

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DELLA TUSCIA DI VITERBO



DECOS

DIPARTIMENTO DI ECOLOGIA E SVILUPPO ECONOMICO SOSTENIBILE

CORSO DI DOTTORATO DI RICERCA

ECOLOGIA E GESTIONE DELLE RISORSE BIOLOGICHE

XXIII CICLO

**ECOFUNZIONALITÀ IN AMBIENTI ACQUATICI ARTIFICIALI:
DINAMICHE DI SISTEMI DONOR-CONTROLLATI IN
CONDIZIONI DI STRESS**

s.s.d. BIO/07

Coordinatore: Dott.ssa Roberta Cimmaruta, PhD

Tutor: Dott. Fulvio Cerfolli, PhD

Dottoranda: Claudia Novelli

Scriveva **Henry Poincaré** :

“.. se pure accadesse che le leggi naturali non avessero più alcun segreto per noi, anche in tal caso potremmo conoscere la situazione iniziale solo approssimativamente. Se questo ci permettesse di prevedere la situazione successiva con la stessa approssimazione, non ci occorrerebbe di più e dovremmo dire che il fenomeno è stato previsto. Ma non è sempre così; può accadere che piccole differenze nelle condizioni iniziali ne producano di grandissime nei fenomeni finali. Un piccolo errore nelle prime produce un errore enorme nei secondi. La previsione diviene impossibile (...)”

In: *Science et Méthode*, 1909

INDICE

Introduzione	10
1. L'ecologia dei sistemi a base detrito	13
1.1 Introduzione	13
1.2 Definizione di detrito	14
1.3 Catena trofica a base detrito	15
1.4 Il processo di decomposizione	18
2. Sistemi dinamici per l'ecologia	22
2.1 Modelli dinamici di ecosistemi a base detrito	25
2.2 Concetto di stabilità	27
2.3 Stabilità dei sistemi dinamici ed autovalori	28
2.4 Definizione di stabilità dei sistemi ecologici	32
2.5 Il dibattito stabilità-complessità	34
2.6 Misure di stabilità alternative alla resilienza	39
3. Complessità dei sistemi ecologici	43
3.1 Introduzione	43
3.2 Misure di complessità ecologica nella teoria dell'informazione	45
3.3 Un metodo per la costruzione di un codice a ridondanza minima	49
3.4 Misure strutturali di complessità	52
4. Strutturazione della comunità macrobentonica delle saline di Tarquinia in funzione del gradiente salino	59
Abstract	59
4.1 Introduzione	59
4.2 Materiali e Metodi	62
4.2.1 <i>Area di studio</i>	62
4.2.2 <i>Teoria dell'informazione</i>	63
4.2.3 <i>Network analysis</i>	64
4.3 Risultati	69
4.4 Discussioni e conclusioni	81

5. Framework teorico per analizzare la relazione struttura-funzione di comunità a base detrito	84
Abstract	84
5.1 Introduzione	84
5.2 Materiali e Metodi	86
5.2.1 <i>Network analysis</i>	88
5.2.2 <i>Misure di complessità strutturale</i>	92
5.3 Risultati	93
5.4 Discussioni e conclusioni	98
6. Semplice modello di strutturazione e funzionamento di ecosistemi a base detrito	102
Abstract	102
6.1 Introduzione	102
6.2 Materiali e Metodi: il modello	108
6.3 Risultati	111
6.4 Discussioni e Conclusioni	117
7. Tematiche di ricerca e prospettive	120
7.1 Network analysis e teoria dell'informazione nello studio della complessità strutturale della comunità macrobentonica	120
7.2 Network analysis e teoria dell'informazione nello studio della rete trofica a base detrito	121
7.3 Modello dinamico struttura-funzione	123
7.4 Prospettive future	124
8. Bibliografia	125
Appendici	150
Appendice A1: Analisi dei network	151
Appendice A2: Tabelle risultanti dalla network analysis (capitolo 4)	153
Appendice B: Valori di centralità ottenuti per i 5 network indagati (capitolo 5)	159
Appendice C: Studio degli stati stazionari del modello dinamico detrito-detritivori (capitolo 6)	161

Lista delle Tabelle

Tabella 3.1-Codewords e relativa lunghezza di codice (l_i)	51
Tabella 4.1- Variazione temporale dei parametri informativi nelle stazioni di campionamento.....	69
Tabella 4.2- Valori di salinità nelle cinque vasche campionate.....	71
Tabella 4.3- Legenda delle metriche di centralità utilizzate.....	72
Tabella 4.4- Valori ρ di Spearman relativi alle correlazioni tra indici di centralità.....	75
Tabella 4.5-Loadings per ciascuna metrica di centralità relativi alle prime due componenti estratte mediante PCA.....	76
Tabella 4.6-Ranking dei nodi ottenuto tramite l'utilizzo della PCA.....	77
Tabella 4.7- Valori di Centralizzazione dei cinque network indagati.....	78
Tabella 4.8- Valori di H_e e H_{e_max} per il calcolo della complessità delle connessioni C_e	79
Tabella 4.9- Complessità strutturale C	79
Tabella 4.10- Complessità strutturale pesata C^* e relativo coefficiente di variazione CV	80
Tabella 5.1- Coefficienti di decomposizione del substrato detritico per ciascuna stazione campionata.....	93
Tabella 5.2-Correlazione di Spearman tra gli indici di centralità nei cinque network delle saline di Tarquinia.....	94
Tabella 5.3- Loadings per ciascuna misura di centralità, relativamente alla componente principale estratta mediante PCA	95
Tabella 5.4- Ranking dei nodi ottenuto tramite l'utilizzo della PCA.....	95
Tabella 5.5-Indici strutturali per i cinque network studiati.....	96
Tabella 5.6- Correlazione di Spearman tra gli indici strutturali, gli indici funzionali e la salinità.....	96

Tabella 6.1-Relazione tra condizionamento microbico e palatabilità per i detritivori.....	105
Tabella A2.1-Matrice di adiacenza minima della vasca 1.....	153
Tabella A2.2-Matrice minima di adiacenza della vasca 2.....	153
Tabella A2.3-Matrice minima di adiacenza della vasca 3.....	154
Tabella A2.4-Matrice minima di adiacenza della vasca 4.....	154
Tabella A2.5-Matrice minima di adiacenza della vasca 5.....	154
Tabella A2.6-Matrice di adiacenza pesata della vasca 1.....	155
Tabella A2.7-Matrice di adiacenza pesata della vasca 2.....	155
Tabella A2.8-Matrice di adiacenza pesata della vasca 3.....	155
Tabella A2.9-Matrice di adiacenza pesata della vasca 4.....	156
Tabella A2.10 Matrice di adiacenza pesata della vasca 5.....	156
Tabella A2.11-Indici di centralità, vasca 1.....	157
Tabella A2.12-Indici di centralità, vasca 2.....	157
Tabella A2.13-Indici di centralità, vasca 3.....	157
Tabella A2.14-Indici di centralità, vasca 4.....	158
Tabella A2.15-Indici di centralità, vasca 5.....	158
Tabelle B.1 -Misure di centralità, vasca 1.....	159
Tabella B.2-Misure di centralità, vasca 2.....	159
Tabella B.3 -Misure di centralità, vasca 3	159
Tabella B.4-Misure di centralità, vasca 4.....	159
Tabella B.5-Misure di centralità, vasca 5	159

Lista delle Figure

Figura 2.1-Metodo per la costruzione di un modello.....	22
Figura 2.2-Stati di equilibrio.....	28
Figura 2.3-Nodo instabile nel caso di due variabili di stato.....	29
Figura 2.4-Nodo stabile nel caso di due variabili di stato.....	30
Figura 2.5-Punto di sella nel caso di due variabili di stato.....	30
Figura 2.6 -Fuoco repulsivo nel caso di due variabili di stato.....	30
Figura 2.7-Fuoco attrattivo nel caso di due variabili di stato.....	31
Figura 2.8-Centro nel caso di due variabili di stato.....	31
Figura 2.9 -Stabilità dei sistemi ecologici.....	33
 Figura 3.1-Misure di complessità ecologica.....	 44
Figura 3.2-Metodo per la costruzione del codice Huffman.....	51
Figura 3.3-Albero binario di codifica	51
 Figura 4.1- Riserva Naturale delle saline di Tarquinia.....	 63
Figura 4.2-Andamento temporale dell' indice strutturale Δ nelle diverse stazioni campionate.....	 70
Figura 4.3-Boxplot dell'indice strutturale Δ nelle cinque stazioni di campionamento.....	70
Figura 4.4-Correlazione di Spearman, tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 1.....	72
Figura 4.5-Correlazione di Spearman, tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 2.....	73
Figura 4.6-Correlazione di Spearman, tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 3.....	73
Figura 4.7-Correlazione di Spearman, tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 4.....	74
Figura 4.8-Correlazione di Spearman, tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 5.....	74
Figura 4.9-Correlazione di Spearman tra le metriche di Centralizzazione e le variazioni di salinità.....	 78

Figura 4.10-Relazione tra il coefficiente di variazione di salinità (CV) e la misura C di complessità.....	80
Figura 5.1-Area di studio e localizzazione delle stazioni campionate.....	86
Figura 5.2-Trappole trofiche utilizzate nella fase sperimentale.....	87
Figura 5.3-Relazione tra struttura e funzione in una comunità a base detrito.....	98
Figura 6.1-Andamento temporale del condizionamento microbico su un substrato detritico.....	104
Figura 6.2-Modello dell'ecosistema a base detrito.....	108
Figura 6.3-Sensibilità dello stato stazionario del detrito (x_I), in funzione dei parametri del modello.	112
Figura 6.4-Risposta del sistema detrito-detritivori all'ingresso della risorsa.....	115
Figura 6.5-Sensibilità di resilienza e reattività in funzione dei parametri del modello.....	116

PUBBLICAZIONI

- De Luca E, **Novelli C**, Barbato F, Menegoni P, Iannetta M, Nascetti G (*accepted*). Coastal dune systems and disturbance factors: monitoring and analysis in central Italy. *Environmental Monitoring and Assessment*
- Cerfolli F, **Novelli C**, Bellisario B, Nascetti G, 2009. Il ruolo del detrito vegetale autoctono ed alloctono quale regolatore della struttura della comunità macroinvertebrata nell'ecosistema acquatico artificiale delle Saline di Tarquinia. Atti dei Convegni Lincei 250 - Accademia dei Lincei, Roma (28-03-2008): Acque interne in Italia: Uomo e Natura, pp 99-112

COMUNICAZIONI

- **Novelli C**, Cerfolli F, Nascetti G. Strutturazione della comunità macrobentonica delle saline di Tarquinia in funzione del gradiente salino. XX Congresso SitE, "Sapienza" Università di Roma 27-30 Settembre 2010
- Bellisario B, Cerfolli F, **Novelli C**, Nascetti G. Macroinvertebrates colonization process of Phragmites australis leaf detritus in Tarquinia saltern – 2nd Italian Conference on Lagoon research – LAGUNET – Tarquinia (VT, Italy) 23-25 Ottobre, 2008
- Cerfolli F, **Novelli C**, Bellisario B, Nascetti G - Donor control model in the transition ecosystem of Tarquinia salterns: the functional role of bottom up pressures – 3rd European Conference on Lagoon Research – LAGUNET – Napoli (NA, Italy), 19 – 23 novembre, 2007
- Cerfolli F, **Novelli C**, Bellisario B. L'ecosistema di transizione delle saline di Tarquinia: modellizzazione delle relazioni intercompartimentali regolate dal donatore - Atti del XVII Congresso della S.It.E., Società Italiana di Ecologia, Ancona 2007

POSTER

- De Luca E, Frattarelli FM, Menegoni P, Morigi M, **Novelli C**, Iannetta M. Evoluzione del territorio costiero della Provincia di Viterbo. Terzo Simposio Internazionale "Il Monitoraggio costiero e tecniche di misura", Livorno, Giugno 2010.

INTRODUZIONE

Lo studio dei sistemi ecologici implica approfondimenti sia dal punto di vista strutturale che funzionale. Una buona comprensione circa il comportamento che un sistema può mostrare, sia sul breve che sul lungo periodo, è importante per implementare corrette strategie di conservazione attiva, che non compromettano l'equilibrio e la naturale organizzazione sistemica (Neubert e Caswell, 1997; Jørgensen, 1994; Estrada e Bodin, 2008).

Da un punto di vista formale, capire come funziona un sistema significa formulare una legge matematica in grado di riassumerne le proprietà principali e di prevederne il comportamento futuro al variare di parametri chiave. Questa legge deve comprimere le informazioni contenute nei dati raccolti, perdendo meno informazione possibile (Kolmogorov, 1965; Anand e Orloci, 1996). Quando diventa molto difficile trovare una legge matematica di questo tipo, ci troviamo di fronte a sistemi complessi e gli ecosistemi sono sicuramente sistemi complessi.

Nel corso degli anni sono state sviluppate diverse metodologie per l'analisi dei sistemi complessi, quale, ad esempio, la network analysis che, insieme alla teoria dell'informazione, permette di ottenere una visione globale del sistema e di evidenziare le proprietà delle singole componenti. La network analysis permette di stimare le proprietà emergenti di un network, passando dal particolare, tramite la valutazione dell'importanza posizionale delle diverse componenti, al globale. Accanto alle metodologie di elaborazione dati, vengono messi a punto modelli di simulazione, in grado di fornire una capacità predittiva migliore sul comportamento del sistema di fronte a perturbazioni.

Per i sistemi ecologici, così come per tutti i sistemi complessi, la prima difficoltà consiste nella definizione delle variabili di stato: la complessità delle interazioni che caratterizzano l'insieme dei fenomeni ecologici necessita di una prima semplificazione, in grado di ridurre il numero delle variabili, selezionando quelle che hanno maggior peso per la dinamica che si intende osservare. La scelta delle componenti e il livello di aggregazione necessario a modellare un ecosistema dipende dall'obiettivo dell'esercizio modellistico e dalle informazioni disponibili.

Lo scopo generale di questo lavoro è comprendere come la variabilità ambientale influenzi struttura e funzionamento delle comunità ecologiche. Pertanto verrà considerato, quale ecosistema di riferimento, la riserva naturale delle saline di Tarquinia, nel quale numerosi studi (Alfinito *et al.*, 1990; Nascetti *et al.*, 1998; Novelli, 2007; Bramucci, 2009; Cerfolli *et al.*, 2009) hanno evidenziato l'esistenza di un pattern geografico di variabilità dei principali parametri chimico-fisici.

Lo studio di un ecosistema implica la considerazione di un elevato numero di variabili: è quindi necessaria una prima semplificazione, finalizzata a focalizzare l'attenzione su variabili indicatrici di interesse. Per questo motivo, nello studio dell'ecosistema delle saline di Tarquinia, è analizzata la comunità, considerata da numerosi studi, come la migliore indicatrice del comportamento sistemico: la comunità macrobentonica e la relativa catena del detrito. Questa scelta è stata fatta in seguito ad uno studio decennale delle saline di Tarquinia (Nascetti *et al*, 1998; Bramucci, 2009), dal quale è emerso come la catena del detrito, rispetto alla catena del pascolo, rappresenti la principale fonte di energia del sistema e supporti la grande varietà di avifauna presente.

Vengono, quindi, applicati alcuni indici, già utilizzati in altri campi scientifici, per lo studio strutturale delle reti trofiche a base detrito, partendo dall'analisi dell'intera comunità macrobentonica, che comprende gran parte degli organismi detritivori, fino a focalizzare l'attenzione sulla strutturazione di tale comunità nel processo di decomposizione.

L'obiettivo è studiare la complessità strutturale della comunità macrobentonica utilizzando e coniugando alcune metriche derivanti dalla teoria dell'informazione e dalla network analysis e proporre un indice integrato di complessità, in modo da poter attuare confronti spazio-temporali tra le comunità, con la finalità di ottenere informazioni utili per la gestione e conservazione attiva degli ambienti artificiali di transizione

Gli studi strutturali forniscono utili indicazioni circa le potenziali interazioni inter-taxon e sulle possibili conseguenze della perdita di un taxon più o meno centrale rispetto ad altri. Tuttavia, accanto ad uno studio strutturale, risulta spesso necessario un'approccio di tipo funzionale, qui affrontato con lo studio delle modalità di strutturazione della comunità nel processo di decomposizione del detrito di *Phragmites australis*. Quindi, a partire dall'analisi della comunità macrobentonica, si estende lo studio a scala di rete trofica, analizzando la strutturazione della comunità macrodetritivora su un substrato detritico al variare della salinità, con l'obiettivo di individuare quali siano le proprietà strutturali funzionalmente importanti per la comunità macrodetritivora e, quindi, studiare le relazione struttura-funzione.

Infine, per integrare lo studio sperimentale con valutazioni teoriche, si vuole formulare un modello dinamico che metta in relazione struttura e funzione, con l'obiettivo di fornire uno strumento teorico che consideri l'organizzazione della comunità come una variabile dinamica, dipendente dalla qualità e quantità della risorsa trofica disponibile.

I capitoli 1, 2 e 3 di questa tesi di dottorato forniscono un background teorico circa i più recenti sviluppi di modellistica ecologica, network analysis e teoria dell'informazione. Il capitolo 4 è stato incentrato sulle proprietà strutturali della comunità macrobentonica delle saline di Tarquinia al variare del gradiente salino in essa presente. Nel capitolo 5, si passa ad analizzare come tale comunità si organizza nel processo di colonizzazione del substrato detritico, in modo da poter effettuare confronti tra le proprietà strutturali dell'intera comunità e sulle modalità con cui tale comunità si organizza in presenza di un impulso di risorsa. Infine nel capitolo 6, esclusivamente teorico, si propone un semplice modello di un ecosistema a base detrito, con la finalità correlare struttura e funzione.

1. L'ECOLOGIA DEI SISTEMI A BASE DETRITO

1.1 INTRODUZIONE

Gli approcci tradizionali in ecologia tendono ad enfatizzare il trasferimento della produzione primaria attraverso i diversi livelli trofici.

Tuttavia la maggior parte della produzione primaria non viene consumata dagli erbivori, ma piuttosto torna all'ambiente come detrito per giocare un ruolo critico nell'organizzare e sostenere gli ecosistemi (Hairston e Hairston, 1993; Wetzel, 1995; Polis e Strong, 1996).

Il compartimento del detrito rappresenta la sede di accumulo di energia potenziale e nutrienti in uscita dal pascolo come perdita non predatoria. Energia e nutrienti vengono reintrodotti nel sistema attraverso la dissipazione del detrito organico, la cui prima fase è rappresentata dai processi decompositivi o “processing” (Petersen e Cummins, 1974). Le interazioni biologiche sembrano rappresentare i principali agenti di questa prima fase (Saunders, 1976), determinando nei sedimenti un mosaico eterogeneo di associazioni biologiche e relative velocità di decomposizione (Rossi *et al.*, 1983). Il detrito organico presente in un ecosistema acquatico è quindi costantemente in equilibrio dinamico con i processi di entrata e dissipazione. Uno spostamento dell'equilibrio, quantificabile con variazioni di velocità in uno dei processi coinvolti, implica effetti a cascata su altri compartimenti del sistema.

Il detrito influenza la struttura trofica e le dinamiche di comunità, ha il potenziale per sostenere una grande diversità di specie e supportare una maggiore biomassa di predatori e catene trofiche più lunghe rispetto a una comunità di soli autotrofi (Hairston e Hairston, 1993).

Il detrito può stabilizzare sia il flusso di energia che le dinamiche delle popolazioni consumatrici, può modificare l'efficienza di trasferimento lungo i livelli trofici e aumentare la persistenza di specie e la stabilità della rete trofica in configurazioni che sarebbero altrimenti instabili. Inoltre il detrito altera l'habitat anche fisicamente (Schindler, 1990; Williamson *et al.*, 1999) facilitando alcune specie ed inibendone altre (Peterson e Pickett, 1995).

Sebbene il detrito avesse un ruolo centrale nell'organizzazione delle comunità, molte teorie ecologiche sono state basate su modelli che includono solo la materia vivente.

Quando Lindeman (1942) ha proposto il concetto di catene trofiche in ecosistemi acquatici, la sua considerazione del detrito (che egli definisce “ooze”) ha marcato un significativo distacco dal pensiero contemporaneo. Il suo lavoro è stato fondamentale nel riconoscere il detrito come centrale per il flusso di energia entro gli ecosistemi.

Teal (1962) e Odum (1969) hanno enfatizzato l'importanza del detrito nel supportare le reti trofiche, portando a un ecosistema che compartimentalizza le interazioni trofiche e il flusso energetico nelle reti trofiche lungo la catena del pascolo (dove l'energia origina dai produttori primari in vita) e la catena del detrito (dove l'energia proviene dalla materia organica morta).

Ne risulta che alcune delle fondamentali questioni in ecologia, dalla struttura delle reti trofiche e la lunghezza delle catene trofiche, alle dinamiche delle cascate trofiche, possono avere differenti interpretazioni dal momento in cui il detrito è incluso come componente centrale dell'ecosistema.

