce dal primo per un singolo individuo ( $\mathbf{n}' = (n_0, \dots, n_i \pm 1, \dots, n_N)$ ).

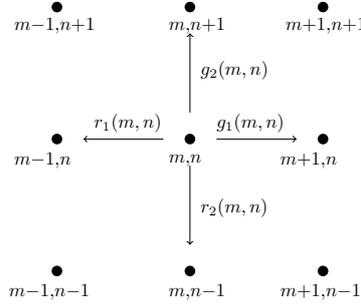


Figura 5.2: Network associato alla Master Equation.

La Master Equation risulterà:

$$\dot{P}(\mathbf{n}, t) = \sum_i (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ g \left( \frac{n_i}{n_i^*} \right) (n_i - 1) - \mathbb{E}_i^- \left( (g - a) + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) n_i \right] P(\mathbf{n}, t) \quad (5.20)$$

Lo spazio  $n_i > 0 \forall i$  è invariante, e la probabilità totale è conservata dato che la serie è telescopica.

Settando  $a = 1$  la dinamica media è data da (App. A):

$$\langle \dot{n}_i \rangle \simeq \left[ g \left( 1 - \frac{\langle n_i \rangle}{n_i^*} \right) + \left( \sum_j \pi_{ij} \frac{\langle n_j \rangle}{n_j^*} - 1 \right) \right] \langle n_i \rangle. \quad (5.21)$$

La probabilità stazionaria  $P_s(\mathbf{n})$  soddisfa l'equazione:

$$\sum_i (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ g \left( \frac{n_i}{n_i^*} \right) (n_i - 1) P_s(\mathbf{n}) - \mathbb{E}_i^- \left( (g - a) + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) n_i P_s(\mathbf{n}) \right] = 0 \quad (5.22)$$

e non può essere calcolata analiticamente da un'equazione ricorrente dato che in generale la condizione di bilancio dettagliato non è soddisfatta per step singoli  $\Delta n_i = \pm 1$ . Infatti la relazione

$$\mathbb{E}_i^+ P_s(\mathbf{n}) = \frac{(g - a) + a \sum_j \pi_{ij} n_j / n_j^*}{g((n_i + 1) / n_i^*)} P_s(\mathbf{n}) \quad (5.23)$$

definisce una funzione a valore singolo se vale questa condizione per  $i \neq k$ :

$$\frac{(g - a) + a \sum_j \pi_{kj} (n_j + \delta_{ij}) / n_j^*}{g[(n_k + 1) / n_k^* + 1]} \frac{(g - a) + a \sum_j \pi_{ij} n_j / n_j^*}{g[(n_i + 1) / n_i^* + 1]} = \frac{(g - a) + a \sum_j \pi_{ij} (n_j + \delta_{kj}) / n_j^*}{g[(n_i + 1) / n_i^* + 1]} \frac{(g - a) + a \sum_j \pi_{kj} n_j / n_j^*}{g[(n_k + 1) / n_k^* + 1]} \quad (5.24)$$

per cui

$$\frac{\pi_{ki}}{n_i^*} \left( (g-a) + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) = \frac{\pi_{ik}}{n_k^*} \left( (g-a) + a \sum_j \pi_{kj} \frac{n_j}{n_j^*} \right) \quad (5.25)$$

e tale condizione è soddisfatta se:

$$\frac{\pi_{ki}}{\pi_{ik}} = \frac{n_i^*}{n_k^*} \quad \forall i \neq k \quad (5.26)$$

Tale condizione implica che il processo di Markov associato alla matrice stocastica  $\pi_{ij}$  sia reversibile. Con le assunzioni fatte in precedenza e ponendo  $\pi_{ik} = \gamma n_i^*$  abbiamo:

$$\sum_k \pi_{ik} = 1 = \gamma \sum_k n_k^* = \gamma N^* \quad (5.27)$$

dove  $N^* = \sum_j n_j^*$ . Avendo la definizione  $\pi_{ik} = n_i^*/N^*$  possiamo introdurla nella ricorrenza:

$$\mathbb{E}_i^+ P_s(\mathbf{n}) = \frac{an_i^* (g/a - 1)N^* + \sum_j n_j}{gN^*} P_s(\mathbf{n}) \quad (5.28)$$

La soluzione stazionaria può essere costruita iterando l'equazione precedente:

$$\begin{aligned} P_s(\mathbf{n}) &= \prod_i (\mathbb{E}_i^*)^{n_i} P(0) = \\ &= \frac{\Gamma((g/a - 1)N^* + \sum_j n_j)}{\Gamma((g/a - 1)N^*)} \prod_i \frac{1}{n_i!} \left( \frac{an_i^*}{gN^*} \right)^{n_i} P(0) \end{aligned} \quad (5.29)$$

Dove  $\Gamma(x)$  è la funzione di Eulero e  $P(0)$  è la costante di normalizzazione. La distribuzione (5.29) è una distribuzione multinomiale negativa con parametri:

$$p_i = \frac{an_i^*}{gN^*} \quad i = 1, \dots, N \quad (5.30)$$

$$p_0 = \frac{g-a}{g} \quad n_0 = (g/a - 1)N^* \quad (5.31)$$

Il parametro  $P(0)$  definisce la condizione di normalizzazione:

$$P(0) = \left( \frac{g-a}{g} \right)^{(g/a-1)N^*} \quad (5.32)$$

In figura 5.3 è mostrata la distribuzione ottenuta dall'equazione (5.29).

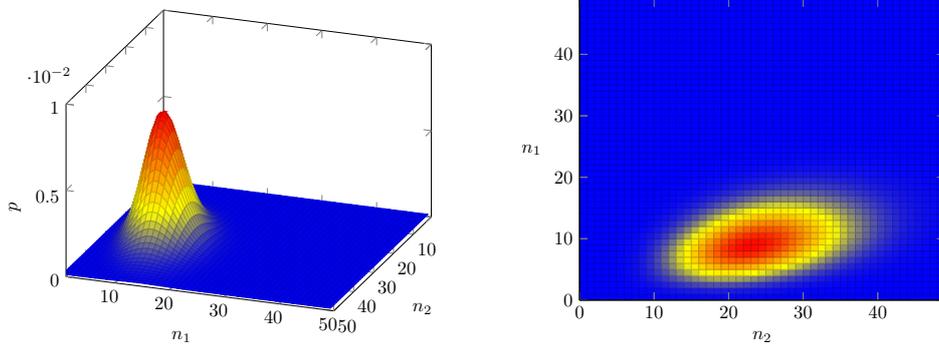


Figura 5.3: Esempio di distribuzione multinomiale negativa per la distribuzione di abbondanze relative per due popolazioni, ottenuta tramite la soluzione analitica (5.29). Parametri:  $N = 50$ ,  $n_1^* = 10$ ,  $n_2^* = 25$ .

Il valore medio di ogni popolazione vale:

$$\langle n_i \rangle = \frac{n_0}{p_0} p_i = (g - a) N^* \frac{g}{(g - a)} \frac{n_i^*}{g N^*} = n_i^*. \quad (5.33)$$

Le interazioni tra le specie implicano l'esistenza di una covarianza per le fluttuazioni:

$$\langle n_i n_k \rangle - \langle n_i \rangle \langle n_k \rangle = \frac{a n_i^* n_k^*}{(g - a) N^*} + n_i^* \delta_{ik} \quad (5.34)$$

La correlazione tra le specie può essere stimata come:

$$c_{ik} \simeq \frac{a}{(g - a) N^*} \quad (5.35)$$

e mostra come il numero delle popolazioni diminuisca la loro correlazione, che aumenta al diminuire della stabilità del sistema ( $g \rightarrow 1$ ). Le distribuzioni marginali della (5.29) hanno la forma di distribuzioni binomiali negative:

$$P(n_k) = \frac{\Gamma((g - 1) N^* + \sum_j n_j + n_k)}{\Gamma((g - 1) N^*) n_k!} \left( \frac{n_k^*}{g N^*} \right)^{n_k} P(0). \quad (5.36)$$