1.2 DEFINIZIONE DI DETRITO

Ci sono molte definizioni di detrito in letteratura. Una definizione funzionale di valore generale definisce il detrito come “perdite non-predatorie di carbonio organico uscenti da ciascun livello trofico (incluse secrezione, digestione, escrezione) o input provenienti da sorgenti esterne all'ecosistema che entrano o circolano nel sistema (carbonio organico alloctono)”, (Wetzel *et al.*, 1972). Swift *et al.* (1979) hanno fornito uno dei lavori più completi sul detrito, focalizzandosi sugli attributi fisici come le dimensioni, sulla qualità chimica e sulle sue interazioni con gli organismi.

Il detrito può essere definito come qualsiasi forma di materia organica non vivente, che include diversi tipi di tessuti di piante e di animali, così come i prodotti secreti, escreti o essudati dagli organismi. La relativa importanza di queste forme di detrito, in termini di origine, grandezza e composizione chimica varia negli ecosistemi (Moore *et al.*, 2004).

Negli studi sulla dinamica decompositiva degli ecosistemi acquatici, il detrito viene suddiviso, in base alla classificazione dimensionale proposta da Cummins e Klug nel 1979, in:

- materiale organico disciolto (DOM), con diametro inferiore a 0,5 μm , che comprende la materia organica idrosolubile derivante dai processi di lisciviazione del detrito;
- materiale organico finemente particolato (FPOM), con diametro compreso tra 0,5 μm e 1 mm, che comprende, per esempio, i frammenti di foglie e le feci dei detritivori;
- materiale organico grossolanamente particolato (CPOM), con diametro superiore a 1 mm, che comprende foglie intere e frammenti di esse, rami, semi, fiori e germogli. Questa classe di detrito rappresenta una rilevante sorgente di materia organica per i bacini lacustri e per i bacini salmastri come le saline.

Le dimensioni del detrito organico sono variabili unidirezionalmente secondo la seguente dinamica:

$$\text{CPOM} > \text{FPOM} > \text{DOM}$$

Queste frazioni sono in equilibrio dinamico, nel senso che il detrito grossolano viene convertito a materiale particolato fine, mentre le forme disciolte del detrito sono continuamente filtrate da tutte le altre frazioni. Inoltre, tramite l'aggregazione, il detrito disciolto può essere risintetizzato in frazioni particolate e i piccoli particolati si accumulano in complessi più grandi.

Il detrito può essere anche classificato in base alla composizione chimica, che riflette la sua origine. Da questo punto di vista il detrito comprende i polimeri delle pareti cellulari delle piante (cellulosa, emicellulosa, lignina) e dei funghi (chitina, tannini e melanina), oltre che biomolecole quali i grassi, gli acidi nucleici, le proteine, altri polisaccaridi e costituenti monomerici di questi polimeri: acidi grassi, zuccheri, amminoacidi, nucleotidi e nucleosidi.

Alcune proprietà della massa di detrito che riflettono la composizione chimica, come il rapporto C:N, il contenuto di lignina e il contenuto di nutrienti, sono di solito degli indicatori di decomposizione di detrito deposto recentemente (Swift *et al.*, 1979; Coleman *et al.*, 1983).

1.3 CATENA TROFICA A BASE DETRITO

Relativamente alla composizione funzionale della comunità detritivora, in una catena trofica a base di detrito, negli ambienti di acque interne, si distinguono i seguenti quattro elementi:

- l'elemento basale, costituito da materia organica morta di origine vegetale o, secondariamente, animale;
- i consumatori primari del detrito, ovvero i decompositori (funghi e batteri);
- i consumatori secondari del detrito, ovvero i micro ed i macrodetritivori;
- i consumatori terziari, ovvero i predatori a ridotta vagilità (Pomeroy, 1980).

A questi quattro elementi funzionali può aggiungersi, secondo una visione lineare delle catene alimentari, un quinto elemento: i predatori a maggiore vagilità, i quali a loro volta, possono essere predati da altri vertebrati (Cerfolli e Rossi, 1995). In una rete trofica di detrito è anche possibile osservare organismi che si alimentano sia di materia organica di origine vegetale morta che di vegetali o parti di essi viventi; oppure predatori terminali che si nutrono sia di animali appartenenti alla catena di pascolo che di animali appartenenti alla catena del detrito. In entrambi i casi la rete a base di detrito risulta interconnessa con la rete di pascolo (Mann, 1988).

Il detrito costituisce un vero e proprio habitat (Pomeroy, 1980), è un componente integrale alle attività dell'ecosistema e modifica la struttura fisica influenzando parametri quali umidità, luce e temperatura.

Gli organismi in decomposizione possono ospitare intere reti trofiche, con materiali che passano attraverso diversi livelli trofici prima di mineralizzarsi completamente.

Nei sistemi acquatici pelagici, le forme particolate e disciolte di detrito agiscono come strutture fisiche tali da influenzare la penetrazione della luce e la temperatura entro la colonna d'acqua. Molti estuari, fiumi, laghi ricchi di nutrienti e laghi alimentati dall'acqua glaciale di fusione sono torbidi a causa dell'alta concentrazione di detrito particolato. L'attenuazione di luce da parte del detrito particolato sospeso nella colonna d'acqua riduce il tasso fotosintetico e l'efficienza di alimentazione di quei predatori che sono orientati dalla visuale.

Nei laghi il DOC (carbonio organico disciolto) diminuisce la radiazione fotosintetica e quindi riduce la produzione primaria, attenua la luce infrarossa (la principale fonte di calore), diminuisce la profondità di miscelazione, riduce la luce UV e modifica la profondità del termoclino, alterando la struttura e la funzione delle comunità negli ecosistemi acquatici (Schindler e Curtis, 1997; Williamson *et al.*, 2001).

La quantità di energia che fluisce attraverso la catena del detrito può uguagliare o eccedere quella che passa nella catena del pascolo (Hairston e Hairston, 1993; Wetzel, 1995; Cole *et al.*, 2000; Cole e Caraco, 2001). Alcune reti trofiche, come quelle delle cave, piccoli ruscelli negli spartiacque delle foreste, sono basate quasi interamente sul detrito (Hunt *et al.*, 1987; Wallace *et al.*, 1997). Per altre reti trofiche la catena del detrito influenza comunque fortemente la struttura e le dinamiche della catena del pascolo, fornendo energia che può sostenere densità più alte di consumatori rispetto a quelle che sarebbero altrimenti state mantenute in presenza della sola energia derivante dalla catena del pascolo (Polis *et al.*, 1997; Moore *et al.*, 2004). Ci sono situazioni in cui i produttori primari si affidano alla mineralizzazione del detrito per ricevere i nutrienti limitanti (Coleman *et al.*, 1983).

Il detrito è stato largamente trattato come risorsa statica e omogenea (Odum, 1963; Wetzel, 1995). Gli ecologi devono necessariamente riconoscere i legami tra il detrito e le altre componenti dei sistemi viventi e, quindi, anche l'eterogeneità e l'ontogenesi delle risorse detritiche.

Il concetto di ontogenesi si concentra sia sulla natura eterogenea del detrito, che è insita nel suo stato costante di flusso, sia sulle modificazioni che avvengono durante il processo di decomposizione.

L'ontogenesi, quindi, include i grandi cambiamenti nella dimensione delle particelle e nella composizione chimica, così come il processo che implica l'assorbimento immediato dei materiali più labili da parte dei consumatori, ai minimi cambiamenti nei materiali recalcitranti che possono essere più importanti sotto il profilo strutturale piuttosto che come risorsa trofica.

Infatti il detrito può associarsi con minerali o altro materiale non detritico influenzando la disponibilità fisica del detrito per gli organismi.

Variazioni nelle dimensioni delle particelle e/o nella composizione chimica (rapporto C:N) possono essere utili per esprimere l'eterogeneità detritica, che varia da forme labili a recalcitranti. Allo stesso modo, i cambiamenti nella composizione riflettono modificazioni nella qualità e nella colonizzazione da parte degli organismi.

Il detrito entra nel sistema come materiale complesso. Dopo e/o contemporaneamente alla lisciviazione (così è chiamato il fenomeno abiotico di perdita, da parte del substrato, delle sostanze idrosolubili), il detrito (POM) è colonizzato da una microflora che ne condiziona la trama e ne comporta la trasformazione in energia, sostanze minerali semplici, biomassa microbica e DOM. Con il procedere del processo ontogenetico, la diversità dei materiali si riduce, dato che i componenti più labili vengono consumati mentre i costituenti recalcitranti permangono.

I principali componenti della sostanza organica morta sono, in ordine crescente di resistenza alla decomposizione: zucchero, amido, emicellulose, pectine, proteine, cellulosa, lignine, suberine e cutine. Quindi, dopo una rapida degradazione iniziale dello zucchero, la decomposizione procede più lentamente, e implica microrganismi specialisti che sono capaci di utilizzare le cellulose e le lignine e di degradare le proteine più complesse, la suberina e la cuticola. La maggior parte delle specie di microrganismi decompositori è relativamente specializzata: infatti la maggior parte di esse è capace di affrontare soltanto un numero limitato di substrati. È la diversità delle specie implicate che permette la decomposizione dei tessuti strutturalmente e chimicamente complessi del corpo morto di una pianta o di un animale (Begon *et al.*, 1989). La microflora, condizionando il materiale detritico vegetale (Barlocher e Kendrick, 1981), diventa un tutt'uno con quest'ultimo trasformandosi in una risorsa trofica per diversi macroinvertebrati (comunità detritivora).

I detritivori acquatici vengono classificati secondo il loro ruolo funzionale. Cummins (1974) ideò uno schema che riconosce quattro categorie principali di consumatore invertebrato nei corsi d'acqua.

- I frammentatori (**shredders**) sono detritivori che si nutrono di sostanza organica particolata grossolana e, durante l'alimentazione, servono a frammentare la sostanza.
- I collettori (**collectors**) si nutrono di sostanza organica particolata fine. Sono definite due sottocategorie di collettori: i collettori-raccoglitori (collector-gatherers) si procurano particelle organiche morte dai detriti macroscopici e dai sedimenti sul letto dei corsi d'acqua, mentre i collettori-filtratori (collector-filterers) setacciano piccole particelle dalla colonna d'acqua fluente.
- I pascolatori-raschiatori (**grazer-scrapers**) hanno parti boccali atte a raschiare e consumare lo strato organico attaccato a rocce e sassi e costituito da alghe attaccate e sostanza organica morta adsorbita alla superficie del substrato.
- L'ultima categoria di invertebrati è quella dei carnivori (Begon *et al.*, 1989).

La natura non vivente del detrito influenza la struttura e le dinamiche delle specie viventi, che dipendono da esso come fonte di energia, in tre importanti modi:

1. a differenza degli organismi viventi, il detrito non si riproduce, non ha influenza direttamente sull'input di nuovo materiale; questa densità-indipendenza nella quantità di accumulo di detrito esemplifica un processo donor-controlled (Pimm, 1982).
2. La sua ontogenesi è dipendente, in parte, dalle azioni delle altre specie, nel momento in cui il detrito (consumato) subisce trasformazioni tali da decomporlo da una forma a un'altra.
3. Infine il detrito non richiede energia per il suo mantenimento, quindi ha la capacità di fungere da riserva di energia o integrare l'energia necessaria ai consumatori.

1.4 IL PROCESSO DI DECOMPOSIZIONE

In ogni ecosistema la condizione di equilibrio della biomassa detritica in tutte le sue forme dimensionali è garantita da un bilanciamento tra le entrate e le uscite. In sistemi sia lentiche che lotiche è stato osservato che i processi di degradazione ed utilizzo del detrito particolato sono più intensi o, comunque, permangono attivamente, in periodi stagionali posticipati rispetto alla temporalità dell'entrata del detrito (Rossi *et al.*, 1983). È stato inoltre supposto che una gradualità temporale nell'utilizzazione del detrito, dato che influenza il rilascio dei nutrienti dal detrito stesso, funzioni da controllo sulla produzione primaria lacustre (Saunders, 1972).

Negli ecosistemi acquatici il principale meccanismo di uscita del detrito è rappresentato dal processo di decomposizione che riduce i composti organici ad alto peso molecolare in composti a più basso peso molecolare, fino alla completa trasformazione in nutrienti inorganici.

Lo studio del processo decompositivo del detrito organico può essere analizzato come interazione tra substrato organico e microrganismi. Il tasso di decomposizione può essere rappresentato da una reazione bimolecolare del secondo ordine tra substrato ed enzima (Saunders, 1980):

$$-\frac{dS}{dt} = c_1 S \cdot c_2 B \quad (1.1)$$

dove S è la concentrazione di substrato, B è la concentrazione dei batteri, c_1 e c_2 sono coefficienti che dipendono dalla concentrazione di nutrienti, dalla temperatura e dalla concentrazione di ossigeno.

Poiché la velocità di reazione è funzione delle concentrazioni di substrato e degli enzimi, l'andamento della cinetica di reazione varierà secondo la velocità di entrata del substrato e secondo la concentrazione effettiva degli enzimi, nonché secondo la natura sia del substrato che del sistema enzimatico. Inoltre altre variabili quali la temperatura, la concentrazione di ossigeno e nutrienti, influenzano la velocità di reazione. Gli effetti di queste variabili compaiono nei coefficienti c_1 e c_2 . Tali variabili costituiscono gli operatori di controllo per il sistema di reazione della decomposizione. I coefficienti c_1 e c_2 non sono dunque costanti ma variano in funzione di quelle variabili di controllo e sono rappresentativi della natura dinamica di ogni sistema naturale (es. dinamica stagionale).

È da notare che in questa descrizione della dinamica della decomposizione non si fa riferimento esplicito ai consumatori detritivori non microbici, come operatori di controllo della reazione.

Durante il processo di decomposizione una parte della materia organica è immagazzinata come biomassa animale e una parte viene trasformata direttamente in CO_2

La decomposizione presenta due caratteristiche principali:

- la perdita in peso del materiale vegetale particolato;
- la frammentazione del materiale particolato in classi dimensionali inferiori.

Molti studi hanno confrontato la decomposizione di diversi tipi di detrito in differenti condizioni ambientali adattando un'equazione alle curve di decadimento, e poi comparando il valore del coefficiente dell'equazione per le varie curve (Petersen e Cummins, 1974; Carpenter e Adams, 1979).

Vengono correntemente usate diverse equazioni per l'andamento nel tempo della decomposizione, ma quella che sembra meglio rappresentare il processo di decomposizione è stata descritta da Olson (1963). Secondo tale modello, assimilabile ad una curva esponenziale negativa, la perdita in peso nel tempo del materiale detritico può essere espressa con la seguente formulazione:

$$W_t = W_0 \cdot e^{-K \cdot t} \quad (1.2)$$

dove W_0 è il peso secco iniziale (*grammi*), W_t è il peso secco del detrito al tempo t , K è il tasso di decomposizione (gg^{-1}), t (gg) è il tempo di esposizione ai processi decompositivi.

Secondo questa equazione la curva tende a diminuire avvicinandosi asintoticamente ad alcuni valori costanti.

Il modello esponenziale negativo si è sviluppato sull'assunto che la perdita in peso sia una frazione costante nel tempo della quantità di materia che rimane. Ma sperimentalmente si è visto che raramente il valore di K è costante, di conseguenza le curve di decomposizione non sempre seguono l'andamento teorico (Webster e Benfield, 1986). A partire dall'equazione di Olson è possibile ricavare il tempo di emivita ($t_{1/2}$), cioè il tempo necessario perché la massa si riduca al 50 % del suo peso iniziale:

$$t_{1/2} = \frac{\log 2}{K} \quad (1.3)$$

L'equazione esponenziale presuppone che l'intero detrito consista in due parti, una refrattaria (R) ed una labile (L) così che:

$$W_t = L(t) + R(t) \quad (1.4)$$

Le porzioni refrattarie e quelle labili non sono soggette ad interconversione durante il processo decompositivo. Una frazione K_r e K_l delle due porzioni decade in ogni unità di tempo (Lousier e Parkinson, 1976).

Le variabili che influenzano la velocità dei processi decompositivi possono essere distinte in interne (caratteristiche chimico-fisiche del detrito) e in esterne (caratteristiche ambientali). Gli studi condotti sulla decomposizione hanno mostrato velocità di decomposizione diverse a seconda del tipo di substrato considerato.

In base ai valori di K la decomposizione può essere classificata come:

- Decomposizione lenta $K < 0,005$
- Decomposizione media $0,005 < K < 0,010$
- Decomposizione veloce $K > 0,010$

Le differenti velocità dipendono da fattori strutturali tipici del substrato, da fattori ecologici, quali la presenza o assenza di detritivori, e da fattori chimico-fisici come temperatura e ossigeno.

Il fatto che substrati organici diversi possano avere differenti velocità di decomposizione suggerisce che detriti distinti possano esercitare differenti tipi di controllo sugli organismi produttori e decompositori (Saunders, 1976).

2. SISTEMI DINAMICI PER L'ECOLOGIA

La teoria dei sistemi dinamici è una scienza nata con la definizione del matematico francese Jules Henri Poincaré che, a cavallo tra il 1800 e il 1900, fu il primo a formalizzare la teoria dei sistemi dinamici. Da allora l'utilizzo di queste tecniche analitiche è di supporto alla descrizione dei principali fenomeni fisici, dalla fisica delle particelle alla meccanica del continuo, dalla dinamica del volo alla teoria del controllo.

Un sistema può essere definito come un insieme di elementi che interagiscono tra di loro e con l'ambiente esterno. L'analisi compartimentale è un approccio utilizzato per modellare i sistemi fisico-chimici che si è rivelato molto adatto anche nello studio dei sistemi ecologici.

L'approccio compartimentale è stato descritto in dettaglio da Sheppard (1962), Jacquez (1979) e Anderson (1983). La modellistica compartimentale assume che un sistema possa essere diviso in un numero finito di pool o compartimenti, ciascuno dei quali è omogeneo internamente e connesso agli altri compartimenti. A ciascun compartimento è associata una variabile che rappresenta una quantità di materia, energia, nutrienti o informazione a un determinato tempo.

Con tale approccio sistemico gli obiettivi di conoscenza qualitativa e quantitativa sono convertiti in predizioni e spiegazione del comportamento, struttura, funzione ed organizzazione dell'ecosistema. La modellizzazione ecosistemica prevede i seguenti passaggi (Halfon, 1979): i) scegliere i confini concettuali e fisici del sistema da studiare; ii) identificare le componenti del sistema, ossia le variabili di stato che sono in grado di descriverlo in modo univoco; iii) identificare le interazioni tra le componenti del sistema e i fattori che controllano tali interazioni; iv) descrivere le interazioni in forma matematica

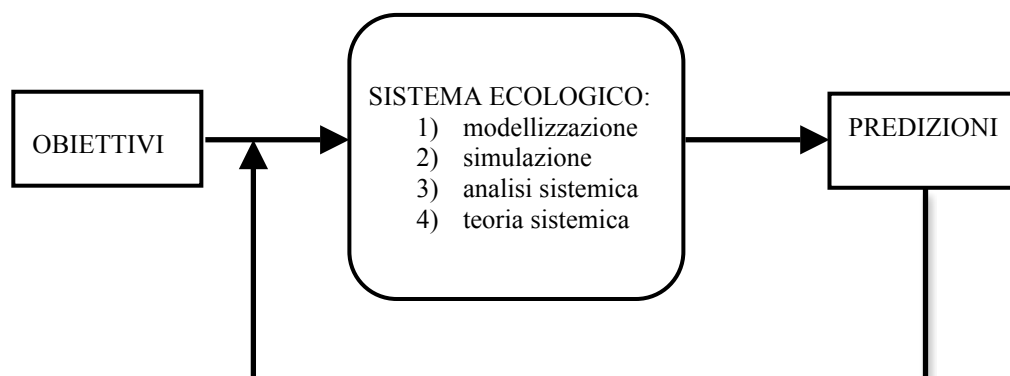


Figura 2.1 Metodo per la costruzione di un modello

Il sistema dinamico è, dunque, una formalizzazione matematica di un insieme di regole che descrivono la dipendenza temporale dello stato di un sistema che si vuole osservare.

Per i sistemi ecologici, così come per tutti i sistemi complessi, la prima difficoltà consiste nella definizione delle variabili di stato: la complessità delle interazioni che caratterizzano l'insieme dei fenomeni ecologici necessita una prima semplificazione che riduca il numero delle variabili, selezionando quelle che hanno maggior peso per la dinamica che si vuole osservare. La scelta dei compartimenti e il livello di aggregazione necessario a modellare un ecosistema dipende dall'obiettivo dell'esercizio modellistico e dalle informazioni disponibili.

Il complesso di relazioni matematiche che descrive un sistema dinamico è ben rappresentato da un sistema di equazioni differenziali lineari o non lineari, che nella forma generale possono essere scritte nel seguente modo:

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, t) \\ x(t = 0) = x_0 \end{cases} \quad (2.1)$$

dove: x è il vettore delle variabili di stato $f(x, t)$ è la matrice di evoluzione del sistema e x_0 è il complesso di condizioni iniziali dalle quali evolve il sistema (problema di Cauchy).