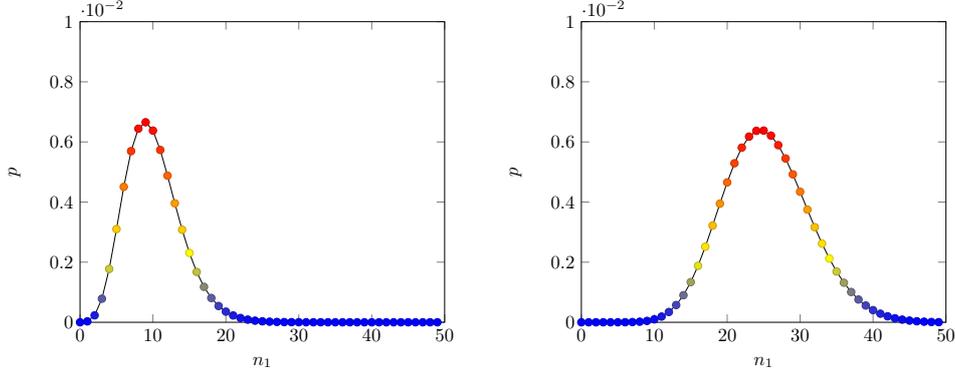


Figura 5.4: Distribuzioni marginali per la distribuzione mostrata in figura 5.3. Abbiamo due distribuzioni binomiali negative per le abbondanze.

### 5.3 Soluzione attorno all'equilibrio

Valutiamo ora la situazione attorno al punto di equilibrio. Per fare ciò linearizziamo l'equazione (5.3) nel punto di equilibrio:  $n_i \simeq n_i^*$ :

$$\dot{n}_i \simeq gn_i^* + n_i^* \left[ a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} - (g + a) \left( \frac{n_i}{n_i^*} \right) \right] \quad (5.37)$$

A questo punto possiamo costruire la nuova Master Equation per il sistema linearizzato:

$$\dot{P}(\mathbf{n}, t) = \sum_i n_i^* (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ (g + a) \left( \frac{n_i}{n_i^*} \right) - \mathbb{E}_i^- \left( g + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) \right] P(\mathbf{n}, t) \quad (5.38)$$

Anche in questo caso possiamo valutare le correnti:

$$0 = \sum_i n_i^* \left( g + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) P_s(\mathbf{n}) - n_i^* \mathbb{E}_i^- (g + a) \left( \frac{n_i}{n_i^*} \right) P_s(\mathbf{n}) \quad (5.39)$$

Da cui otteniamo la ricorrenza:

$$\mathbb{E}_i^+ P_s(\mathbf{n}) = \frac{g + a \sum_j \pi_{ij} n_j / n_j^*}{(g + a) ((n_i + 1) / n_i^*)} \quad (5.40)$$

Vediamo che tale ricorrenza è equivalente alle ricorrenza (5.23) a meno di una costante.

Infatti, valutando la condizione per  $i \neq k$ :

$$\frac{g + a \sum_j \pi_{kj}(n_j + \delta_{ij})/n_j^*}{(g + a)[(n_k + 1)/n_k^* + 1]} \frac{g + a \sum_j \pi_{ij}n_j/n_j^*}{(g + a)[(n_i + 1)/n_i^* + 1]} = \frac{g + a \sum_j \pi_{ij}(n_j + \delta_{kj})/n_j^*}{(g + a)[(n_i + 1)/n_i^* + 1]} \frac{g + a \sum_j \pi_{kj}n_j/n_j^*}{(g + a)[(n_k + 1)/n_k^* + 1]}$$

otteniamo la stessa soluzione:

$$\frac{\pi_{ki}}{\pi_{ik}} = \frac{n_i^*}{n_k^*} \quad \forall i \neq k \quad (5.41)$$

Tale condizione implica che il processo di Markov associato alla matrice stocastica  $\pi_{ij}$  sia reversibile anche per la Master Equation associata al modello linearizzato (5.37), e che la soluzione stazionaria sia la stessa.