L'integrazione del sistema di equazioni differenziali fornisce, assegnato un insieme di condizioni iniziali, tutti i futuri stati del sistema che sono descritti dalle cosiddette traiettorie ed orbite all'interno dello spazio delle variabili di stato, detto *spazio delle fasi*.

L'integrazione analitica di sistemi di equazioni differenziali è possibile solo per sistemi lineari o non lineari molto semplici. Nel caso di sistemi complessi non lineari è necessario implementare metodi di integrazione numerica utilizzando software matematici.

La conoscenza delle singole traiettorie di evoluzione diventa poco significativa per quei sistemi che presentano fenomeni di biforcazione. Il fenomeno di biforcazione si osserva quando una piccola variazione nel valore dei parametri determina un'immediata modifica topologica dell'evoluzione attesa del sistema.

I fenomeni di biforcazione possono essere locali, quando causano piccole variazioni dei punti di equilibrio che restano prossimi all'equilibrio originale del sistema, mentre diventano biforcazioni globali quando le variazioni comportano il completo stravolgimento delle orbite del sistema, che non sono più confinabili in regioni prossime alle orbite descritte da quello originale. I fenomeni di biforcazione costituiscono condizione necessaria ma non sufficiente per la generazione del caos deterministico.

La discussione sulla dipendenza dei parametri va, in generale, fatta su equazioni rese adimensionali da opportuni cambiamenti di variabili. In questo modo i parametri stessi diventano numeri puri ed il loro valore non dipende dalla scelta delle unità di misura.

Nell'analisi delle possibili evoluzioni del sistema è fondamentale individuare eventuali dinamiche caratteristiche o luoghi geometrici verso i quali convergono, per un tempo di evoluzione sufficientemente lungo, le traiettorie del sistema. Questi luoghi geometrici sono detti “attrattori” e possono essere punti, linee o superfici che, all'interno dello spazio delle fasi, si comportano come elementi attrattivi o repulsivi per le dinamiche del sistema. L'esistenza di eventuali attrattori costituisce un elemento fondamentale di comprensione dei sistemi dinamici e della loro eventuale deriva caotica (Bischi *et al.*, 2003; Da Canal, 2008).

Studi interdisciplinari che combinano gli esperimenti con la modellistica, sono necessari per conoscere non solo le componenti, ma anche i processi e i meccanismi di funzionamento degli ecosistemi (Thébault e Salençon, 1993; Jørgensen, 1994). I modelli matematici forniscono agli ecologi l'opportunità di considerare e stimare l'influenza di molti fattori biologici, chimici e fisici e la relazione tra essi (Jørgensen e Koryavov, 1990). I modelli rivelano anche le proprietà e le leggi dell'intero ecosistema così che è possibile capire le reazioni ecologiche alle perturbazioni a livello sistemico (Jørgensen, 1992). Queste leggi possono essere quantificate come proprietà emergenti e questo può aiutare a capire l'auto-organizzazione, lo sviluppo e l'evoluzione dell'ecosistema.

Lo studio dei processi ecosistemici può riguardare, ad esempio, la quantità di energia solare intrappolata dall'attività fotosintetica; come questa energia fluisce attraverso le reti trofiche; oppure come la diversità di specie o la numerosità dei gruppi funzionali possa influenzare la velocità della decomposizione del materiale organico; o ancora, se la biodiversità o la ridondanza possa influire sulla risposta del sistema a perturbazioni (stabilità di resistenza e di resilienza) (Pimm, 1982; Martínez, 1992).

In tal senso, l'analisi del processo di decomposizione ha un ruolo centrale per la comprensione del funzionamento dell'ecosistema. Infatti l'andamento di questo processo risulta influenzato dalle caratteristiche sia abiotiche che biotiche del sistema.

In tale contesto si comprende bene come le modificazioni, naturali e antropiche, che interessano parametri chimico-fisici e biologici, si ripercuotano sul processo ecosistemico della decomposizione e quindi sulla salute dell'ecosistema stesso.

2.1 MODELLI DINAMICI DI ECOSISTEMI A BASE DETRITO

Generalmente per descrivere la dinamica dei sistemi, si utilizza l'equazione Lotka-Volterra:

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i \left(b_i + \sum a_{ij} X_j \right) \quad (2.2)$$

dove a_{ij} indica gli effetti che la specie (o comparto) i ha sulla specie (o comparto) j ; il segno di a_{ij} fornisce informazioni sulle connessioni entro il sistema. Se al tempo t la specie i è consumata dalla specie j , allora $a_{ij} < 0$ e $a_{ji} > 0$. Questo vuol dire che la specie j ha un impatto negativo sulla specie i o che la specie i ha un impatto positivo sulla specie j . Se, invece, due specie non interagiscono direttamente, allora $a_{ij} = 0$. Il termine a_{ii} è negativo se la specie si autoregola.

Per specie si intende un'unità tassonomico-funzionale (ecospecie) ben definita o un compartimento omogeneo ben individuabile all'interno dell'ecosistema (esempi: il macrobentos, il fitoplancton, le prede, i predatori, ecc).

Questo modello generale, che esemplifica relazioni di tipo top-down (riconducibili ai sistemi Lotka-Volterra) può essere modificato considerando un controllo di tipo bottom-up (o donor-control).

Il termine "donor-control" è stato utilizzato per primo da Pimm (1982) in relazione ai sistemi donatore-consumatore. Nella dinamica donor-control i consumatori utilizzano una risorsa sulla cui abbondanza non hanno controllo. Questo può essere il caso estremo di quando i predatori catturano solo gli animali che stanno per morire a causa di altri motivi, come l'età e l'inedia, o che trovano già morti; o ancora, del detrito vegetale, che dopo l'abscissione autunnale, contribuisce a formare la lettiera, o dello strato di foglie galleggianti e le cui quantità contribuiscono a regolare le densità dei detritivori.

In questo caso il donatore controlla la densità della popolazione ricevente ma non vale l'inverso. Matematicamente questo comporta che l'equazione del donatore non dipende esplicitamente dalla densità del consumatore. Quindi, la densità di equilibrio del donatore segue direttamente i cambiamenti nella capacità portante del donatore stesso, che è in contrasto con quanto si verifica nei sistemi dominati da un controllo top-down, come i modelli in cui la densità del donatore dipende dal consumatore.

Il sistema donor-control è nato dalla necessità di distinguere la dinamica di detritivori e decompositori dalle categorie degli erbivori, carnivori e parassiti, le quali influenzano tutte direttamente la velocità con cui vengono prodotte le loro risorse. A differenza di questi gruppi, i detritivori e i decompositori non controllano la velocità con cui le loro risorse vengono rese disponibili o si rigenerano; essi dipendono totalmente dalla velocità con cui qualche altra forza (senescenza, malattia, caduta delle foglie dagli alberi) libera la risorsa di cui vivono.

La dinamica donor-control si configura come un caso particolare delle funzioni Lotka-Volterra. Le equazioni differenziali che descrivono la dinamica donatore-consumatore diventano le seguenti:

$$\begin{aligned}\dot{X}_1 &= X_1(b_1 - a_{11}X_1) \\ \dot{X}_2 &= X_2\left[b_2 - a_{21}\left(\frac{X_2}{a_{11}X_1}\right)\right]\end{aligned}\tag{2.3}$$

dove X_1 e X_2 sono, rispettivamente, le densità di donatore e consumatore, b_1 e b_2 rappresentano i tassi di nascita di donatore e consumatore (Pimm, 1982).

Si noti che la variazione nella densità del donatore non dipende esplicitamente dalla densità del consumatore, dato che non compare il termine X_2 nell'equazione differenziale del donatore. La densità di equilibrio del donatore, che si ottiene ponendo uguale a zero l'equazione differenziale che esplicita la dinamica del donatore, non dipende dalla densità del consumatore. Infatti:

$$\begin{aligned}X_1(b_1 - a_{11}X_1) &= 0 \\ X_1^* &= \frac{b_1}{a_{11}}\end{aligned}\tag{2.4}$$

La dinamica donor-control si ottiene tramite modificazioni delle equazioni Lotka-Volterra ma le conseguenze ecologiche che ne risultano sono molto diverse. La rimozione del consumatore provoca una modificazione nell'equilibrio del donatore, cosa che, invece, non accade con una dinamica donor-control.

Il sistema donor-control non è applicabile solo ai decompositori e detritivori. Nella letteratura ecologica il termine “donor-control” è stato esteso a comprendere applicazioni più ampie. Alcuni autori ritengono che i sistemi possono mostrare controllo bottom-up, in cui le dinamiche delle reti trofiche sono controllate dall'input del livello di risorsa (DeAngelis, 1992; Cerfolli e Rossi, 1995).

Il problema di questi modelli sta nel fatto che essi non considerano il ruolo funzionale delle specie nel consumo della risorsa.

Il detrito influenza la densità della popolazione ricevente e la diversità funzionale e la strutturazione della popolazione detritivora influenzano fortemente la velocità con la quale il detrito viene consumato (Srivastava *et al*, 2009). Nel modello donor-controlled di Pimm la dinamica della perdita in peso del detrito dipende unicamente dalle caratteristiche del detrito stesso, escludendo completamente il controllo top-down. Sarebbe necessario includere, nei modelli, anche l'effetto che la composizione strutturale della comunità detritivora esercita sul tasso di consumo.

Finora questi aspetti raramente sono stati presi in considerazione nella modellistica delle reti trofiche a base detrito, mentre esistono molti studi sperimentali a sostegno dell'importanza dell'organizzazione strutturale dei detritivori per l'efficienza del processo decompositivo (Dangles e Malmqvist, 2004; Srivastava *et al.*, 2009).

2.2 CONCETTO DI STABILITÀ

Uno dei problemi centrali in ecologia è capire come prevedere l'evoluzione di un ecosistema perturbato. Bisogna misurare determinate proprietà del sistema prima che esso subisca una perturbazione e allora, in base ai risultati delle misure, essere in grado di predire come il sistema potrebbe rispondere a un eventuale disturbo.

Per questa ragione molti sforzi si sono diretti all'individuazione di quali siano le proprietà degli ecosistemi che tendono ad aumentarne la stabilità contro stress provenienti dall'esterno. Tali proprietà si chiamano indicatori di stabilità.

La stabilità è uno dei termini più discussi in ecologia (Grimm e Wissel, 1997, McCann, 2000). I concetti di stabilità, derivati dalla matematica e dalla fisica, sono adatti solo per caratterizzare il comportamento dinamico di sistemi semplici, ma i sistemi ecologici non sono semplici sistemi dinamici (Grimm *et al.*, 1992). Per sistema dinamico semplice si intende un sistema in cui le variabili di stato e i disturbi possibili sono, a causa della semplicità del sistema, definiti senza ambiguità. Ci sono pochi gradi di libertà nella descrizione di questi sistemi semplici. I sistemi ecologici, invece, necessitano di molti gradi di libertà per la loro descrizione: i disturbi possono influenzare ciascuna variabile in modo differente, in base alla forza, frequenza, modello spazio-temporale dei disturbi stessi.

Sono state proposte diverse definizioni di stabilità (Grimm *et al.*, 1992; May, 1973; Orians, 1975) e di possibili indicatori di stabilità ecosistemica (Halfon, 1979).

Infatti il concetto di stabilità è sicuramente quello più importante per quanto riguarda i sistemi dinamici. Gli aggettivi stabile e instabile sono correntemente usati nella pratica e tutti si riferiscono, parlando di stabilità, ad un sistema che abbia un funzionamento alquanto insensibile nei confronti di qualche perturbazione o di qualche cambiamento delle condizioni ambientali.

Quindi la stabilità permette di conoscere il comportamento del sistema di fronte alle perturbazioni che si possono verificare in esso. Con il termine perturbazione si indica qualsiasi variazione dei valori degli stati o degli ingressi in un determinato istante, rispetto ai valori teorici previsti. Si ottiene, così, un movimento perturbato che differisce dal movimento nominale che è quello effettuato dal sistema in condizioni di non perturbazione. Intuitivamente il sistema è in movimento stabile se il movimento perturbato rimane quanto più vicino possibile al movimento nominale; ossia la distanza tra i due movimenti rimane limitata per t che tende ad infinito.

In generale la stabilità di un movimento in un certo punto del sistema non implica necessariamente la totale stabilità, ossia se il sistema presenta un movimento stabile in un punto può darsi che esista un altro punto in cui esso non lo sia (questo vale solo per sistemi non lineari; per i sistemi lineari tutti i movimenti presentano le stesse caratteristiche di stabilità).

Uno stato di equilibrio è una particolare situazione di movimento in cui questo rimane costante nel tempo.

In un sistema può esistere un solo equilibrio oppure possono presentarsi più stati di equilibrio.

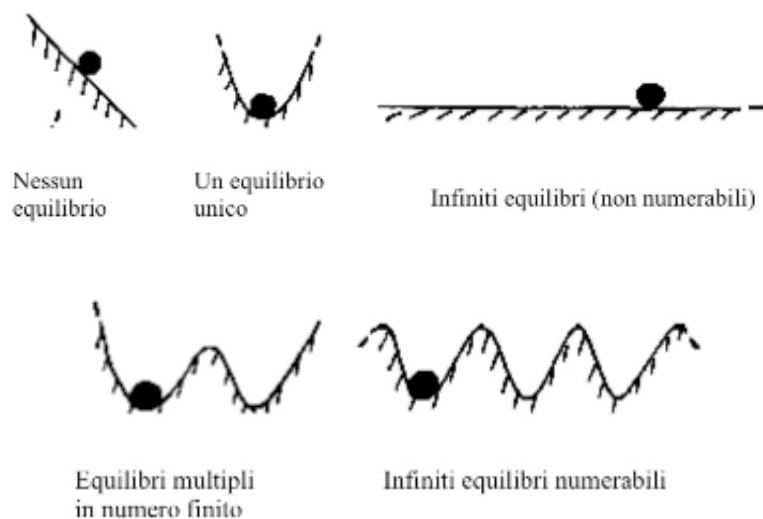


Figura 2.2 Stati di equilibrio

Uno stato di equilibrio è stabile se il movimento del sistema in seguito a una perturbazione non modificherà sostanzialmente il proprio movimento, ossia avrà più o meno la stessa evoluzione anche nello stato perturbato.

È possibile introdurre una definizione di stabilità che permetta al sistema di rispondere ad una perturbazione di stato con un movimento stabile e di tornare alle condizioni iniziali dopo un certo periodo di tempo più o meno grande. Questo tipo di stabilità è detta stabilità asintotica. Essa è una caratteristica molto più forte della stabilità semplice perché permette di far tornare il sistema nello stato iniziale dopo averlo sottoposto ad una perturbazione. Ciò fa sì che il sistema sia poco influenzato dai disturbi esterni.

2.3 STABILITÀ DEI SISTEMI DINAMICI E AUTOVALORI

I sistemi differenziali sono l'espressione matematica di una molteplicità di fenomeni, e hanno applicazioni in tutte le branche della scienza. Essi offrono la possibilità di fare previsioni sull'evoluzione del sistema.

Un sistema dinamico esprime la variabilità di uno stato nel tempo. Il tempo può essere rappresentato come continuo o discreto.

Il sistema dinamico è la legge che esprime la variazione nel tempo, la sua soluzione è l'insieme delle orbite in funzione delle condizioni iniziali. Un'orbita è una funzione che soddisfa l'equazione differenziale (Milani, 2002).

Il vettore:

$$\dot{\vec{X}}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)) \quad (2.5)$$

è formato dalle variabili $x_i(t)$ che, nel caso di sistemi ecologici, rappresentano una popolazione, un nutriente o un qualsiasi parametro di interesse che sia esprimibile come funzione rispetto al tempo.

Il sistema differenziale di ordine n corrispondente è il seguente:

$$\frac{d\vec{X}(t)}{dt} = F(\vec{X}(t)) \quad (2.6)$$

Il sistema si dice lineare se la derivata è legata alla funzione con una relazione lineare, ossia se esiste una matrice A , quadrata e di ordine n , tale che:

$$\frac{d\vec{X}(t)}{dt} = A\vec{X} \quad (2.7)$$

Per ottenere le soluzioni bisogna analizzare gli autovalori della matrice A (matrice Jacobiana nel caso di sistemi non lineari).

Si consideri il caso semplice dove sono presenti solo due variabili di stato x_1 e x_2 . Secondo il rapporto che intercorre tra gli autovalori, si distinguono tre casi.

1. Se gli autovalori sono positivi, il sistema è instabile: se perturbati, i valori si allontaneranno dal punto stazionario (il punto stazionario si trova ponendo: $\dot{x}_i = 0$). Il quadro delle fasi si presenta con un nodo instabile.

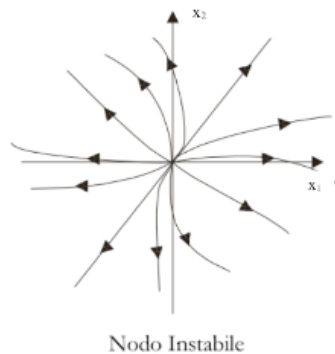


Figura 2.3 Nodo instabile nel caso di due variabili di stato

2. Se gli autovalori sono negativi, il sistema è stabile: i valori tenderanno ad avvicinarsi al punto stazionario. Nel quadro delle fasi si troverà un nodo stabile.

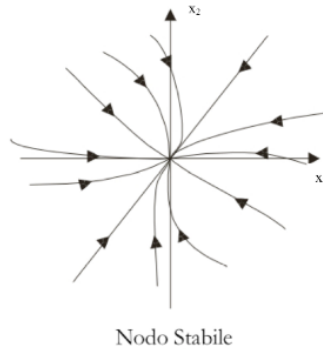


Figura 2.4 Nodo stabile nel caso di due variabili di stato

3. L'ultimo caso si ha per autovalori di segno discorde: $\lambda_1 > 0$; $\lambda_2 < 0$. Il sistema è instabile. Si individua un punto di sella.

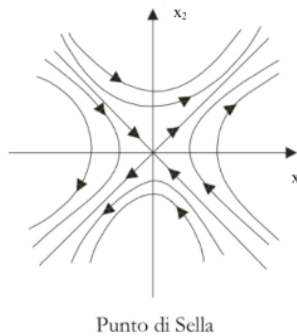


Figura 2.5 Punto di sella nel caso di due variabili di stato

Se la matrice A possiede autovalori complessi: $\lambda_1 = \alpha + i\beta$ $\lambda_2 = \alpha - i$, si classificherà il sistema secondo la natura della parte reale degli autovalori. Se $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) > 0$, il sistema è instabile. Il quadro delle fasi si rappresenta come un fuoco repulsivo.

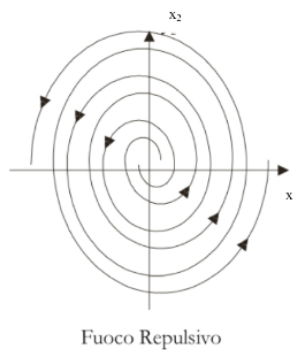


Figura 2.6 Fuoco repulsivo nel caso di due variabili di stato

Se $Re(\lambda_1), Re(\lambda_2) < 0$, il sistema è stabile. Nel quadro delle fasi si formerà un fuoco attrattivo.

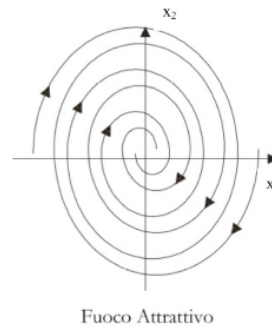


Figura 2.7 Fuoco attrattivo nel caso di due variabili di stato

Infine se $Re(\lambda_1)=Re(\lambda_2)=0$, il sistema ha un comportamento periodico, e nel piano delle orbite si forma un centro.

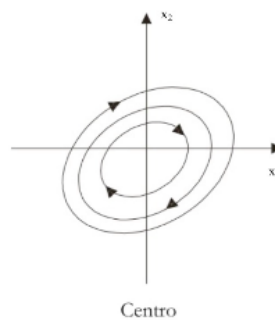


Figura 2.8 Centro nel caso di due variabili di stato

Quindi si può affermare che il sistema, se perturbato, torna al punto stazionario se e solo se gli autovalori sono negativi o complessi coniugati con parte reale negativa. Questo vale per i sistemi lineari, ma si possono estendere questi risultati ai sistemi non lineari.

Il teorema di linearizzazione afferma che se la matrice Jacobiana ha determinante non nullo e autovalori reali, o complessi coniugati con parte reale diversa da zero, allora nell'intorno del punto stazionario le soluzioni del sistema non lineare hanno lo stesso comportamento di quelle del sistema linearizzato.

Questo è ottenuto utilizzando lo sviluppo di Taylor per calcolare il comportamento del sistema non lineare nell'intorno di un punto stazionario, ovvero del sistema lineare in cui la matrice Jacobiana ha come coefficienti le derivate parziali di ogni variabile rispetto alle altre, valutate nel punto di equilibrio.

La linearizzazione di $\dot{x}=f(x, t)$ su una traiettoria $\hat{x}(t)$ è definita come:

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(\hat{x}(t), t) x_j \quad (2.8)$$

Si definisce sistema linearizzato nell'intorno di $\hat{x}(t)$ il sistema lineare che si ottiene troncando lo sviluppo di Taylor al primo ordine:

$$\partial \dot{x}(t) = J(\hat{x}) \partial x(t) \quad (2.9)$$

dove $J(\hat{x})$ è la matrice Jacobiana $n \times n$.

$$J(x) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} & \dots \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} & \dots \\ \dots & \dots & \dots \end{pmatrix} \quad (2.10)$$

2.4 DEFINIZIONE DI STABILITÀ DEI SISTEMI ECOLOGICI

Gli ecosistemi sono ricchi di reti di informazione comprendenti flussi di comunicazioni chimiche (relazioni trofiche) e fisiche (consumo energetico) che mettono in connessione tutte le parti e regolano il sistema come un tutt'uno. In questo senso i sistemi biologici hanno un'intrinseca natura cibernetica dato che i componenti degli ecosistemi sono associati in reti tramite vari messaggeri che sono analoghi al sistema nervoso del nostro cervello.

Definire la stabilità in ecologia è piuttosto complesso. Tutte le nozioni di stabilità in ecologia si riferiscono alla relazione tra uno stato stressato del sistema e lo stato del sistema in assenza di perturbazione. Non esiste una singola misura di stabilità ecosistemica adatta a tutti gli obiettivi e che soddisfi gli interessi di tutti gli ecologi.

La nozione di resistenza allo stress è un indicatore molto usato. La stabilità di resistenza è una misura del grado con cui le variabili cambiano in seguito a una perturbazione; essa designa, dunque, la capacità di una comunità a resistere a un evento di disturbo. La capacità di assorbire una perturbazione senza spostarsi in un bacino di attrazione alternativo è un'altra possibile misura di stabilità. Per questo concetto Holling (1973) suggerisce di usare il termine resilienza. Tuttavia tale termine è spesso usato anche per descrivere un altro aspetto della stabilità: il tempo di ritorno all'equilibrio in seguito a una piccola perturbazione (Pimm, 1984); un aspetto, questo, che Holling (1996) chiama resilienza ingegneristica (van Nes e Scheffer, 2007).

Resistenza e Resilienza



Figura 2.9 Stabilità dei sistemi ecologici

La stabilità della comunità dipende dall'ambiente in cui essa esiste, nonché dalla densità e dai caratteri delle specie che la compongono. Una comunità che sia stabile soltanto entro uno stretto campo di condizioni ambientali è detta dinamicamente fragile. Viceversa, una comunità che sia stabile entro un ampio campo di condizioni è detta dinamicamente robusta (Begon, 1989). Rimane, tuttavia, impossibile definire la stabilità in maniera univoca (Grimm e Wissel, 1997). Se un sistema, in una determinata situazione, mostra resilienza ma non resistenza, mentre accade l'opposto in un altro sistema, quale dei due sistemi è stabile o instabile? Quindi non è possibile definire direttamente la stabilità, ma è necessario studiarla attraverso una sua proprietà: resistenza o resilienza.

La stabilità di per sé non costituisce una proprietà di stabilità ma è un legame concettuale che enfatizza la connessione tra le diverse proprietà di stabilità (Grimm e Wissel, 1997). In questo senso la stabilità è un termine generico.

Nello studio dei sistemi ecologici occorre considerare diversi aspetti della stabilità per poter affermare qualcosa sul comportamento dell'ecosistema o della comunità.

La criticità nell'uso del concetto di stabilità in ecologia sta nel fatto che le diverse definizioni non forniscono informazioni su come esse dovrebbero essere applicate nel mondo reale, tutt'altro che semplice, dell'ecologia. Il problema sta nel fatto che esiste una moltitudine di modi per applicare i concetti di stabilità. Anche i sistemi ecologici più semplici sono così complessi da avere molte differenti variabili, disturbi e stati di riferimento.

“Ashby (1952) ha osservato che ogni situazione in natura può essere descritta in un infinito numero di modi. Un osservatore può scegliere un arbitrario insieme di variabili e parametri per definire un sistema astratto, che può essere l’oggetto di studio di metodi empirici e teorici. Naturalmente, alcuni sistemi sono più vantaggiosi di altri per realizzare ulteriori progressi” (Schaffer 1981; Hall e DeAngelis 1985). Si può, quindi, affermare che il dominio di validità di uno stato di stabilità è delimitato dalla situazione ecologica sotto osservazione (Grimm e Wissel, 1997).

Dichiarazioni sulla stabilità di un dato sistema devono far riferimento alla particolare situazione ecologica considerata. È necessaria una checklist ecologica che metta in luce le caratteristiche che sono più importanti per la caratterizzazione di una situazione ecologica particolare. Essa è formata dalle seguenti sei caratteristiche (Orians 1975; Connell e Slatyer 1977; Connell e Sousa 1983; Pimm 1984; Grimm *et al.* 1992; Grimm e Wissel, 1997):

1. Livello di descrizione (occorre specificare se si studia una popolazione, il numero di individui o un intero ecosistema);
2. Variabili di interesse (biomassa, ciclo dei nutrienti, modelli spaziali);
3. Stato di riferimento (si riferisce allo stato di riferimento della variabile di interesse in assenza di perturbazioni e può essere quantificato tramite l’equilibrio, i trend, i cicli limite, alta o bassa variabilità temporale o spaziale);
4. Disturbi (misurati tramite la loro durata, frequenza e intensità);
5. Scala spaziale (dimensione dell’area di studio, eterogeneità spaziale);
6. Scala temporale (l’orizzonte temporale può variare a seconda del fenomeno studiato)

2.5 IL DIBATTITO STABILITÀ-COMPLESSITÀ

L’ipotesi che la complessità sia legata alla stabilità è causa di discussione, in parte perché le definizioni di stabilità e complessità sono sufficientemente vaghe da permettere una moltitudine di interpretazioni.

Prima del 1970 c’era la convinzione generale che le comunità più diversificate implicassero una maggiore stabilità. Un forte sostenitore di questa teoria è stato Elton (1958), il quale riteneva che le comunità semplici sono più facilmente perturbate rispetto a quelle più ricche in specie. Sia Elton (1958) che Odum (1953) erano arrivati a queste conclusioni osservando che le comunità terrestri più semplificate erano caratterizzate da violente fluttuazioni della densità della popolazione rispetto a comunità terrestri diversificate.

Per esempio le invasioni avvengono più frequentemente nelle terre coltivate, dove l'influenza dell'uomo ha prodotto comunità ecologiche molto semplificate.

Queste osservazioni portarono Elton (1958) a credere che le comunità complesse, composte da molti predatori e parassiti, impedissero alle popolazioni di subire crescite esplosive. Questa idea era fortemente affine a quella di MacArthur (1955) il quale ipotizzava che: “*a large number of paths through each species is necessary to reduce the effects of overpopulation of one species*”. Questo non vuole dire nient'altro che la stabilità, secondo MacArthur, aumenta all'aumentare del numero di legami e si raggiunge più facilmente quando c'è una grande diversità di specie. Queste condizioni impedirebbero eccessive oscillazioni nella densità di popolazione.

La domanda che bisogna porsi è, tuttavia, la seguente: *la stabilità è il risultato della diversità, oppure la diversità è una conseguenza della stabilità?* (Putman e Wratten, 1984)

Nel 1970 comparve, sulla rivista *Nature*, un articolo di Gardner e Ashby intitolato “Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: Critical value of stability” (Connettanza di vasti sistemi dinamici cibernetici: valore critico di stabilità). L'articolo afferma che in un sistema complesso, quando gli elementi presenti superano una certa percentuale di urti, c'è un'elevata probabilità che il sistema non funzioni. Questo vuol dire che ogni singolo elemento non può interagire con tutti gli altri, pena la stabilità del sistema (Cerfolli, 2006).

Cominciava così ad entrare in crisi l'ipotesi che la stabilità aumentasse con l'aumentare della complessità, relazione che invece poteva sembrare ovvia osservando, per esempio, la grande diversità presente nelle foreste tropicali.

Gardner e Ashby (1970) studiarono le relazioni tra le specie e introdussero il concetto di connettanza. Essa venne definita come rapporto tra il numero di legami osservati nella rete trofica e il numero totale di legami possibili: questa misura poteva, così, essere utilizzata per valutare la stabilità degli ecosistemi.

La teoria in base alla quale la stabilità aumenterebbe con la complessità è entrata definitivamente in crisi con il lavoro di Robert May (1973). Egli sostiene la tesi per cui la diversità di specie entro una comunità sia funzione della stabilità ambientale, piuttosto che il contrario, concludendo da studi teorici che un sistema all'aumentare della complessità diventa più fragile. Egli ha usato la matematica per esplorare rigorosamente la relazione complessità-stabilità e ha coniugato in un'unica formula i ragionamenti proposti da Lotka e Volterra, e il ragionamento sulla connettanza di Gardner e Ashby. May ha condotto analisi sulla stabilità locale di matrici di comunità costruite casualmente e ha dimostrato che la stabilità diminuisce con la complessità, cioè i sistemi più semplici sono quelli più stabili.

Gli ecosistemi complessi tendono ad essere più dinamicamente fragili, con popolazioni caratterizzate da più alti livelli di fluttuazione rispetto ad ecosistemi più semplici. La correlazione tra diversità di specie e stabilità sarebbe, quindi, dovuta al fatto che comunità complesse possono essere sostenute solo da ambienti molto stabili. May ha trovato che comunità semplici di specie interagenti tendono a passare dalla stabilità alla instabilità non appena la complessità del sistema aumenta, in particolare come il numero di specie S , la connettanza C o la forza media di interazione σ aumentano oltre valori critici. May è riuscito a formalizzare questo concetto con un criterio matematico per cui le comunità ecologiche vicine al punto di equilibrio sono stabili se:

$$\sigma (SC)^{0.5} < 1 \quad (2.11)$$

La misura S , il numero di specie nella rete trofica o, più in generale, il numero di nodi di un network, si riferisce alla ricchezza in specie.

Nel lavoro di May la connettanza si riferisce alla probabilità che una specie interagisca con un'altra; in un senso più tecnico, la connettanza si riferisce alla percentuale di elementi diversi da zero in una matrice di interazione (Gardner e Ashby, 1970), e rappresenta una misura di tipo strutturale, senza dare informazioni sull'importanza dei legami. Un'altra misura che considera le caratteristiche di un ecosistema è rappresentata dalla forza con cui specie diverse interagiscono tra di loro (σ). I legami non sono tutti uguali, ma possono essere forti o deboli e la media tra tutti questi valori costituisce la forza media di interazione (misurata come deviazione standard della matrice di comunità) (May, 1973).

Data una certa diversità in specie S e assumendo σ costante, il criterio di May suggerisce che la comunità rimane stabile, dato un incremento di diversità, se la connettanza diminuisce. Questo non vuol dire che in natura i sistemi complessi debbano necessariamente apparire meno stabili di sistemi semplici (Putman e Wratten, 1984). Un sistema complesso in un ambiente caratterizzato da un basso livello di fluttuazioni casuali e un sistema semplice in un ambiente caratterizzato da un alto livello di fluttuazioni casuali possono avere la stessa probabilità di persistere, avendo ciascuno le proprietà di stabilità dinamica appropriate al proprio ambiente.

Un ambiente prevedibile, stabile, può permettere a un ecosistema relativamente complesso di esistere; un ambiente instabile può supportare solo un ecosistema strutturalmente semplice.

La formulazione di May è stata frequentemente criticata (Haydon, 2000) per una serie di motivi. Per prima cosa, egli considera le popolazioni vicine al punto di equilibrio, cosa che in natura è difficile da trovare; le matrici sono costruite casualmente e non basate su dati sperimentali; infine, May valuta la stabilità come costanza e non come resilienza.

Più complesso è un sistema, minore è la probabilità che esso riesca a mantenersi costante. Al contrario, un sistema complesso riesce a funzionare anche in seguito a una perturbazione, poiché il danno a una parte del sistema può essere compensato da riorganizzazioni da un'altra parte del sistema. Hopkins (Putman e Wratten, 1984) ha proposto l'analogia con le arterie e i capillari del sistema circolatorio degli animali. I pochi legami delle comunità semplici sono come le arterie: esse sono robuste ma il loro blocco causa gravi ripercussioni nella comunità, tuttavia tale blocco è altamente improbabile. In un sistema complesso i legami, i capillari, sono molto più facilmente danneggiabili, ma ciò non ha conseguenze sulla funzionalità della comunità.

La stabilità, in questo senso, è la capacità di superare un blocco del sistema “smistando” il materiale e l'informazione attraverso altre vie. Tale visione permette di apprezzare il fatto che stabilità e diversità non debbano essere necessariamente connesse.

In teoria una maggiore diversità di scambio può essere raggiunta attraverso due vie:

1. con l'incremento del numero di specie;
2. con la tendenza delle specie a diventare più generaliste.

In pratica, tuttavia, è più probabile raggiungerla con un incremento del numero delle specie, soprattutto in ambienti stabili, poiché la competizione interspecifica tenderà a promuovere la specializzazione.

Infatti l'aumento di diversità dato dalla diversificazione delle relazioni delle specie esistenti può essere, di per sé, destabilizzante. Pimm e Lowton (1977), per esempio, hanno dimostrato che gli onnivori tendono a destabilizzare le reti trofiche. L'analisi di reti trofiche biologicamente ragionevoli (Pimm, 1979) indicano che esse sono più stabili di reti costruite casualmente e che, sebbene la stabilità continui a decrescere al crescere della complessità, non esiste una transizione netta tra stabilità e instabilità.

Nel 1982, David Tilman ha condotto studi a lungo termine per delineare sperimentalmente la relazione tra diversità e stabilità nelle comunità vegetali. I risultati hanno mostrato che la diversità entro un ecosistema tende ad essere positivamente correlata con la stabilità della comunità vegetale (cioè il coefficiente di variazione della biomassa della comunità diminuisce). Allo stesso tempo la diversità sembra influenzare poco la variabilità delle popolazioni. Le ipotesi testate da Tilman (effetto medio ed effetto negativo della covarianza) affermano che la diversità, intesa come numero di specie, aumenta la stabilità a livello di comunità perché le comunità rispondono in modo differenziale ai processi variabili. Le risposte differenziali delle diverse specie rendono le dinamiche di comunità stabili (McCann, 2000).

Tuttavia nemmeno gli esperimenti di Tilman possono essere usati per dire che la diversità è direttamente responsabile della stabilità.

Altri esperimenti (Tilman, 1997; Sankaran e McNaughton, 1999) hanno mostrato che la correlazione positiva diversità-stabilità non è un puro effetto del numero delle specie, mostrando che la funzionalità e la stabilità ecosistemica sono più direttamente correlate con la diversità funzionale.

Esistono pochi studi a scala di rete trofica. Tra questi McNaughton (1985) ha testato sette differenti criteri di stabilità nell'ecosistema di pascolo del Serengeti sotto condizioni variabili naturali (forti cambiamenti stagionali). I risultati di questo studio mostrano che una maggiore diversità riduce l'ampiezza delle fluttuazioni nella produttività. Da queste analisi emerge l'importanza delle specie funzionali nella comprensione della relazione diversità-produttività.

Esperimenti effettuati utilizzando microcosmi acquatici (Naeem e Li, 1997; Naeem, 1998) hanno mostrato che la variazione a livello di popolazione non è influenzata dalla diversità, mentre la varianza a livello di comunità tende a diminuire con l'aumento della diversità. Sono state proposte due idee per spiegare questi risultati (Naeem e Li, 1997). Una possibile spiegazione potrebbe essere che la diversità aumenta la probabilità che un ecosistema abbia ridondanza funzionale con specie che sono in grado di sostituire specie importanti. La seconda potrebbe essere che aumentando la diversità aumenta la probabilità che almeno qualche specie risponda in maniera differenziale alle condizioni variabili e alle perturbazioni.

Queste idee suggeriscono che maggiore è la varianza nelle risposte delle specie contenute in una comunità, più bassa è la ricchezza richiesta per assicurare che l'ecosistema sia stabile (Yachi e Loreau, 1999).

L'abilità di un ecosistema a tamponare le perturbazioni, la perdita e l'invasione di specie è dipendente dalla ridondanza delle specie stesse, oltre che dalla capacità di esse a rispondere diversamente alle perturbazioni (*insurance effect*) (Yachi e Loreau, 1999). In un importante contributo teorico, Chesson e Huntley (1997) hanno mostrato che il mantenimento della diversità richiede le due seguenti componenti: l'esistenza di flussi o variabilità entro l'ecosistema e popolazioni capaci di sfruttare in modo differente questi flussi o variabilità. Per quanto riguarda la fonte di variabilità, i loro risultati indicano che la coesistenza richiede che le popolazioni debbano essere liberate, direttamente o indirettamente, dall'influenza limitante delle interazioni quali predazione e competizione. Le interazioni tra specie, quindi, sono importanti nel mantenimento e persistenza delle comunità nonostante e, forse, a causa della variabilità che è alla base degli ecosistemi. I flussi che interagiscono con le risposte biotiche specifiche non lineari possono promuovere la persistenza (Odum, 1953; McCann, 2000).

Gli ecologi (Polis, 1991; Polis e Strong, 1996) hanno cominciato a sostituire la concettualizzazione dell'ecosistema come una rete trofica lineare con l'idea che le reti trofiche sono assemblaggi altamente interconnessi (network analysis).

I risultati dello studio di modelli di flusso energetico (Yodzis e Inees, 1992; Strong, 1992) indicano che un aumento della diversità può incrementare la stabilità della rete sotto una condizione: la distribuzione delle forze di interazione consumatore-risorsa deve essere debole. Le interazioni deboli servono a limitare il flusso energetico in una interazione potenzialmente forte consumatore-risorsa e, quindi, ad inibire il consumo che destabilizza la dinamica della rete. Inoltre, le interazioni deboli servono a generare covarianze negative tra risorse che permettono un effetto stabilizzante a livello di popolazione e comunità. Le covarianze negative assicurano che i consumatori abbiano un'influenza debole sulla risorsa quando essa è scarsa. Kokkoris *et al.* (1999; 2002) hanno studiato la distribuzione delle forze di interazione in comunità competitive. Essi hanno trovato che comunità maggiormente permanenti hanno una forza media di interazione più bassa.

Si può concludere che (McCann, 2000), anche se in media la stabilità aumenta con la diversità, la diversità non è la forzante di questa relazione, piuttosto la stabilità ecosistemica dipende dall'abilità delle comunità di possedere gruppi funzionali capaci di mostrare risposte differenziali. I risultati di May (1973) mostrano che distribuzioni casuali, in media, non creano la necessaria tensione tra i membri della comunità che forza risposte differenziali e stabilità. In una comunità costruita casualmente interazioni forti non sono necessariamente associate a interazioni deboli che mitigano il loro potere destabilizzante. Comunità casuali tendono a produrre complesse, ampie dinamiche oscillatorie.

Evidenze empiriche, invece, mostrano che le comunità possono essere dominate da interazioni trofiche deboli. Se questo è vero, allora, è anche vero che la rimozione, o l'addizione di una specie (debole o forte) può portare a variazioni pronunciate nella composizione e struttura di comunità. Ne segue che il decremento di biodiversità tenderà ad aumentare la forza media di interazione globale e quindi aumenterà la probabilità che il sistema collassi: quale sia la soglia per tale collasso è difficile da predire.

2.6 MISURE DI STABILITÀ ALTERNATIVE ALLA RESILIENZA

I sistemi ecologici sono sottoposti a continue perturbazioni. È stato visto come le risposte a tali perturbazioni siano caratterizzate qualitativamente dal concetto di stabilità e quantitativamente dalla resilienza o dal tempo di ritorno (Holling, 1973; Pimm, 1982).

Esistono molti lavori in letteratura sulla resilienza (Pimm e Lowton, 1977; DeAngelis, 1992; Loreau, 1994; Cottingham e Carpenter, 1994). Sono stati proposti diversi indici per misurare la resilienza nei modelli ecosistemici (Patten e Witkamp, 1967; Pimm e Lowton, 1977; DeAngelis, 1992). L'indice più utilizzato si basa sul calcolo degli autovalori del sistema in prossimità di un suo punto di equilibrio.

Si consideri il seguente sistema lineare:

$$\frac{dx}{dt} = Ax \quad x(0) = x_0 \quad (2.12)$$

Esso può rappresentare un sistema intrinsecamente lineare o la linearizzazione di un sistema non lineare vicino a un suo punto di equilibrio. Tale equazione ha un'unica soluzione:

$$x(t) = x_0 e^{At} \quad (2.13)$$

Se gli autovalori di A sono tutti negativi allora:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} e^{At} = 0 \quad (2.14)$$

questo vuol dire che le perturbazioni vengono asintoticamente assorbite.

Pimm e Lowton (1977) hanno usato la quantità: $-1/\Re(\lambda_{\max}(A))$ come misura del tempo di ritorno. Quindi la resilienza, definita come:

$$resilienza = -\Re(\lambda_{\max}(A)) \quad (2.15)$$

è un'approssimazione asintotica del tasso di decadimento delle perturbazioni in un sistema lineare. Più grande è la resilienza, più velocemente la perturbazione decade.