# Capitolo 6

## Studio numerico

Ora viene effettuato lo studio numerico delle Master Equation per le equazioni di abbondanza delle popolazioni del modello di Lotka-Volterra generalizzato. In questa simulazione vengono considerate due specie simbiotiche. L'evoluzione temporale delle probabilità viene integrata mediante l'algoritmo di Runge Kutta di ordine 4.

### 6.1 Risultati numerici

Per verificare la correttezza del codice, viene calcolata la norma in  $L^2$  della differenza tra la distribuzione calcolata analiticamente (5.20) e quella calcolata tramite il codice:

$$Q = \frac{1}{N} \sum_i \sqrt{(p_i(t) - p_i^s)^2} \quad (6.1)$$

Dal grafico in figura 6.1 si nota come la norma decada in modo esponenziale.

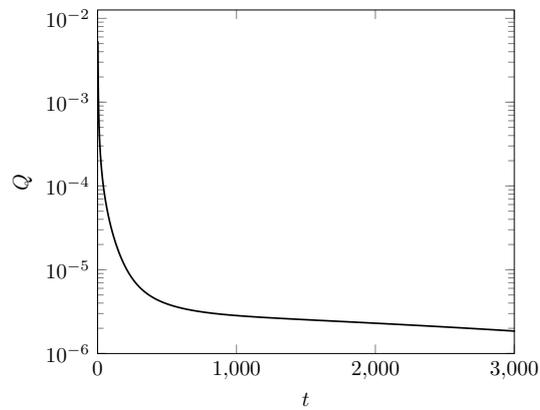


Figura 6.1: Rilassamento verso l'equilibrio in norma  $L^2$  della distribuzione integrata con il codice.

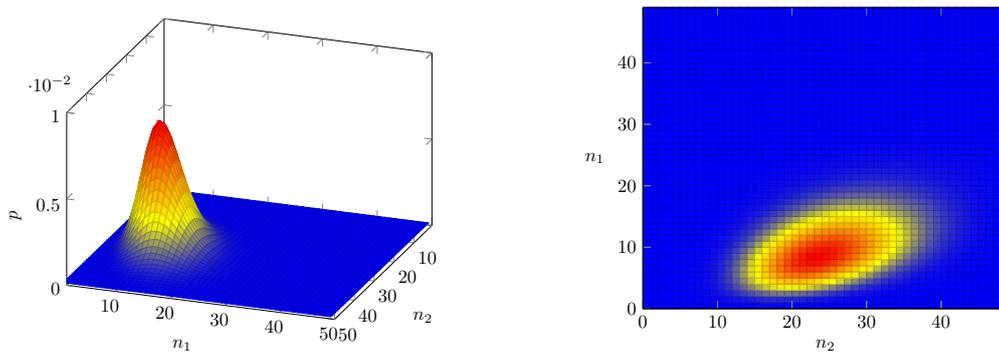


Figura 6.2: Distribuzione di probabilità calcolata tramite l'equazione (5.20).

Riprendiamo la Master Equation (5.20) del Capitolo precedente:

$$\dot{P}(\mathbf{n}, t) = \sum_i (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ g \left( \frac{n_i}{n_i^*} \right) (n_i - 1) - \mathbb{E}_i^- \left( (g - a) + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) n_i \right] P(\mathbf{n}, t)$$

Integrando l'equazione precedente otteniamo il grafico in figura 6.2, con parametri:  $N = 50$ ,  $n_1^* = 10$ ,  $n_2^* = 25$ ,  $g = 2$ ,  $a = 1$ .

Notiamo che tale distribuzione è in accordo con la soluzione analitica (5.29); in figura 6.3 è mostrato l'errore associato alla distribuzione.

Dalla figura 6.4 si può vedere l'andamento delle distribuzioni marginali della distribuzione 6.2.

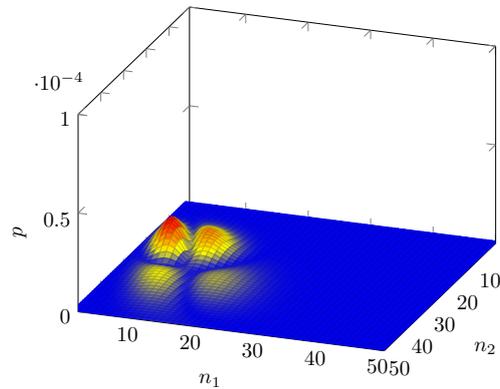


Figura 6.3: Errore associato alla distribuzione calcolata con la simulazione.

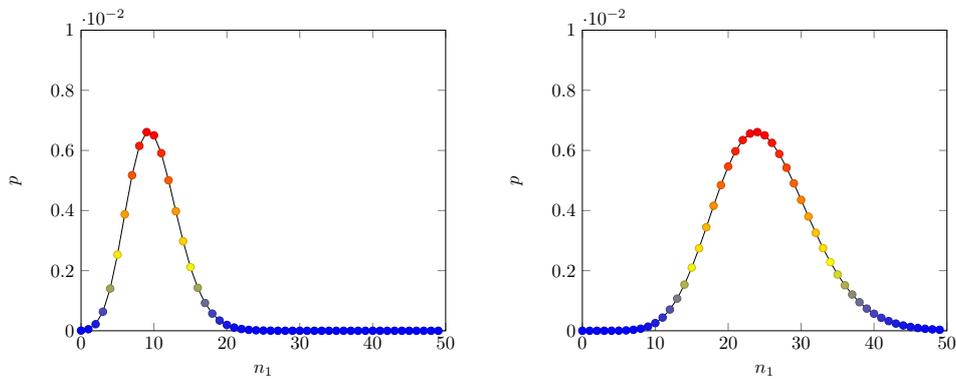


Figura 6.4: Distribuzioni marginali della distribuzione multinomiale mostrata in figura 6.2. Si nota che queste distribuzioni sono binomiali negative.

Ora riprendiamo la Master Equation per l'equazione linearizzata (5.37):

$$\dot{P}(\mathbf{n}, t) = \sum_i n_i^* (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ (g + a) \binom{n_i}{n_i^*} - \mathbb{E}_i^- \left( g + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) \right] P(\mathbf{n}, t)$$

integrando tale equazione troviamo la distribuzione mostrata in figura 6.5.

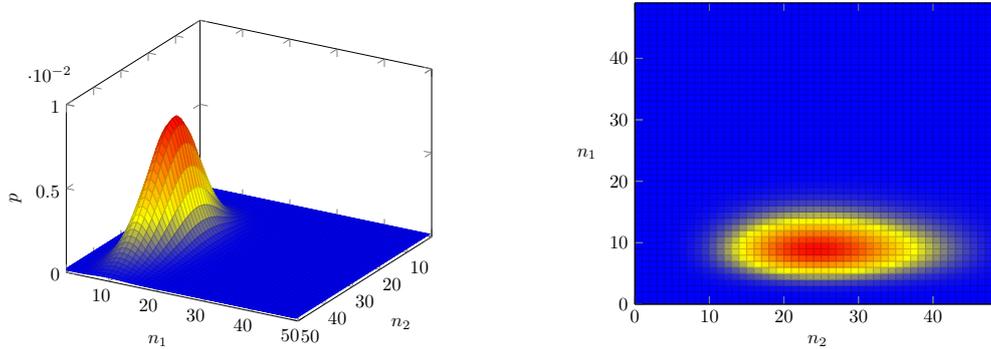


Figura 6.5: Distribuzione di probabilità calcolata tramite l'equazione (5.37).