Quindi la resilienza, misurata in termini di autovalore dominante della matrice A , è una proprietà asintotica. Essa, quindi, non prende in considerazione i comportamenti transitori a breve termine che si verificano subito dopo una perturbazione. La questione da considerare è se i comportamenti asintotici possano adeguatamente caratterizzare la risposta alle perturbazioni.

Coloro che pianificano azioni di ripristino (*restoration ecology*) sono interessati sia agli effetti a breve che a lungo termine, soprattutto se gli effetti a breve termine possono essere grandi. Tali comportamenti transitori non sono il risultato delle non linearità, sebbene esse possano amplificarne l'effetto. Si tratta, invece, di una generica caratteristica dei sistemi lineari e linearizzati con equilibri asintoticamente stabili.

Per esempio, due sistemi con gli stessi autovalori possono mostrare comportamenti transitori molto differenti in seguito ad un evento perturbativo (Neubert e Caswell, 1997).

È possibile, quindi, tramite semplici esempi numerici, dimostrare che:

- 1) le perturbazioni agli equilibri asintoticamente stabili possono, o meno, esibire significativi comportamenti transitori;
- 2) l'eventuale crescita transitoria non è deducibile tramite l'analisi degli autovalori.

Per studiare i comportamenti a breve termine in seguito a una perturbazione Neubert e Caswell (1997) hanno proposto tre metriche: la reattività ν_0 , definita come il massimo tasso istantaneo con cui le perturbazioni possono essere amplificate, l'amplificazione massima ρ_{max} e il tempo t_{max} al quale si verifica l'amplificazione massima.

Ciascuna di queste misure può essere derivata da una curva, detta *amplification envelope*, che fornisce un limite superiore sulle possibili risposte alle perturbazioni. La reattività ν_0 , ρ_{max} e t_{max} sono tutte misure di instabilità.

Si definisce **reattività** il massimo tasso di amplificazione possibile in seguito a una perturbazione:

$$reactivity = \max_{\|x_0\| \neq 0} \left[\left(\frac{1}{\|x\|} \frac{d\|x\|}{dt} \right)_{t=0} \right] \quad (2.16)$$

La reattività di sistemi non lineari è calcolata dalla linearizzazione del sistema vicino al punto di equilibrio considerato. Gli equilibri che presentano reattività positiva sono detti reattivi. La definizione potrebbe far credere che sia necessario misurare la reattività al variare di ogni possibile perturbazione iniziale. In realtà è possibile riscrivere la formula rendendola indipendente dalle condizioni iniziali. Infatti si ha che:

$$\frac{d\|x\|}{dt} = \frac{d\sqrt{x^T x}}{dt} = \frac{x^T (dx/dt) + (dx/dt)^T x}{2\|x\|} = \frac{x^T (A + A^T)x}{2\|x\|} \quad (2.17)$$

la matrice $(A+A^T)/2$ è chiamata parte simmetrica o parte Hermitiana della matrice A ed è indicata con il termine $H(A)$.

Quindi risulta che:

$$\frac{1}{\|x\|} \frac{d\|x\|}{dt} = \frac{x^T H(A)x}{\|x\|^2} = \frac{x^T H(A)x}{x^T x} \quad (2.18)$$

e

$$\left(\frac{1}{\|x\|} \frac{d\|x\|}{dt} \right)_{t=0} = \frac{x_0^T H(A)x_0}{x_0^T x_0} \quad (2.19)$$

La parte destra di questa espressione è conosciuta come *quoziente di Reyleigh*.

Il massimo di questo rapporto su tutti i possibili x_0 è la reattività. In base al principio di Reyleigh il quoziente di Reyleigh è massimizzato dall'autovettore corrispondente all'autovalore più grande di $H(A)$. Questo autovalore a sua volta è il massimo valore del quoziente di Reyleigh.

Si conclude che:

$$reactivity = \lambda_{\max}(H(A)) \quad (2.20)$$

Gli autovalori di A determinano il comportamento asintotico del sistema; gli autovalori di $H(A)$, che non necessariamente hanno lo stesso segno della parte reale degli autovalori di A , determinano il suo comportamento istantaneo. Se $\lambda_{\max}(A) < 0$ e $\lambda_{\max}(H(A)) > 0$ l'equilibrio sarà stabile ma reattivo, e una perturbazione, non importa quanto piccola, provocherà un'amplificazione iniziale. In questo caso, una perturbazione può causare una traiettoria che si allontana sensibilmente dal suo stato iniziale. Quindi l'analisi di resilienza non è più sufficiente a predire la stabilità del sistema (Neubert e Caswell, 1997; Holt, 2008).

La reattività è una misura del comportamento della soluzione per $t \rightarrow 0$, quindi è una misura complementare alla resilienza che descrive il comportamento della soluzione per $t \rightarrow \infty$. Se la matrice A risulta reattiva ci si può chiedere quanto grande sia l'amplificazione e per quanto tempo si manifesta. Se le perturbazioni causano un'amplificazione nel breve termine ma vengono assorbite asintoticamente, si può osservare la massima amplificazione $\rho_{\max}$ al tempo $t_{\max}$. Queste due quantità possono essere osservate costruendo la curva di *amplification envelope*.

Si definisce *amplification envelope* $\rho(t)$ come la massima amplificazione possibile che ogni perturbazione può causare a un dato tempo $t \geq 0$:

$$\rho(t) = \max_{x_0 \neq 0} \frac{\|x(t)\|}{\|x_0\|} \quad (2.21)$$

Riscrivendo questa espressione usando la notazione esponenziale si ottiene:

$$\rho(t) = \max_{x_0 \neq 0} \frac{\|x_0 e^{At}\|}{\|x_0\|} = \|e^{At}\| \quad (2.22)$$

La massima amplificazione $\rho_{\max}$ è il massimo di questa curva:

$$\begin{aligned} \rho_{\max} &= \max_{t \geq 0} \rho(t) \\ \rho(t_{\max}) &= \rho_{\max} \end{aligned} \quad (2.23)$$

Reattività e resilienza sono messe in relazione dalla forma del logaritmo naturale della curva di *amplification envelope*, nel seguente modo:

$$\begin{aligned} reactivity &= \lim_{t \rightarrow 0^+} \frac{d}{dt} \ln \rho(t) \\ resilience &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{d}{dt} \ln \rho(t) \end{aligned} \quad (2.24)$$

Queste metriche sono state utilizzate per testare la resilienza e reattività di diversi modelli ecosistemici: dai modelli compartimentali di ecosistemi (Neubert e Caswell, 1997) ai modelli preda-predatore (Neubert e Caswell, 1997; Neubert *et al.*, 2004). In entrambi i casi è stato visto come la reattività giochi un ruolo chiave nella descrizione del comportamento del sistema in seguito a perturbazioni.

3. COMPLESSITÀ DEI SISTEMI ECOLOGICI

3.1 INTRODUZIONE

Il termine complessità può essere usato secondo due accezioni: una qualitativa e una quantitativa (Standish, 2008). Spesso si parla di sistemi complessi quando si ha a che fare con sistemi che sono difficili da studiare analiticamente. In questo senso la complessità si configura come una qualità di determinati oggetti. Tuttavia la complessità è anche un concetto formale quantitativo da misurare, difficile da formalizzare rigorosamente in termini matematici, dato che i sistemi complessi non sono semplicemente la somma delle parti: un ruolo centrale giocano le interazioni tra sub-sistemi che ne determinano il comportamento globale (Lloyd, 2001; Standish, 2008). Prendere in considerazione tali interazioni comporta una difficoltà nel calcolo quantitativo della complessità.

La misura più semplice di complessità consiste nel contare il numero delle parti di cui un sistema è formato. Gli oggetti formati da più sottosistemi sono più complessi di quei sistemi composti da poche parti interagenti. Tuttavia, tale misura può solo fornire un'indicazione quantitativa circa la possibile complessità sistemica e non prende in considerazione le modalità di interazioni delle singole parti nel formare il tutto.

Le teorie ecologiche descrivono gli ecosistemi in termini di flussi di energia e materiali tra le componenti in interazione (Odum, 1968; Jorgensen e Muller, 2000) fornendo un modello concettuale compatibile con i modelli di sistemi complessi. Più recentemente, gli ecologi hanno proposto l'idea che la struttura e il funzionamento degli ecosistemi possano essere compresi in accordo alle teorie delle qualità emergenti, auto-organizzazione, network analysis e dinamiche non lineari, derivate tutte dalla fisica (Solé e Bascompte, 2006). Sembra naturale assumere che se un ecosistema è un sistema complesso, allora ogni variazione nel suo stato si rifletterà nelle misure di complessità del sistema (Parrott, 2005). Tuttavia, come misurare la complessità è tuttora oggetto di dibattito e rimane una delle sfide chiave nella ricerca ecologica. La complessità ecologica è formata da molte componenti e si manifesta con una molteplicità di caratteristiche: funzionalità, organizzazione, proprietà emergenti, diversità ed eterogeneità (Saunders e Ho, 1981; Kolasa e Pickett, 1991). Per questi motivi si parla, più propriamente, di *biocomplexità*, termine coniato per ampliare le definizioni convenzionali di biodiversità che ignorano o sottostimano alcune componenti che contribuiscono alla complessità ecologica (Dybas, 2001; Anand e Tucker, 2003).

Gli ecosistemi, come tutti i sistemi complessi, mostrano dinamiche non lineari nello spazio e nel tempo, che sono difficili da caratterizzare usando metodi quantitativi. In particolare la dinamica di un sistema complesso si trova tra i due estremi di ordine (equivalente a un modello spaziale uniforme o in equilibrio temporale) e di completo disordine (equivalente a una distribuzione spaziale completamente random o a rumore bianco) esibendo un bilancio tra regolarità e completa imprevedibilità. Studi di network analysis evidenziano che la struttura organizzativa e le interazioni tra le componenti mostrano comportamenti ne' random ne' completamente ordinati (Barabasi, 2009).

Recenti studi (Bates e Shepard, 1993; Proulx e Parrott, 2009) si stanno focalizzando sullo sviluppo di metriche in grado di caratterizzare le proprietà temporali, spaziali e strutturali dei sistemi complessi, classificandoli lungo un gradiente da ordine a disordine.

Le misure di complessità ecologica possono essere di due categorie (Atmanspacher, 2007):

1. Misure che aumentano linearmente con l'aumentare del disordine del sistema;
2. Misure che seguono una funzione convessa attribuendo i massimi valori di complessità a sistemi con regolarità intermedia (figura 3.1).

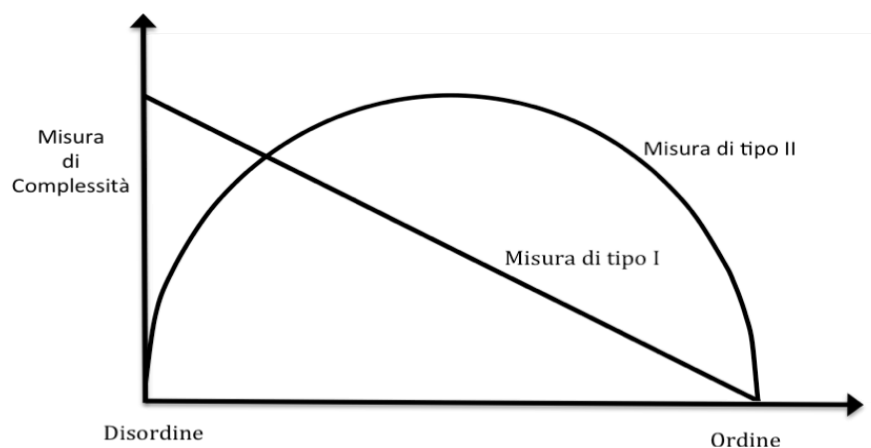


Figura 3.1 Misure di complessità ecologica

Semplici sistemi ordinati possono mostrare pattern come cicli periodici che si ripetono in modo prevedibile nello spazio e nel tempo; in questo caso si tratta di sistemi con struttura altamente organizzata. Viceversa, sistemi disordinati mostrano una struttura completamente random; tuttavia anche in questo caso si tratta di sistemi semplici, nel senso che possono essere facilmente descritti da una funzione di distribuzione di probabilità che può riprodurre le caratteristiche principali del sistema (Parrott, 2010).

Il concetto di complessità è importante nel determinare le proprietà dei sistemi ecologici e, quindi, è necessario trovare una definizione univoca.

La complessità ecologica viene, spesso, correlata al concetto di resilienza e integrità ecologica (Levin, 1999; Harris, 2007; Parrott, 2010). Quindi, molti ecologi ipotizzano l'esistenza di una correlazione positiva tra il grado di complessità di un ecosistema con il suo "benessere" e la sua "integrità" (Loreau *et al.*, 2001; Hooper *et al.*, 2005). Sicuramente l'eterogeneità delle componenti di un sistema, fornendo ridondanza strutturale e funzionale, aumenta la complessità del sistema nello spazio e nel tempo e lo rende più robusto nei confronti delle perturbazioni (Carlson e Doyle, 2002; Parrott, 2010). Un'appropriata misura di complessità, quindi, potrebbe fornire anche un indicatore della robustezza del sistema.

Gli ecosistemi sono sistemi aperti che, attraverso il processo di auto-organizzazione, ottimizzano le loro strutture interne e i processi così da raggiungere la complessità massima, in parte attraverso lo sviluppo di strutture dissipative (Nicolis e Prigogine, 1977; Kay, 1991). Interventi umani o disturbi naturali possono trascinare un sistema lontano dallo stato di massima complessità. Viceversa, sforzi di ripristino possono aiutare il sistema ad auto-riorganizzarsi attraverso uno stato di maggiore complessità (Parrott, 2002, 2010). Se un sistema ha subito una forte degradazione, esso può trovare uno stato stabile alternativo che è un massimo locale per la complessità. Tale varianza è equivalente allo shift catastrofico (Scheffer *et al.*, 2001; Scheffer e Carpenter, 2003). In questo senso lo studio della complessità ecologica si configura come parte fondamentale per l'analisi della dinamica e della stabilità ecosistemica.

3.2 MISURE DI COMPLESSITÀ ECOLOGICA NELLA TEORIA DELL'INFORMAZIONE

Alcune misure di complessità presenti in letteratura derivano dalla teoria dell'informazione.

Il termine informazione ha, nella teoria delle comunicazioni, un'accezione particolare. Essa non deve essere confusa con "significato". Il termine informazione non riguarda tanto ciò che si dice effettivamente, quanto ciò che si potrebbe dire (Shannon, 1948). L'informazione è, dunque, una misura della libertà di scelta che si ha quando si sceglie un messaggio. La quantità di informazione è determinata, nei casi più semplici, dal logaritmo del numero delle scelte possibili. È conveniente usare logaritmi in base due, così l'informazione, quando per esempio sono presenti due alternative, sarà proporzionale al logaritmo di due in base due. Questo equivale ad una unità: cosicché una situazione con due alternative è caratterizzata da una unità di informazione, detta *bit*, termine proposto da John W. Tukey, al posto dell'espressione completa "*binary digit*".

La sola quantità che risponde ai requisiti indispensabili stabiliti per “informazione” risulta essere proprio quella che in termodinamica è conosciuta come entropia.

Il concetto di *entropia* dell'informazione fu introdotto per la prima volta nel 1948 (Shannon, 1948). Tuttavia non si trattava di un'idea completamente nuova: un analogo concetto era già conosciuto in termodinamica e in meccanica statistica. In particolare Clausius e Boltzmann diedero la prima espressione funzionale per l'*entropia* come misura del grado di disordine esistente in un sistema termodinamico.

Il concetto di entropia è diventato un concetto basilare che Eddington rileva: “*La legge secondo cui l'entropia aumenta continuamente, la seconda legge della termodinamica, assume, ritengo, la posizione principale tra le leggi della natura*” (Shannon e Weaver, 1949).

A Shannon (1948) va però il merito di aver introdotto in maniera formale e precisa il concetto di *entropia* a seguito dei suoi studi legati al problema della comunicazione di segnali su un canale in presenza di rumore. In particolare i suoi studi si svilupparono rapidamente dando vita a due distinte linee di ricerca:

- la **Teoria dell'Informazione** (*Information Theory*): una teoria probabilistica volta a studiare le caratteristiche statistiche dei sistemi di comunicazione;

- la **Teoria della Codifica** (*Coding Theory*): un insieme di metodi algebrici utili a generare codifiche efficienti per diversi problemi di comunicazione. Un noto algoritmo è, per esempio, quello di Huffman (Goldie e Pinch, 1991)

Il concetto di entropia interviene nei contesti più disparati, termodinamica, ecologia, informazione, talvolta con tinte catastrofiche (morte dell'universo, caos informazionale). Nella teoria dell'informazione l'entropia misura la quantità di incertezza o informazione presente in un segnale aleatorio. Da un altro punto di vista l'entropia è la minima complessità descrittiva di una variabile aleatoria, ovvero il limite inferiore nella compressione dei dati. La connessione con l'entropia termodinamica sta nel rapporto di compressione: al diminuire della temperatura corrisponde la riduzione di ridondanza del segnale, e, quindi, l'aumento della compressione.

Dato un insieme di n simboli indipendenti le cui probabilità di scelta sono $p_1, p_2, \dots, p_N$, allora la formula dell'entropia informazionale è la seguente:

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i \quad (3.1)$$

se $p_i=0$, allora $H=0$, così come se $p_i=1$ $H=0$.

L'entropia di Shannon raggiunge il suo valore massimo: $H=H_{max}=\ln N$ se $p_1=p_2=\dots=p_n$ cioè tutti gli eventi hanno la stessa probabilità di occorrenza.

Avendo calcolato l'entropia di una certa sorgente di informazione, si può mettere a confronto questa entropia con il valore massimo che essa potrebbe assumere, alla sola condizione che la sorgente continui ad impiegare gli stessi simboli. Il rapporto tra l'entropia effettiva e l'entropia massima è detto entropia relativa. La differenza tra uno e l'entropia relativa costituisce la ridondanza. Questa è la frazione del messaggio che è determinata non dalla libertà di scelta del mittente, ma piuttosto dalle accettate regole statistiche che governano l'uso dei simboli in questione. Essa è chiamata ridondanza, perché questa frazione del messaggio è, di fatto, ridondante, nel senso che, se pur mancasse, il messaggio sarebbe comunque completato.

Il primo a introdurre il concetto di informazione in ecologia fu Margalef nel 1968. La base teorica per interpretare l'entropia di Shannon come una misura di biodiversità si riferisce alla connessione tra teoria dell'informazione e il concetto di entropia nella meccanica statistica (Jaynes, 1957). Nella teoria dell'informazione l'entropia misura la quantità di incertezza o informazione presente in un segnale aleatorio. Dal punto di vista ecologico (Margalef, 1968; Pielou, 1975) il contenuto di informazione (entropia) di una data comunità può essere considerato come una misura dell'incertezza sulla predizione dell'abbondanza relativa delle specie (Ricotta, 2000).

Più elevato è il valore di H , maggiore sarà l'evenness della comunità e, quindi, più alta la diversità. Tuttavia l'entropia di Shannon è piuttosto insensibile alle specie rare. Infatti se $p_i > p_j$ allora $p_i * \log p_i > p_j * \log p_j$

Patil e Taillie (1979) hanno enfatizzato l'impossibilità di confrontare comunità diverse con l'utilizzo di un unico indice scalare (Tothmérész, 1995). Una potenziale soluzione è offerta dall'utilizzo di famiglie parametriche di indici di diversità (entropia di ordine α di Rényi, 1970). Diventa allora possibile ottenere l'intero profilo di diversità della comunità (Patil e Taillie, 1979, 1982). Sulla base dei profili di diversità ottenuti si può definire l'ordinamento di diversità della comunità nel modo seguente (Tothmérész, 1995): una comunità A è più diversificata di una comunità B ($A > B$) se il profilo di diversità di A si trova al di sopra di quello di B . Tuttavia può succedere che le due curve si intersechino. In questo caso le due comunità non sono confrontabili; questo significa che si possono trovare due indici di diversità che ordinano le comunità in maniera differente. Questa situazione va analizzata attentamente perché può riflettere processi ecologici importanti che devono essere interpretati.

Insieme all'entropia di Shannon, altri indici di diversità sono molto usati per quantificare la complessità ecologica (Simpson, 1949; Whittaker, 1965; Margalef, 1968; May, 1979; Rao, 1982), anche se essi non sono in grado di fornirne una descrizione completa.

Infatti l'entropia non è completamente consistente con la nozione intuitiva di complessità. Koppel (1987) ha distinto, tra complessità totale, che include l'entropia, e un'altra componente che egli chiama complessità strutturale. Questa idea è simile a quella di Papentin (1980) che distingue tra complessità organizzata e disorganizzata.

Anand e Orloci (1996) hanno introdotto l'idea di misurare la complessità ecologica come sforzo di descrizione del fenomeno considerato, facendo riferimento al concetto di complessità algoritmica (Kolmogorov, 1965).