## 6.2 Specie competitive

Facciamo ora un esempio di specie competitive. Le assunzioni fatte per le due specie simbiotiche valgono anche per le specie competitive, perciò possiamo ancora considerare la Master Equation iniziale (5.3):

$$\dot{P}(\mathbf{n}, t) = \sum_i (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ g \left( \frac{n_i}{n_i^*} \right) (n_i - 1) - \mathbb{E}_i^- \left( (g - a) + a \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) n_i \right] P(\mathbf{n}, t)$$

Quello che cambia sono i segni dei coefficienti  $\pi_{ij}$  quando  $i \neq j$ . Infatti ad esempio se

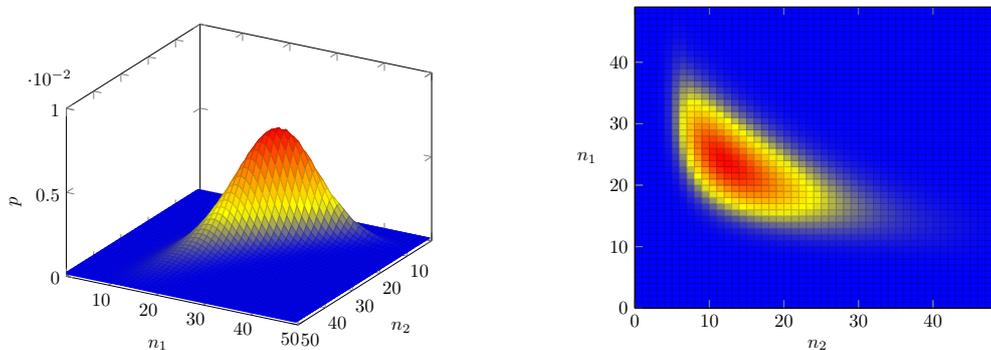


Figura 6.6: Distribuzione di probabilità per due specie in competizione.

consideriamo il modello classico preda-predatore esposto nel primo Capitolo, troveremmo che il predatore agisce negativamente sulla preda, mentre la preda promuove il predatore. Quindi scegliamo ora una matrice  $\pi_{ij}$  in modo tale che abbia anche coefficienti negativi, ma dobbiamo comunque tenere conto che deve essere garantita la stabilità. Quindi, come

---

esposto nel secondo Capitolo, dobbiamo avere  $\pi_{ij}$  in modo tale che abbia la parte reale dei suoi autovalori negativa:  $Re(\lambda_i) < 0$ . In figura 6.6 è mostrato l'esempio di distribuzione di probabilità per due specie in competizione. Si nota che la seconda specie è inibita dalla prima, perciò risulta avere abbondanza minore.

# Conclusioni

Sperimentalmente la distribuzione binomiale negativa è stata usata con successo per modellare la distribuzione RSA di una comunità di una barriera corallina[8]. Comunque, i risultati precedenti mostrano che nello stato stazionario non possiamo prevedere se due specie sono indipendenti o se sono interagenti, e ciò è in accordo con l'ipotesi neutrale. L'effetto delle interazioni interspecifiche si può comprendere nel momento in cui si considerano le fluttuazioni statistiche rispetto allo stato stazionario quando il sistema viene perturbato. L'utilizzo di potenziale di fitness mostra che è possibile unire il modello stocastico dell'ipotesi di neutrale di Hubbel con i modelli di Lotka-Volterra generalizzati. In questo modo, utilizzando una Master Equation è possibile capire la distribuzione di probabilità di un sistema in modo da comprendere le interazioni interspecifiche. In questo lavoro è stata fatta un'introduzione teorica del modello classico di Lotka-Volterra, seguendo poi ad una generalizzazione di tale modello e analizzando i criteri di stabilità. In seguito si è fatta un'introduzione ai processi stocastici per poi arrivare alla costruzione di una Master Equation, necessaria allo studio del modello proposto in questo lavoro. È stato poi esposto tale modello utilizzando un approccio stocastico alle equazioni di Lotka-Volterra generalizzate. In seguito sono state costruite le Master Equation per tali equazioni che determinano l'evoluzione di tale sistema. Infine è stata compiuta una simulazione numerica di tali Master Equation che viene confrontata con la soluzione trovata analiticamente.