Una teoria deve essere più semplice dei dati che intende spiegare, (Chaitin, 1977): ciò significa che il programma più piccolo che calcola le osservazioni offre la teoria migliore. Inoltre, come sosteneva Leibniz, se una teoria ha la stessa grandezza in bit dei dati che intende spiegare, è senza valore, perché esiste sempre una tale teoria (Chaitin, 1977). Una teoria consiste nel comprimere i dati, attraverso concise descrizioni algoritmiche. In base a questo, si può definire la complessità di un insieme di oggetti come la grandezza in bit del programma più piccolo per il rispettivo calcolo. Una stringa di bit è irriducibile quando la sua complessità è pari alla sua grandezza; in altri termini, non c'è una buona teoria per detta stringa, quando non c'è un programma che la calcoli, che sia più piccolo della stringa stessa. Ne consegue che tale stringa di bit sia incompressibile, non essendovi ridondanza.

La nozione di sforzo di descrizione come manifestazione di complessità è stata, di fatto, formalizzata per primo da Kolmogorov (1965) e successivamente ripresa da Chaitin (1977) per i sistemi fisici. Data una stringa di bit si definisce complessità algoritmica $K(N)$ la lunghezza del programma più corto che è in grado di generare la stringa di N simboli.

$$K(N) \equiv \min_{U(p)=N} p \quad (3.2)$$

dove: $U(p)$ è il programma scelto per ottenere la stringa N , p è la grandezza in bit di tale programma

Questa definizione nasce dal tentativo di tradurre in un linguaggio matematico formale il principio filosofico del rasoio di Occam: "a parità di fattori la spiegazione più semplice tende ad essere quella esatta". $K(N)$ risponde alla seguente domanda:

"se si osserva un sistema per un tempo così lungo che l'informazione per unità di tempo diventa invariante, che informazione si può ottenere sul futuro?"

Sia $K(N)$ la lunghezza del più corto programma in grado di generare la sequenza di N simboli. La complessità algoritmica C è definita, per grandi valori di N , come:

$$C = \frac{K(N)}{N} \quad (3.3)$$

Si osserva che:

$K=0$ per un sistema ordinato. Infatti, per un sistema deterministico, una volta che sono esauriti i transitori, non si ottiene più informazione con più osservazioni.

$K=\infty$ per un sistema disordinato. In questo caso non si saprà mai dove il sistema andrà in un istante successivo

$K=\text{numero finito}$ per un sistema caotico

3.3 UN METODO PER LA COSTRUZIONE DI UN CODICE A RIDONDANZA MINIMA

Un efficiente metodo per inviare i messaggi è quello di trasmettere, al loro posto, una sequenza di simboli.

Si consideri un insieme di simboli $S = \{s_1, s_2, \dots, s_n\}$. Allora un codice è una mappatura reversibile di tutte le possibili sequenze dei simboli di S in sequenze di simboli (*codewords*) di un altro alfabeto $X = \{x_1, x_2, \dots, x_q\}$. S rappresenta l'alfabeto della fonte, X l'alfabeto di codice (Abramson, 1963). Un codice è non singolare se tutte le parole del codice sono distinte. Un codice è univocamente decodificabile se e solo se ogni stringa può essere decodificata in un solo modo, ossia se e solo se la k -esima estensione è non singolare per ogni k finito. Un codice univocamente decodificabile è istantaneo se è possibile decodificare ciascuna stringa senza doversi riferire a stringhe successive.

Dati un alfabeto di fonte e un alfabeto di codice è possibile costruire codici univocamente decodificabili e istantanei. Il criterio per la selezione tra questi, consiste nello scegliere quella codifica che permette di ottenere una lunghezza media minima.

Si assuma che ciascun simbolo richieda lo stesso tempo per la sua trasmissione, quindi il tempo necessario alla trasmissione di un messaggio è direttamente proporzionale al numero di simboli ad esso associati. Per una formalizzazione rigorosa, i simboli del codice saranno rappresentati da numeri. Il numero di messaggi nel suo insieme può essere chiamato N e sia p_i la probabilità associata all' i -esimo messaggio. Allora:

$$\sum_{i=1}^N p_i = 1 \quad (3.4)$$

La lunghezza del messaggio l_i è il numero di simboli ad esso associato.

Quindi, la lunghezza media del messaggio è data dalla seguente formula:

$$L = \sum_{i=1}^N p_i l_i \quad (3.5)$$

Anand e Orloci (1996) utilizzano la lunghezza media del messaggio come misura di complessità totale.

Il problema è trovare un metodo di codifica che sia ottimo, cioè che rispetti le seguenti tre condizioni:

- 1) non possono esserci due messaggi con lo stesso codice;
- 2) il codice che trasmette il messaggio deve essere costruito in modo tale che non sarà necessario specificare nessuna ulteriore indicazione su dove il codice inizia e finisce dato che il punto di partenza della sequenza di messaggi è noto.
- 3) Il codice deve essere tale per cui la ridondanza di segnale sia minima

La restrizione 2 necessita che nessun messaggio possa essere codificato in modo tale che il suo codice appaia come la prima parte di un codice messaggio di lunghezza maggiore.

Per ottenere un ottimo codice, la lunghezza di un dato messaggio non può mai essere meno lungo di uno più probabile. Se ci sono diversi messaggi che hanno la stessa probabilità, allora è possibile che i codici per questi messaggi possano avere la stessa lunghezza. In questo caso i codici possono essere intercambiati senza influenzare la lunghezza media del codice per il messaggio d'insieme.

La codifica di Huffman (1952) è un algoritmo di codifica dell'entropia usato per la compressione dei dati, fondato sul principio di trovare un sistema ottimale per codificare stringhe, basato sulla frequenza relativa di ciascun carattere.

L'algoritmo per la costruzione del codice Huffman si basa sull'albero binario di codifica ed opera nel modo seguente:

1. Passa in rassegna il messaggio originale per analizzare il numero di ricorrenze di ciascun elemento che lo costituisce, ad esempio le occorrenze di diversi taxa di una stazione di campionamento, e le dispone in ordine di frequenza decrescente.
2. Unisce i due elementi meno frequenti trovati nel messaggio in un nuovo blocco che rappresenta in un certo modo un elemento di frequenza uguale alla somma delle frequenze dei due elementi e che può essere usato nella costruzione di nuovi blocchi. Questo nuovo blocco rappresenta un nodo dell'albero (fig 3.2).
3. Identifica i due successivi elementi meno frequenti e li riunisce in un nuovo blocco, usando lo stesso procedimento descritto al punto 2.
4. Procede in questo modo finché tutti i simboli fanno parte dell'albero binario, chiamato albero di Huffman. Gli elementi più frequenti saranno quindi situati più vicino alla radice, mentre quelli più rari saranno a un cammino più lungo dalla radice dell'albero.

5. Assegna 1 a tutti i rami verso destra e 0 a tutti quelli verso sinistra (o viceversa). A ciascuna unità iniziale viene associato il codice ottenuto unendo in sequenza i bit che contraddistinguono i rami che si sono attraversati nel cammino dalla radice fino all'unità considerata. In questa maniera gli elementi più frequenti sono identificati da un codice breve, viceversa gli elementi rari ricevono una codifica lunga (fig. 3.3). Nel caso in cui l'albero fosse costituito da un nodo soltanto, il codice associato al carattere è indifferentemente 0 oppure 1 .
6. Dopo aver creato le corrispondenze tra elementi e codifica, si produce in output il nuovo testo compresso, sostituendo a ogni elemento il codice ottenuto (tabella 3.1).

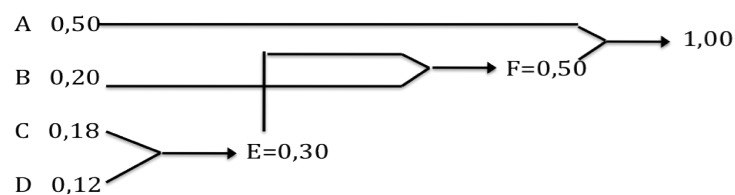


Figura 3.2 Metodo per la costruzione del codice Huffman

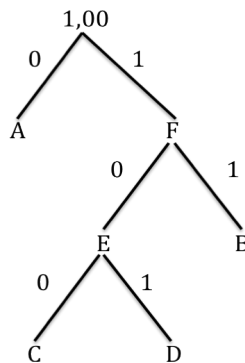


Figura 3.3 Albero binario di codifica

	codewords	l_i
A	0	1
B	11	2
C	100	3
D	101	3

Tabella 3.1 Codewords e relativa lunghezza di codice (l_i)

La codifica di Huffman è ottima in quanto permette di ottenere la lunghezza media di codice minima, quindi è quella che meglio approssima l'entropia della sorgente.

Ne segue il primo teorema di Shannon:

La lunghezza media L di ogni codice binario C univocamente decodificabile per la variabile aleatoria x verifica la seguente disuguaglianza:

$$L \geq H \quad (3.6)$$

L'entropia H rappresenta pertanto il limite inferiore della lunghezza media di ogni codice univocamente decodificabile. L può essere più grande di H ma mai più piccolo: le due misure sono uguali nel caso in cui tutte le probabilità di occorrenza sono le stesse. Conoscendo questa relazione, si può dire che L è una misura di complessità totale (Anand e Orloci, 1996), mentre si può identificare H come una misura di complessità basata sul disordine. La differenza tra L e H definisce un'altra misura di complessità basata sull'organizzazione della rete, la cui interpretazione va valutata a seconda del caso studio.

3.4 MISURE STRUTTURALI DI COMPLESSITÀ

Per studiare la complessità sistemica è possibile rappresentare l'oggetto in questione tramite un grafo. Esso è definito come un insieme di vertici $V = \{v_1, v_2, \dots, v_N\}$ detti nodi e un insieme di archi $E = \{e_1, e_2, \dots, e_k\}$ che connettono i nodi tra di loro. Matematicamente un network può essere rappresentato da una matrice A detta matrice di adiacenza: una matrice quadrata $N \times N$ dove N è il numero dei vertici nel network. Gli elementi della matrice $[a_{ij}]$ sono tali per cui:

$$a_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{se esiste un legame tra } i \text{ e } j \\ 0 & \text{altrimenti} \end{cases} \quad (3.7)$$

La matrice è simmetrica se $a_{ij} = a_{ji}$. In alcuni network le connessioni possono essere pesate, questo significa che alcuni legami presentano connessioni più forti di altri. La matrice di adiacenza, in questo caso, non è più una matrice binaria, bensì una matrice pesata sull'importanza dei legami tra i nodi. La teoria dei grafi (Diestel, 2005) è stata fondata da Eulero nel diciottesimo secolo per risolvere il famoso problema dei ponti di Königsberg. Tuttavia fino al 1950 sono stati considerati solo semplici grafi e la teoria non è stata del tutto formalizzata. Erdős e Rényi (1959) hanno introdotto il concetto di grafo random, che ha permesso di trattare statisticamente grandi grafi complessi.

Le misure di complessità strutturale descrivono l'organizzazione e le relazioni tra le componenti di un sistema. Recenti studi sui sistemi complessi hanno mostrato che un'ampia varietà di sistemi differenti evidenziano tutti una struttura simile non random caratterizzata da un corto diametro (il percorso più corto necessario per attraversare il network è più piccolo di quello necessario nel caso di un grafo random) e in cui molti nodi hanno una o due connessioni e pochi nodi hanno molte connessioni (Watts e Strogatz, 1998; Barabasi, 2009).

Gli studi ecologici hanno una lunga storia nella descrizione degli ecosistemi come network, partendo con i modelli concettuali di ecosistemi che descrivono i flussi di materia ed energia attraverso il sistema (Odum, 1968): il concetto di food web, in cui i nodi rappresentano le specie o i gruppi funzionali e le relazioni trofiche sono rappresentate da archi, è una tipologia di network molto studiata in ecologia.

Recenti lavori nelle analisi delle food web hanno mostrato che la struttura di reti trofiche è irregolare ma non random e, in funzione della risoluzione della rete studiata, può essere caratterizzata dalle metriche proprie della teoria dei grafi (Bascompte, 2009; Ings *et al.*, 2009). Analisi di dati empirici riguardanti reti trofiche in ecosistemi terrestri e acquatici hanno mostrato che gli ecosistemi sono network *small world*, essendo caratterizzati da lunghezza di percorso tra due specie, scelte casualmente, più corta di quella attesa in presenza di un grafo random (Montoya e Solé, 2002; Williams *et al.*, 2002).

Le implicazioni di questo fatto sono importanti, sistemi scale-free (con distribuzione dei legami che segue una legge di potenza; piuttosto che un'esponenziale tipica, invece, di grafi random) sono robusti alla perdita casuale dei nodi (è improbabile che un nodo selezionato casualmente sia altamente connesso) ma sono vulnerabili alla perdita di nodi centrali (Albert *et al.*, 2000). Questa contemporanea robustezza e fragilità è all'origine di alcuni fenomeni verificati in reti reali. Per esempio l'attacco mirato ad alcuni grossi *hub* della rete Internet ha portato più di una volta a paralisi dell'intero sistema, mentre la perdita di singoli elementi periferici, poco connessi, non inficia il funzionamento regolare della rete (Parrott, 2010). La spiegazione di questo può passare attraverso l'applicazione della teoria della percolazione (Stauffer e Aharony, 1992).

Il fenomeno, noto in fisica, riguarda originariamente la diffusione di un liquido attraverso uno strato di materiale poroso. Uno dei risultati più importanti è la presenza di una soglia critica (p_c) al di sopra della quale il fluido riesce a passare da parte a parte. La formulazione matematica può essere applicata a una rete considerando i collegamenti come "canali" di scorrimento, e i nodi come elementi che possono o meno essere "bagnati". Lo studio del tasso di diffusione mostra che per reti scale-free la soglia critica dipende dall'esponente della distribuzione di legame. Generalmente tale soglia si attesta intorno a valori piuttosto bassi: questo indica una grande velocità di diffusione in reti scale-free. L'analisi della robustezza di reti trofiche alla perdita delle specie ha mostrato risposte simili ad altri sistemi complessi (Dunne *et al.*, 2002): superata la soglia di percolazione il network diventa troppo frammentato per rimanere funzionale.

Per determinare la diversa importanza dei nodi di un network sono molto utilizzati gli indici di centralità (Freeman, 1979; Bascompte, 2009). Una misura di centralità è una funzione che associa ad ogni nodo $v \in V$ un numero reale non negativo $c(v)$ chiamato centralità di v . Si dice che u è centrale se $\forall v \in V c(u) \geq c(v)$. Esistono diverse misure di centralità:

1. *degree centrality*
2. *closeness centrality*
3. *betweenness centrality*
4. *eigenvector centrality*

L'utilizzo delle misure di centralità fornisce indicazioni sul flusso potenziale di comunicazione tra nodi adiacenti. Come Freeman (1979) ha sostenuto, le prime tre misure di centralità (*degree*, *closeness* e *betweenness*) implicano tre differenti modalità di come la centralità influenzi i processi. La quarta misura di centralità, l'*eigenvector centrality*, può essere considerata una estensione della *degree centrality*, riflettendo che la centralità non è semplicemente il risultato dei legami diretti tra i nodi, ma anche dei legami che possiedono i nodi adiacenti ai quali un nodo è connesso (Bonacich, 1972). Quindi le misure di centralità offrono quattro differenti modalità di identificazione di come la struttura del network possa influenzare la complessità e la produttività.

L'interpretazione più semplice del concetto di centralità è data dal computo dei gradi (*degree centrality*): questa misura si concentra sugli archi che collegano un dato vertice al suo vicinato, e semplicemente ne conta il numero. Un nodo è tanto più importante quanti più legami ha nella rete. I nodi con un basso grado rappresentano le posizioni periferiche nella rete.

La *degree centrality* (Dc_i) può essere espressa come (Freeman, 1979):

$$Dc_i = \frac{\sum_{j=1}^N a_{ij}}{N-1} \quad (3.8)$$

dove $a_{ij}=1$ se i nodi i e j sono connessi, è 0 se i nodi non sono connessi; N è il numero totale dei nodi del network.

La *closeness centrality* (Cc_i) è una misura basata sulla distanza. Intuitivamente, questo indice focalizza la propria attenzione su quanto un nodo è vicino agli altri nodi adiacenti. Un nodo è quindi tanto più centrale quanto più è nella posizione di interagire velocemente (avendo meno intermediari) con gli altri nodi. Un nodo centrale, in questo senso, risulta allora molto efficace nel trasmettere “informazioni”, proprio perché è quello che maggiormente nel gruppo ha contatti diretti, o indiretti ma brevi, con tutti gli altri.

Questa misura, quindi, è ottenuta come il reciproco della somma delle distanze dal nodo i con tutti gli altri:

$$Cc_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}} \quad (3.9)$$

dove d_{ij} è la più corta distanza che separa i due nodi i e j (distanza geodesica, ossia la distanza più corta, in termini di numero di connessioni attraversate, tra due nodi).

L'interazione tra due nodi non adiacenti è legata alla collaborazione con altri nodi, in particolare con quelli localizzati sui percorsi che collegano i primi due: questi intermediari hanno un ruolo delicato e potrebbero esercitare un potere di controllo sul flusso delle informazioni che veicolano all'interno del sistema. Il concetto di *betweenness centrality* (Bc_i) prende quindi in considerazione le geodetiche presenti nel grafo, contando quante volte ogni vertice si trova coinvolto in quelle tra altri nodi. Molti ricercatori, già dai primi anni '50, avevano intuito l'importanza insita nell'occupare questa posizione: ciò equivaleva ad avere la possibilità di influenzare la comunicazione, di gestire l'informazione. Ma questi ricercatori non riuscirono a sviluppare una tecnica per quantificare questo tipo di centralità fino a che Freeman (1979) non propose un metodo basato sulle geodetiche.

La *betweenness* del nodo i sarà data dalla sommatoria di tutte le *betweenness* parziali calcolate per ogni coppia di vertici:

$$Bc_i = 2 \sum_{j < k; i \neq j}^N \frac{g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)} \quad (3.10)$$

dove: $g_{jk}(i)$ è il numero di cammini minimi che collegano j e k passando per i ; g_{jk} è il numero di cammini minimi che collegano j e k . Un nodo è *betweenness*-centrale se si trova su molti cammini che collegano gli altri nodi tra di loro.

L'indice di Freeman per la *betweenness* si basa su assunzioni precise in relazione alla distribuzione di probabilità delle geodetiche: specialmente in contesti di comunicazione, non è detto che una strada valga l'altra per il nodo, anzi, è probabile che ci siano percorsi preferiti e percorsi da evitare, per quanto della stessa lunghezza. Quello che Freeman non considera, sottolineano Wasserman e Faust (1994), è che se una delle geodetiche esistenti tra due vertici passa per un terzo nodo con un grado elevato, essa risentirà della sua influenza e diventerà, per così dire, più appetibile per il flusso di informazione. L'equiprobabilità si rivela dunque una limitazione troppo stringente. L'assunto di Freeman è corretto solo se i nodi hanno un degree simile (o con uno scostamento basso dal valore medio); se questo assunto non è sostenibile, se i nodi hanno scostamenti significativi dal valore medio, dobbiamo cambiare strategia e cercare un modello che tenga conto di differenti probabilità per le geodetiche.

Si può considerare l'*information centrality* (Ic_i) (introdotta da Stephenson e Zelen nel 1989) come una generalizzazione della *betweenness centrality* a tutti i percorsi tra i nodi, pesati in relazione alla loro lunghezza.

L'*information centrality* per un vertice viene calcolata come media armonica dell'ampiezza di banda di tutti i percorsi che originano da detto vertice. I nodi con una *information centrality* alta sono nodi che generalmente hanno un grande controllo sul flusso di informazione che circola nella rete: essi tendono ad avere un grande numero di legami corti con gli altri nodi, ovvero sono collegati direttamente a molti altri senza intermediari.

Se A è la matrice di adiacenza del network considerato, D una matrice diagonale contenente il grado di ciascun nodo e J una matrice identità, allora l'*information centrality* è matematicamente definita dall'inversa della matrice B data da:

$$B = D - A + J \quad (3.11)$$

Si ottiene la matrice C come:

$$C = (c_{ij}) = B^{-1} \quad (3.12)$$

dalla quale la matrice di informazione è ottenuta nel modo seguente:

$$I_{ij} = (c_{ii} + c_{jj} - c_{ij})^{-1} \quad (3.13)$$

L'*information centrality* del nodo i è definita utilizzando la media armonica:

$$Ic_i = \left[\frac{1}{N} \sum_j \frac{1}{I_{ij}} \right]^{-1} \quad (3.14)$$

L'*eigenvector centrality* (Bonacich, 1972, 1987) combina insieme il numero delle scelte dirette che riceve un vertice con il prestigio dei nodi che compiono le scelte, in modo da ottenere una centralità “pesata” dallo *status* dei nodi coinvolti. Se, quindi, il dominio di influenza (o vicinato) di un nodo è affollato di nodi importanti, la sua centralità risulta accresciuta proporzionalmente da questo fattore; viceversa, la sua centralità risulta diminuita se viene scelto da nodi scarsamente significativi.

Matematicamente l'*eigenvector centrality* (Ec_i) del nodo i è proporzionale alla media delle centralità dei nodi adiacenti al nodo i considerato:

$$Ec_i = \frac{1}{\lambda} \sum_{j=1}^N a_{ij} Ec_j \quad (3.15)$$

dove λ è una costante. Definendo il vettore delle centralità $\mathbf{Ec} = (x_1, x_2, \dots)$ si può riscrivere questa equazione in forma matriciale:

$$\lambda \vec{Ec} = A \vec{Ec} \quad (3.16)$$

così si può vedere che $\vec{Ec}$ è un autovettore della matrice di adiacenza con autovalore λ . Dato che le centralità non possono assumere valori negativi, si può dimostrare (tramite il teorema di Perron-Frobenius) che λ è l'autovalore più grande della matrice di adiacenza e $\vec{Ec}$ è l'autovettore corrispondente.

Il significato di questa misura risiede nel considerare l'importanza dei nodi vicini al nodo considerato. In questo modo, un vertice è tanto più centrale quanto più è collegato a vertici centrali: se un nodo è adiacente a pochi nodi, ma questi ultimi ne influenzano molti altri, allora il primo nodo è molto influente. L'*eigenvector centrality* fornisce informazioni di ordine superiore rispetto alla *degree centrality*, che considera solamente i legami diretti.

Se si considera il network nel suo insieme è possibile determinare in quale misura al suo interno esistono variazioni significative tra i diversi indici di centralità propri a ciascun nodo. Questo equivale a determinare in quale misura un network presenta una struttura centralizzata: più omogenei tra loro sono gli indici di centralità di ciascun nodo, minore sarà il grado di centralizzazione del network; viceversa se ci si trova di fronte a un network in cui uno o pochi nodi presentano un alto livello di centralità, mentre un gran numero di altri nodi risultano periferici, si avrà alta centralizzazione.

Freeman (1979) propone di partire dalle diverse misure di centralità dei nodi per arrivare a definire il livello complessivo di centralizzazione di un grafo. Le misure di centralizzazione si basano sul rapporto tra la somma delle differenze effettivamente riscontrate tra i singoli valori di centralità di ciascun vertice e la somma massima che di tali differenze sarebbe teoricamente possibile.

Quindi per determinare la centralizzazione di un network occorre:

1. determinare gli indici di centralità con la metrica che si vuole analizzare (*degree, closeness, betweenness o eigenvector centrality*);
2. determinare le differenze tra il valore massimo riscontrabile tra tutti gli indici calcolati e il valore assunto da ciascun indice di centralità;
3. sommare tutti i valori così ottenuti;
4. rapportare tale risultato con un'analogia somma, ma questa volta operata rispetto agli indici massimi di centralità teoricamente rilevabili in un grafo delle stesse dimensioni di quello considerato.

Quindi si ha la seguente formula generale per trovare l'indice di centralizzazione C_x relativo alla metrica di centralità x :

$$C_x = \frac{\sum_{i=1}^N [c_x^{\max} - c_x(i)]}{\max \sum_{i=1}^N [c_x^{\max} - c_x(i)]} \quad (3.17)$$

dove $c_x^{\max}$ rappresenta il massimo valore di centralità riscontrato tra i nodi e $c_x(i)$ è il valore di centralità assunto dal nodo i .

C_x assume valori compresi tra 0 e 1: nel primo caso (minima centralizzazione) tutti i nodi presentano lo stesso livello di centralità, mentre nel secondo caso (massima centralizzazione) un solo punto presenta un'alta centralità mentre gli altri nodi sono tutti periferici.

È possibile, quindi ottenere le seguenti misure di centralizzazione:

degree centralization (DC), closeness centralization (CC), betweenness centralization (BC), eigenvector centralization (EC) (Wassermann e Faust, 1994).

Tramite queste misure, diventa possibile studiare alcune caratteristiche strutturali dei network ecologici che ne influenzano la dinamica e le proprietà di stabilità.

4. STRUTTURAZIONE DELLA COMUNITÀ MACROBENTONICA

DELLE SALINE DI TARQUINIA IN FUNZIONE DEL GRADIENTE SALINO

ABSTRACT

La complessità dei sistemi ecologici rappresenta uno dei parametri più difficili da definire e quantificare: questo è evidenziato dall'esistenza di una moltitudine di definizioni che le sono state attribuite nella letteratura ecologica. In questo lavoro si mettono a confronto alcune delle misure provenienti dalla teoria dell'informazione, spesso usate per misurare la diversità biologica, ed alcune delle metriche derivanti dalla teoria della network analysis. Il data set a disposizione consiste in un monitoraggio annuale della comunità macrobentonica della Riserva Naturale delle saline di Tarquinia, effettuato in cinque vasche, caratterizzate da differenti valori di salinità. Per ogni stazione di campionamento sono state calcolate la complessità algoritmica, in base alla concezione data da Kolmogorov, l'entropia di Shannon e l'indice strutturale Δ . In accordo ai più recenti sviluppi teorici, misure di complessità tengono conto anche delle potenziali interazioni che intercorrono tra gli elementi presenti nei sistemi. Il primo passo è stato quello di derivare il network minimo in grado di descrivere le potenziali interazioni tra i taxa, in coerenza con la metodologia proposta da Witthaker della '*edge exclusion deviance*'. Tale approccio ha permesso di ottenere, oltre che la matrice di adiacenza binaria, anche una stima della forza dei legami esistenti tra i nodi. Dalle matrici minime di interazione (binarie e pesate) sono stati calcolati alcuni indici di centralità, che esprimono in maniera differente l'importanza posizionale dei nodi all'interno del network (*degree*, *closeness*, *betweenness*, *information* ed *eigenvector centrality*), in grado di definire il livello di omogeneità/eterogeneità dell'intera rete. Quindi, al fine di ricavare informazioni sulla struttura della comunità, sono stati calcolati gli indici di centralizzazione delle matrici binarie, relativi alle metriche di centralità utilizzate. Vengono qui presentati i risultati delle analisi relative al confronto tra le diverse misure strutturali di comunità in relazione alla variazione stagionale di salinità nelle differenti vasche. È inoltre proposta una misura di complessità strutturale che prende in considerazione sia la distribuzione di biomassa tra i taxa che le interazioni potenziali tra essi. I risultati mostrano come la salinità sia un parametro strutturante la comunità macrobentonica delle saline di Tarquinia e come l'utilizzo di diverse metriche, sintetizzate nell'indice di complessità strutturale, permetta di identificare i pattern di organizzazione di comunità sottoposte a forti oscillazioni dei parametri chimico-fisici.

4.1 INTRODUZIONE

La struttura dei network complessi determina fortemente la loro dinamica, la stabilità e la robustezza nei confronti delle perturbazioni (Strogatz, 2001; Gonzalez *et al.*, 2010). In questo senso il concetto di complessità si configura come proprietà strutturale importante da analizzare, ma difficile da quantificare. Essa può essere definita in molti modi diversi: varietà, connettanza, forza di interazione, eveness (Pimm, 1984); spesso, nell'analisi dei dati ecologici, si fa riferimento anche al concetto di entropia informazionale (Shannon, 1948).

Spesso si interpretano entropia e diversità come fossero due concetti identici; tuttavia Taillie e Patil (1979) hanno sostenuto che essi non sono perfettamente coincidenti, sulla base dell'osservazione che alcune misure di diversità non riescono a rilevare l'aumento di entropia del sistema, che empiricamente è possibile verificare. Questi studi dimostrano l'inadeguatezza dell'applicazione di alcuni indici di diversità (Anand e Orloci, 2000) e ancora più errata è l'associazione tra la diversità, basata sull'entropia, e la complessità, e l'implicazione che i due termini siano intercambiabili (McIntosh, 1967; Margalef, 1968; Woodwell e Smith, 1969; May, 1979).

Un passo in avanti è avvenuto con la formalizzazione matematica del concetto intuitivo che la complessità ecologica non coincide con l'entropia ad opera di Anand e Orloci (1996). Gli autori sostengono che per trovare la complessità totale occorre considerare anche la porzione di complessità strutturale che non dipende dal disordine, bensì dalle proprietà emergenti del sistema dovute all'auto-organizzazione.

Essi definiscono la complessità sulla base della difficoltà di descrizione del sistema in oggetto: in questo senso si definisce la complessità di un insieme di oggetti come la grandezza in bit del programma più piccolo per il rispettivo calcolo.

La nozione di sforzo di descrizione come manifestazione di complessità è stata, di fatto, formalizzata per primo da Kolmogorov (1965) e successivamente ripresa da Chaitin (1977) per i sistemi fisici. Data una stringa di bit si definisce complessità algoritmica la lunghezza del programma più corto che è in grado di generare la suddetta stringa. Questa definizione di complessità tiene conto della strutturazione della comunità sulla base della probabilità di occorrenza di un taxa nel campione, ma non considera le interazioni tra essi. Per analizzare la struttura di comunità May (1973) e Pimm (1982, 1984, 1991) utilizzano alcune metriche, quali la connettanza e la forza media di interazione, calcolate sulla base della matrice di comunità. Tuttavia, tale approccio non considera l'arrangiamento strutturale dei diversi taxa che compongono il network e come variazioni nella loro organizzazione possano modificare la funzionalità.

Recenti studi fanno uso delle metriche proprie della network analysis per studiare la complessità strutturale delle comunità ecologiche. Esse vengono rappresentate tramite un grafo, dove i nodi rappresentano le componenti del sistema, connesse tra loro tramite archi. La struttura topologica dei network è dipendente dall'arrangiamento strutturale dei nodi e dei legami, quindi, definire l'importanza di ciascun nodo è cruciale per determinare le proprietà dinamiche e di stabilità dei network (Freeman, 1979; Estrada e Bodin, 2008; Gonzalez *et al.*, 2010).

Nella network analysis il grado di importanza di ciascun nodo è comunemente quantificato tramite indici di centralità (Freeman, 1979), dove differenti indici misurano differenti aspetti dell'importanza posizionale di un nodo. La scelta di una particolare metrica piuttosto di un'altra dipende dall'informazione che si vuole trarre dalla rete considerata.

Un nodo con molte interazioni è importante poiché è in grado di influenzare molti differenti nodi, oppure può servire come ponte tra nodi che, altrimenti, non sarebbero connessi, influenzando, così, molte importanti caratteristiche, come la colonizzazione e la migrazione (Moilanen e Nieminen, 2002), gli effetti a cascata nelle reti trofiche (Allesina *et al.*, 2006) o la coevoluzione tra piante e impollinatori (Bastolla *et al.*, 2009).

Molti network ecologici sembrano mostrare modelli di interazione dove diverse sottoreti sono connesse a un “network core” che agisce da elemento coesivo (Melián e Bascompte, 2004; Bascompte e Stouffer, 2009); questo core di specie potenzialmente interagenti è spesso composto da specie generaliste (Gonzalez *et al.*, 2010). Recenti studi suggeriscono che i pattern coesivi dei network ecologici conferiscono robustezza, fornendo una minore vulnerabilità nei confronti della delezione di specie (Loreau *et al.*, 2001).

Quindi, l'organizzazione di un sistema, dalla quale ne consegue una maggiore o minore complessità, incorpora non solo la diversità strutturale delle componenti, ma anche le proprietà emergenti che derivano dalle interazioni sinergiche tra esse (Li, 2000; Azovsky, 2009). Molti autori (Scheiner, 1993; Palmer e White, 1994; Azovsky, 2009) definiscono le comunità biologiche come “entità integrate” composte da assemblaggi di specie organizzati, tali da produrre un insieme coeso. Si capisce bene come l'approccio della network analysis sia di fondamentale importanza ai fini di una comprensione maggiore della struttura delle comunità e di una capacità predittiva migliore sull'evoluzione della loro dinamica.

Sulla base di questo background teorico, il lavoro presentato ha l'obiettivo di valutare la complessità strutturale della comunità macrobentonica della Riserva Naturale delle saline di Tarquinia, utilizzando sia alcune metriche derivanti dalla teoria dell'informazione, che dalla network analysis. Esistono pochi studi nei quali i dati ecologici vengono elaborati utilizzando questi approcci (Parrott, 2010): lo scopo è di mostrare che l'utilizzo di un insieme di metriche diverse può fornire utili indicazioni per lo studio delle comunità ecologiche, dato che non esiste una formulazione rigorosa di complessità in ecologia. I risultati derivanti dall'approccio informativo e di network sono stati analizzati, in un primo momento, separatamente, per testare le informazioni ottenibili da ogni metrica utilizzata, mettendoli, poi, in relazione all'intensità di disturbo ambientale, che è rappresentato dalle variazioni di salinità.

Successivamente, è proposta una misura di complessità strutturale, sulla base della formulazione matematica data da Piqueira (2009), che integra sia l'approccio informativo che di network, considerando, dunque, sia la distribuzione di biomassa nel tempo tra i diversi taxa, che la probabilità di interazione inter taxa, entrambi fattori fondamentali per lo studio dinamico dei sistemi ecologici. La finalità non è fornire una misura assoluta di complessità, bensì di introdurre nell'analisi uno strumento che permetta di valutare la complessità di una comunità ecologica considerandola nella sua globalità, in modo da poter attuare confronti nel tempo, nello spazio e tra le diverse comunità ecologiche considerate. Tale approccio permette, inoltre, di ottenere informazioni utili per la gestione e conservazione degli ambienti artificiali di transizione.

4.2 MATERIALI E METODI

4.2.1 AREA DI STUDIO

L'area di studio è l'ecosistema acquatico artificiale della Riserva Naturale delle saline di Tarquinia ($42^{\circ}12'$ N, $11^{\circ}43'$ E), dove il network spaziale comprende circa 100 vasche, caratterizzate da un ampio gradiente di salinità, passando da acque con salinità prossima all'acqua di mare (40 mg/l) ad acque iperaline (che presentano picchi di salinità che superano i 100 mg/l). Le vasche sono bacini poco profondi la cui connettività è assicurata da una serie di chiuse in legno e dai canali che li circondano, mentre la separazione delle vasche è ottenuta tramite dei terrapieni. La comunicazione con il mare è assicurata da due foci: la Foce di Ponente, situata all'estremo Nord della salina permette oggi l'ingresso dell'acqua marina nell'impianto, attraverso una pompa idrovora, mentre in passato, quando l'impianto era ancora funzionante, l'acqua entrava seguendo i ritmi delle maree e passando attraverso una paratoia azionata manualmente. L'altro canale, la Foce di Levante, è situato più a sud, e da esso in passato uscivano le acque di scarto del processo di estrazione del sale. Il lavoro di campionamento e di analisi del macrobentos di fondo molle delle saline di Tarquinia è stato effettuato nell'ambito dello svolgimento di una tesi di dottorato (Bramucci, 2009).

Sono state scelte cinque stazioni di campionamento, seguendo un gradiente di salinità e confinamento, numerate da 1 a 5 e localizzate lungo l'asse principale delle saline (Fig 4.1). La stima della biomassa della comunità macrobentonica è stata effettuata utilizzando il metodo di Edgar (Edgar, 1990 a e b; Edgar, 1994; Arias e Drake, 1994; Ponti, 2000; Ponti *et al*, 2005, 2007; Bramucci, 2009).



Figura 4.1 Riserva Naturale delle saline di Tarquinia. In grigio sono rappresentate le stazioni oggetto di campionamento

Il campionamento del macrobentos è stato effettuato tramite una benna Van Veen, con superficie di raccolta pari a $0,06 \text{ m}^2$ e profondità di penetrazione di 8 cm . Essa è formata da due valve incernierate che, una volta toccato il fondo, si chiudono per effetto del loro stesso peso. Per ogni data di campionamento e per ciascuna stazione sono state prelevate tre repliche. Nel corso dei campionamenti, in ciascuna stazione e ad ogni data di campionamento, insieme al prelievo dei campioni, sono state effettuate anche le misure dei principali parametri chimico-fisici (salinità, temperatura, ph e ossigeno disciolto) (Bramucci, 2009).

4.2.2 TEORIA DELL'INFORMAZIONE

Per misurare la complessità ecologica informazionale, è stato utilizzato l'approccio proposto da Anand e Orloci (1996). Essi sostengono che l'entropia di Shannon H , molto utilizzata in ecologia per misure di diversità, non sia sufficiente a stimare la complessità (Taillie e Patil, 1979). H è calcolata nel seguente modo:

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i \quad (4.1)$$

dove $p_i = p_1, p_2, \dots, p_n$ sono le frequenze relative (di biomassa) dei taxa rinvenuti.

In questo lavoro si utilizza la definizione di complessità algoritmica data da Kolmogorov (Anand e Orloci, 1996, 2000), per cui è possibile correlare il livello di complessità misurata con la lunghezza media del codice L o, in altre parole, con la difficoltà di descrizione del sistema in oggetto:

$$L = \sum_{i=1}^N p_i l_i \quad (4.2)$$

dove l_i è la lunghezza del codeword associata alla probabilità p_i . Il valore di L non dipende solo dal numero N di specie e dalla loro distribuzione di biomassa p_i , ma anche dalla lunghezza l_i del codice, che dipende, a sua volta, dall'algoritmo di codifica. È stato adottato il metodo di codifica di Huffman (1952) che soddisfa il criterio di parsimonia (Abramson, 1963), dato che valori p_i bassi sono codificati in parole di codice lungo, mentre alti valori di p_i in brevi parole di codice. Infatti, gli eventi a bassa probabilità possono potenzialmente trasmettere una maggiore informazione e sono più imprevedibili rispetto ad eventi con elevata probabilità di occorrenza.

Si dimostra matematicamente che sussiste sempre la seguente relazione:

$$L \geq H \quad (4.3)$$

In altre parole, l'entropia è il limite inferiore per la lunghezza media del codice. Dunque L può essere superiore ad H , ma mai inferiore. Mano a mano che la distribuzione dei taxa possiede valori inferiori di *eveness* la differenza tra L e H aumenta. Si può, quindi, introdurre una terza quantità:

$$\Delta = L - H \quad (4.4)$$

In base all'approccio di Anand e Orloci (1996), e seguendo la teoria di Koppel (1987), L è una misura della "complessità totale" mentre H misura la "complessità basata sul disordine". La differenza tra queste due quantità (Δ) non rappresenta la semplice deviazione dall'entropia massima, bensì include informazioni sull'ecosistema che l'entropia non riesce a cogliere: essa prende il nome di "indice strutturale". Per trovare la lunghezza media di codice L è stata costruita una *function* implementata su Matlab 7.4.0.287 (R2007a). Per testare l'esistenza di differenze significative tra le stazioni di campionamento è stato utilizzato il test non parametrico di Kruskal-Wallis sugli indici così calcolati (R, Development Core Team, 2009).

4.2.3 NETWORK ANALYSIS

Indici di complessità strutturale che tengono conto delle interazioni tra le componenti del sistema possono essere misurati utilizzando le metriche proprie della *network analysis*. A tal fine occorre costruire le matrici di adiacenza tra taxa per ogni stazione di campionamento.

Tuttavia, nel caso di campionamenti non manipolativi di comunità, utilizzando le classiche misure di distanza e similarità, il risultato è rappresentato da matrici completamente connesse: tutti i taxa interagiscono con gli altri con legami di peso d_{ij} . La topologia di matrici così ottenute non fornisce informazioni sulle relazioni inter-taxa (Fortuna *et al.*, 2009).

Per applicare le metriche alle matrici binarie, è necessario ricavare una matrice di adiacenza minima, che contenga un insieme minimo di legami, in grado di descrivere la struttura della comunità considerata, con minima perdita di informazione. Quindi, l'obiettivo è identificare i legami che sono ridondanti nel descrivere la struttura del network. Per fare questo è stato utilizzato il metodo dell'indipendenza condizionale (Dyer e Nason, 2004) che utilizza la *edge exclusion deviance EED* (Whittaker, 1990): un metodo statistico volto ad individuare i legami che sono così deboli da poter essere trascurati. Tale metodo prevede i seguenti passaggi.

Occorre, innanzi tutto, traslare la matrice di distanza D in una matrice di covarianza C . Gower (1966) ha mostrato che la covarianza tra gli elementi i e j di D è data da:

$$c_{ij} = -\frac{1}{2}(d_{ij} - d_{i.} - d_{.j} + d_{..}) \quad (4.5)$$

dove: d_{ij} è la distanza tra l'elemento i e j nella matrice di distanza D , $d_{i.}$ è la media marginale di riga, $d_{.j}$ è la media marginale di colonna e $d_{..}$ è la media della matrice D . Seguendo direttamente il metodo di Magwene (2001) si inverte la matrice di covarianza ottenendo quella che viene chiamata matrice di precisione (Cox e Wermuth, 1996).

Se un elemento di questa matrice è prossimo a zero, allora le variabili corrispondenti sono tra loro indipendenti. Ciascun elemento della diagonale nella matrice di precisione è connesso al coefficiente di correlazione multipla R_i^2 tra la variabile considerata e tutte le altre; $p_{ii}=1/(1-R_i^2)$ (Whittaker, 1990). La radice quadrata del coefficiente di correlazione multipla è conosciuta come "coefficiente di determinazione multipla" (Sokal e Rohlf 1995), e rappresenta una misura della proporzione di varianza nella variabile i congiuntamente spiegata da tutte le altre variabili.