# Appendice A

## Approssimazione di campo medio

La dinamica media dell' equazione (5.20) è data da (settiamo  $a = 1$ ):

$$\begin{aligned} \langle \dot{n}_i \rangle &= \sum_{\mathbf{n}} n_i \dot{P}(\mathbf{n}, t) = \\ &= \sum_{\mathbf{n}} n_i (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ g\left(\frac{n_i}{n_i^*}\right) (n_i - 1) P(\mathbf{n}, t) - \mathbb{E}_i^- \left( (g - 1) + \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) n_i P(\mathbf{n}, t) \right] \end{aligned}$$

Abbiamo la relazione

$$n_i (\mathbb{E}_i^+ - 1) f(n_i) = (\mathbb{E}_i^+ - 1) n_i f(n_i) - f(n_i)$$

In questo modo avremo:

$$\begin{aligned} \langle \dot{n}_i \rangle &= \sum_{\mathbf{n}} (\mathbb{E}_i^+ - 1) \left[ g\left(\frac{n_i}{n_i^*}\right) (n_i - 1) P(\mathbf{n}, t) - \mathbb{E}_i^- \left( (g - 1) + \sum_j |\pi_{ij}| \right) n_i P(\mathbf{n}, t) \right] \\ &\quad - \sum_{\mathbf{n} \geq 0} \left[ g\left(\frac{n_i}{n_i^*}\right) (n_i - 1) P(\mathbf{n}, t) - \mathbb{E}_i^- \left( (g - 1) + \sum_j \pi_{ij} \frac{n_j}{n_j^*} \right) n_i P(\mathbf{n}, t) \right] \end{aligned}$$

inoltre

$$\langle \dot{n}_i \rangle = - \left[ \left( g \frac{\langle n_i (n_i - 1) \rangle}{n_i^*} + \langle n_i - 1 \rangle \right) - \mathbb{E}_i^- \left( g \langle n_i \rangle + \sum_j \pi_{ij} \frac{\langle n_i n_j \rangle}{n_j^*} \right) \right] P(\mathbf{n}, t)$$

infine in approssimazione di campo medio otteniamo la (5.21).

# Bibliografia

- [1] L.Stone , *The feasibility and stability of large complex biological networks: a random matrix approach* , DOI:10.1038/s41598-018-26486-2,2018.
- [2] Y. Xiao , M. T. Angulo, Yang-Yu Liu, J.Friedman , M. K. Waldor , S. T. Weiss, *Mapping the ecological networks of microbial communities*, DOI: 10.1038/s41467-017-02090-2, 2017.
- [3] Van Kampen NG, *Stochastic processes in physics and chemistry*,1992.
- [4] A. Bazzani, C. Sala, E. Giampieri, G. Castellani, *Master Equation and relative species abundance distribution for Lotka-Volterra models of interacting ecological communities*, <https://doi.org/10.19272/201611402003> , 1-2, 2016.
- [5] Samir Suweis, Filippo Simini, Jayanth R. Banavar, Amos Maritan, *Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks*, 2015.
- [6] J. Gao, B. Barzel, A.L. Barabàsi, *Universal resilience patterns in complex networks*, doi:10.1038/nature16948,2016.
- [7] Hubbell SP. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press; 2001.
- [8] Connolly SR, Hughes TP, Bellwood DR, Karlson RH. *Community structure of corals and reef fishes at multiple scales.*, Science. 2005; 309: 1363-1365.