La matrice di precisione può essere standardizzata in modo tale da ottenere nella diagonale principale tutti uno, e come elementi all'esterno della diagonale della matrice i coefficienti di correlazione parziale dati da tutte le variabili:

$$r_{ij} = \frac{-P_{ij}}{\sqrt{P_{ii}P_{jj}}} \quad (4.6)$$

Come per la matrice di precisione, valori assoluti di r_{ij} che sono pressoché zero denotano coppie di taxa indipendenti: questo vuol dire che esiste un sufficiente numero di percorsi alternativi attraverso il network, la cui presenza spiega il pattern globale della covariazione dei taxa, tale che la rimozione dell'interazione tra i e j non influenza la covarianza strutturale totale.

Determinare quanto piccolo deve essere r_{ij} per essere considerato zero è il passaggio finale nella stima della matrice minima di adiacenza.

Whittaker (1990) ha mostrato che la divergenza di informazione statistica, chiamata *edge exclusion deviance* (*EED*) può essere usata per determinare se i valori di r_{ij} sono significativamente maggiori di zero. La *EED* è calcolata come:

$$EED = -N \ln \left[1 - \left(r_{ij} \right)^2 \right] \quad (4.7)$$

dove N è il numero totale di individui dell'intero data set. La *EED* segue una distribuzione asintotica del χ^2 con un grado di libertà (Whittaker, 1990).

Usando i valori di *EED* così ottenuti è possibile determinare la matrice di adiacenza minima: tutti i valori di r_{ij} con devianza minore di 3.84 (questo numero rappresenta la soglia del 5% nella distribuzione del χ^2 con un grado di libertà) sono rifiutati. Questo significa che quei legami non sono significativamente maggiori di zero e, quindi, quelle coppie di taxa non interagiscono con una forza significativa. Questo metodo permette, così, di trovare il minimo numero di legami che spiega la strutturazione della comunità macrobentonica senza perdita di informazione. Inoltre, esso fornisce anche la forza dei legami, ossia quanto forte è la correlazione tra ogni coppia di taxa connessa. Tale forza è misurata come informazione della popolazione i sulla popolazione j e viceversa, condizionandola su tutti i taxa rimanenti. Quindi, per ogni coppia di taxa connessi, la forza della dipendenza s_{ij} è data dalla seguente relazione:

$$s_{ij} = -\frac{1}{2} \ln \left[1 - \left(r_{ij} \right)^2 \right] \quad (4.8)$$

Utilizzando questo metodo sono state ottenute cinque matrici minime relative alle cinque diverse vasche campionate. Inoltre sono state ricavate anche le cinque matrici pesate in modo da poter studiare l'importanza delle interazioni pesate nel network ecologico considerato. Quindi le cinque matrici di adiacenza binarie risultanti sono state confrontate con le rispettive matrici pesate.

Su tali matrici di adiacenza sono stati calcolati diversi indici di centralità dei nodi e relative centralizzazioni del network. Per ciascun nodo sono stati calcolati i seguenti indici di centralità: *degree*, *closeness*, *betweenness*, *information* ed *eigenvector centrality* (le formule matematiche di questi indici sono riportate nel capitolo 3).

La *degree centrality* (Dc_i) è definita come il numero di legami incidenti su un nodo. La *closeness centrality* (Cc_i) misura quanto fortemente un taxon i è vicino a tutti gli altri taxa nel network (Freeman, 1979; de Nooy *et al.*, 2005).

La *betweenness centrality* (Bc_i) è la frazione dei percorsi più corti tra tutte le coppie di taxa nel network, che attraversano il nodo i (Freeman, 1979; de Nooy *et al.*, 2005). Taxa con $Bc_i > 0$ sono detti connettori.

L'*information centrality* (Ic_i) (Stephenson e Zelen, 1989) è una generalizzazione della *betweenness centrality* a tutti i percorsi tra i nodi, pesati in relazione alla loro lunghezza.

L'*eigenvector centrality* (Ec_i) calcola la centralità dei nodi sulla base dell'importanza dei nodi ai quali esso è connesso.

Gli indici di centralità dei nodi per ogni vasca sono stati calcolati utilizzando uno *script* appositamente preparato per essere implementato tramite il software statistico R (Development Core Team, 2009. vd. Appendice A.1). In questo modo è stato possibile calcolare anche la *degree*, *betweenness*, *closeness* ed *eigenvector centrality weighted* sulle matrici pesate (vd. Appendice A.2). Per ogni vasca è stata effettuata la correlazione di Spearman per testare l'esistenza di relazioni statisticamente significative tra i diversi indici e per verificare se il ranking dei taxa subisce delle variazioni utilizzando le diverse metriche. Quindi è stata implementata l'analisi fattoriale delle componenti principali PCA (Rummell, 1970) per ottenere una nuova variabile che semplificasse la dimensionalità degli indici.

Successivamente sono stati calcolati, sulle matrici di adiacenza binarie, gli indici di centralizzazione del network che forniscono una misura globale dell'influenza di ciascun nodo all'interno del sistema. Sono stati ottenuti: la *degree*, *closeness*, *betweenness*, *information* ed *eigenvector centralization*. Tali metriche sono calcolate come rapporto tra la variazione nella relativa misura di centralità e la massima variazione possibile in un network della stessa dimensione.

Le metriche utilizzate sono state messe in relazione con le misure informative di complessità per spiegare la variazione strutturale osservata lungo il gradiente salino, considerando sia le interazioni potenziali tra taxa che l'influenza della distribuzione di biomassa degli stessi.

È stata, quindi, definita una funzione di complessità integrata seguendo l'approccio proposto da Piqueira (2009). In questo modo è stato possibile sintetizzare, in un unico indice, sia l'influenza della distribuzione delle biomasse dei taxa tramite l'entropia, sia le interazioni potenziali inter taxa. Tale misura prende in considerazione tre termini: (i) la dimensione del sistema N , (ii) una misura di complessità strutturale delle connessioni tra le diverse parti del sistema C_e e (iii) una misura di complessità strutturale C_f che prende in considerazione la dinamica temporale delle variazioni in biomassa.

Per definire la complessità delle connessioni C_e si consideri un sistema composto da N taxa potenzialmente interagenti. Ciascun legame tra taxa è caratterizzato da una probabilità di occorrenza p_{ij} data dalla forza di interazione s_{ij} [eq 4.8] normalizzata a uno.

Di conseguenza l'entropia informazionale H_f associata alla struttura del sistema è la seguente:

$$H_f = - \sum_{i,j=1}^N p_{ij} \log_2 p_{ij} \quad (4.9)$$

Questa misura, non tiene, però, in considerazione l'importanza relativa dei taxa coinvolti nell'interazione. Per fare questo viene qui proposta un'entropia pesata sull'indice di centralità dei taxa presenti. Ne risulta la misura di entropia delle connessioni pesata H_e :

$$H_e = - \sum_{i,j=1}^N p_{ij} \log_2 p_{ij} \omega_i \omega_j \quad (4.10)$$

dove ω_i e ω_j rappresentano, opportunamente normalizzati, i pesi attribuiti ai taxa i e j , ottenuti tramite il ranking dei taxa derivante dalla PCA effettuata sugli indici di centralità. L'entropia massima (H_{e_max}) sarà data dal logaritmo del numero di legami possibili esistenti nel network: $H_{e_max} = \bar{\omega} \log[N(N-1)]$, dove $\bar{\omega}$ è il peso medio dei taxa. Seguendo l'idea proposta da Kaneko e Tsuda (2001) (Parrott, 2010), attribuendo complessità nulla alla situazione che presenta zero o massima entropia, la complessità strutturale C_e (complessità delle connessioni) può essere definita nel seguente modo:

$$C_e = \left(1 - \frac{H_e}{H_{e_max}}\right)^{k_1} \left(\frac{H_e}{H_{e_max}}\right)^{k_2} \quad (4.11)$$

dove k_1 e k_2 sono costanti reali definite positive, scelte in accordo al particolare sistema studiato. L'equazione 4.11 è compatibile con il fatto che ne' un sistema completamente ordinato ne' uno completamente random può essere complesso. Infatti, una misura di complessità ha la necessità di combinare l'ordine con il disordine, risultando, dunque, in una funzione convessa del disordine.

Per completare la definizione di complessità è necessario prendere in considerazione i processi dinamici del sistema che si vuole descrivere. Qui si considera, come processi dinamici, la variabilità temporale in biomassa dei taxa rinvenuti.

Diventa, allora, possibile definire la complessità C_f (complessità dinamica) come segue:

$$C_f = \left(1 - \frac{H}{L}\right)^{k_3} \left(\frac{H}{L}\right)^{k_4} \quad (4.12)$$

dove H è la misura dell'entropia di Shannon calcolata per ogni mese di campionamento [eq 4.1], L è la lunghezza media di codice [eq 4.2], k_3 e k_4 due costanti reali definite positive.

Prendendo in considerazione la dimensione della comunità N , la complessità delle connessioni C_e e la complessità dinamica C_f , la complessità di un sistema ecologico può essere definita (Piqueira, 2009) come:

$$C = N^\varepsilon C_e^\zeta C_f^\eta \quad (4.13)$$

dove ε , ζ e η sono costanti reali definite positive scelte in accordo al peso da attribuire ai differenti fattori che compongono la complessità.

4.3 RISULTATI

Sui dati di biomassa ottenuti per ogni mese di campionamento e per ogni vasca sono state calcolate le seguenti misure: la lunghezza media di codice L , l'entropia di Shannon H e l'indice strutturale Δ . I risultati ottenuti nel tempo e nello spazio sono mostrati in Tabella 4.1

vasca 1	1	2	3	4	5	6
L	2,48	2,58	1,92	3,27	1,81	1,79
H	2,46	2,54	1,87	3,24	1,74	1,61
Δ	0,02	0,04	0,05	0,04	0,07	0,18

vasca 2	1	2	3	4	5	6
L	2,53	1,81	1,96	1,49	1,52	1,53
H	2,46	1,61	1,85	1,27	1,30	1,40
Δ	0,07	0,21	0,10	0,21	0,22	0,12

vasca 3	1	2	3	4	5	6
L	1,60	1,75	2,02	1,10	1,12	1,27
H	1,42	1,57	1,86	0,46	0,49	0,92
Δ	0,18	0,17	0,16	0,63	0,63	0,36

vasca 4	1	2	3	4	5	6
L	1,00	1,03	1,48	1,00	1,00	1,00
H	0,03	0,16	1,14	0	0,01	0
Δ	0,97	0,87	0,34	1,00	0,99	1,00

vasca 5	1	2	3	4	5	6
L	1,01	1,01	1,61	1,00	1,00	1,00
H	0,11	0,04	1,36	0	0,19	0
Δ	0,90	0,96	0,25	1,00	0,81	1,00

Tabella 4.1 Variazione temporale dei parametri informativi nelle stazioni di campionamento. L =lunghezza media di codice; H =entropia di Shannon; Δ =indice strutturale, ottenura come differenza tra L e H [1=febbraio; 2=aprile; 3=giugno; 4=agosto; 5=ottobre; 6=dicembre]

I picchi di diversità variano da vasca a vasca: da questo punto di vista le saline di Tarquinia si presentano come ecosistema eterogeneo. Nella vasca 1 si osserva il massimo di complessità e di entropia nel mese di agosto mentre il più alto valore di Δ si osserva nel mese di dicembre. La vasca 2 presenta la massima diversità nel mese di febbraio, mentre il massimo valore di Δ si attesta nel mese di ottobre. Le vasche 3, 4 e 5 sono tutte maggiormente diversificate nel mese di giugno e si osservano, in generale, alti valori di Δ .

Per testare le differenze tra le vasche è stato utilizzato il test non parametrico di Kruskal-Wallis (alcuni dati sono risultati non normali mentre tutti mostrano varianze omogenee), implementato utilizzando il software statistico R (Development Core Team, 2009).

In tutti i casi il test di Kruskal-Wallis è risultato significativo con $p < 0.01$; quindi è stato utilizzato il test di Nemenyi-Damico-Walfe-Dunn come test post hoc per analizzare le differenze tra coppie di vasche. Per quanto riguarda la complessità totale, così come per l'indice di Shannon sono risultate significativamente differenti le vasche 1-4, 1-5 e 2-4. L'utilizzo dell'indice strutturale Δ mostra differenze statisticamente significative tra le vasche: 1-3, 1-4, 1-5, 2-4, 2-5, 3-4 e 3-5. Questi risultati mostrano come la misura dell'indice strutturale sia più discriminante rispetto ai classici indici informativi. L'andamento temporale di Δ nelle diverse stazioni di campionamento è mostrato in Figura 4.2, mentre la Figura 4.3 mostra il boxplot di Δ per ogni stazione di campionamento.

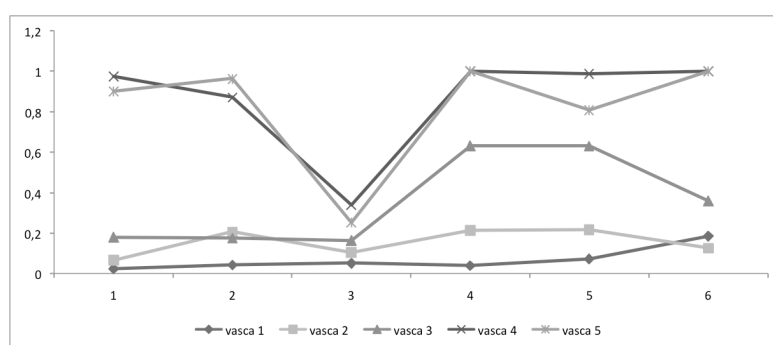


Figura 4.2 Andamento temporale dell'indice strutturale Δ nelle diverse stazioni campionate. Sull'asse x sono rappresentati i mesi di campionamento (1=febbraio, 2=aprile, 3=giugno, 4=agosto, 5=ottobre, 6=dicembre). Si può notare come le vasche 4 e 5 presentino valori superiori di Δ , rispetto alle altre vasche, durante tutto il corso dell'anno. Nel mese di giugno, pur osservando un decremento significativo di Δ nelle vasche 4 e 5, questo si mantiene comunque più elevato rispetto alle restanti vasche campionate.

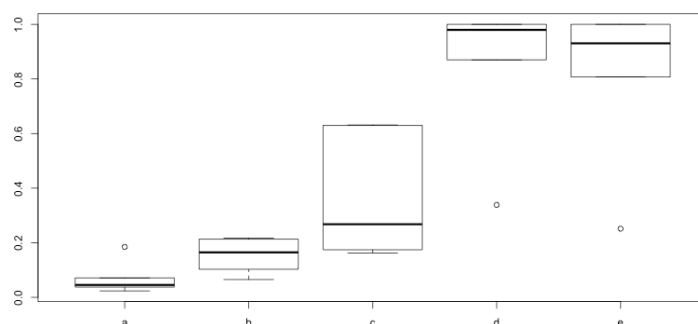


Figura 4.3 Boxplot dell'indice strutturale Δ nelle cinque stazioni di campionamento (a=vasca 1, b=vasca 2, c=vasca 3, d=vasca 4, e=vasca 5). L'omogeneità delle varianze sembra poco evidente a causa della presenza di alcuni outliers, tuttavia è evidente che la media delle vasche 1 e 2 si discosta significativamente dalle vasche 4 e 5. La vasca 3 ha un comportamento intermedio tra le vasche 1 e 2 e le vasche 4 e 5.

Per mettere in relazione l'indice strutturale Δ con il gradiente di disturbo ambientale, è stata effettuata una PCA, dove la matrice di partenza ha cinque righe, corrispondenti alle vasche campionate, e sei colonne, che rappresentano i mesi di campionamento. In questo modo è stato possibile ottenere valori per le cinque vasche che tenessero in considerazione le variazioni stagionali, che una semplice media non riuscirebbe a mostrare (la componente principale della PCA spiega il 95% della varianza)

	salinità media annua	dev std	CV
VASCA 1	42	2	0,048
VASCA 2	44	4	0,091
VASCA 3	62	10	0,161
VASCA 4	70	18	0,257
VASCA 5	70	18	0,257

Tabella 4.2 Valori di salinità nelle cinque vasche campionate. Sono riportati i valori medi annuali di salinità riscontrati nelle diverse vasche, la deviazione standard (dev std) della media e il coefficiente di variazione (CV) calcolato come il rapporto tra deviazione standard e la media.

La correlazione di Spearman tra i valori ottenuti dall'applicazione della PCA e il coefficiente di variazione della salinità (Tabella 4.2) ha mostrato $\rho=0.97$ ($p<0.01$). All'aumentare della variazione di salinità la comunità macrobentonica diventa più "ordinata" mostrando patterns di specie maggiormente prevedibili, dato che durante tutto l'anno si osserva la presenza di un taxon dominante (larve di chironomidi).

Per considerare le potenziali interazioni inter taxa è stato utilizzato l'approccio della network analysis. Per ogni matrice di distanza, ottenuta dalla sovrapposizione temporale dei taxa nelle diverse stazioni di campionamento, è stata applicata la metodologia precedentemente descritta dell'indipendenza condizionale (Dyer e Nason, 2004), ottenendo le matrici minime di interazione pesate e non pesate (vd. Appendice A.2).

Quindi sono stati calcolati gli indici di centralità dei cinque network. In Tabella 4.3 è riportata la legenda delle metriche di centralità utilizzate nell'analisi dei network.

	Misure di Centralità
Dc	<i>degree centrality</i>
Bc	<i>betweenness centrality</i>
Cc	<i>closeness centrality</i>
Ec	<i>eigenvector centrality</i>
Ic	<i>information centrality</i>
Dcw	<i>degree centrality weighted</i>
Bcw	<i>betweenness centrality weighted</i>
Ccw	<i>closeness centrality weighted</i>
Ecw	<i>eigenvector centrality weighted</i>

Tabella 4.3 Legenda delle metriche di centralità utilizzate

I valori di centralità così ottenuti, per ogni stazione di campionamento, sono riportati in Appendice A.2. Per verificare se i diversi indici ordinano i nodi in modo simile è stata effettuata la correlazione di Spearman, tra le metriche di centralità utilizzate, per ogni network. I risultati sono mostrati nelle Figure 4.4, 4.5, 4.6, 4.7, 4.8. Nella Tabella 4.4 sono riportati i valori di ρ ottenuti.

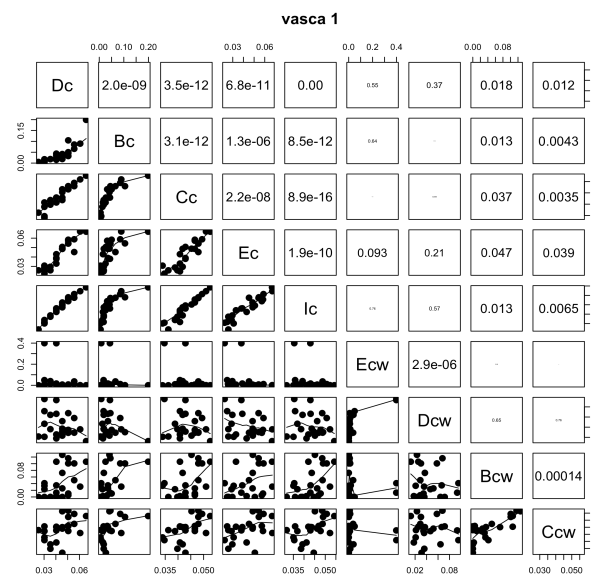


Figura 4.4. Correlazione di Spearman tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 1. Sono riportati i valori di significatività p . Si noti che nella matrice binaria tutte le metriche di centralità sono significativamente correlate ($p < 0.01$ in tutti i casi), mentre più debole è la correlazione con le metriche della matrice pesata. Da notare che solo la *closeness* e la *betweenness* sono correlate in modo statisticamente significativo con le corrispettive metriche della matrice pesata. (La legenda delle metriche di centralità è riportata in tabella 4.3)

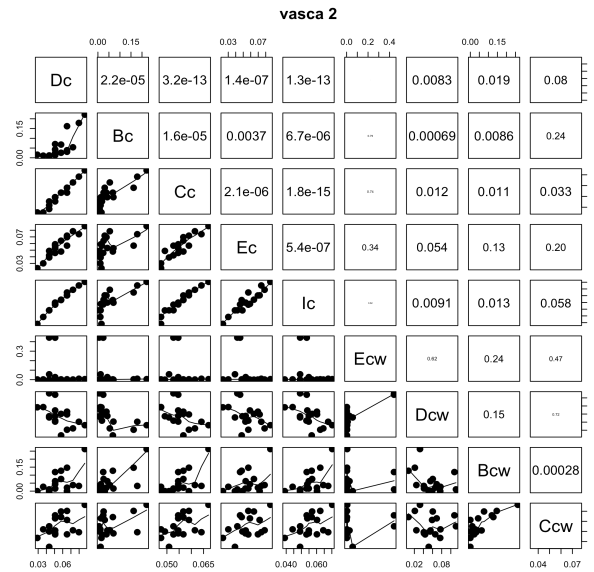


Figura 4.5. Correlazione di Spearman tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 2. Sono riportati i valori di significatività p . Come per la vasca 1 tutte le metriche riferite alla matrice binaria risultano ben correlate. Oltre che la *closeness* e la *betweenness*, anche la *degree centrality* è correlata con il corrispettivo indice applicato alla matrice pesata. (La legenda delle metriche di centralità è riportata in tabella 4.3)

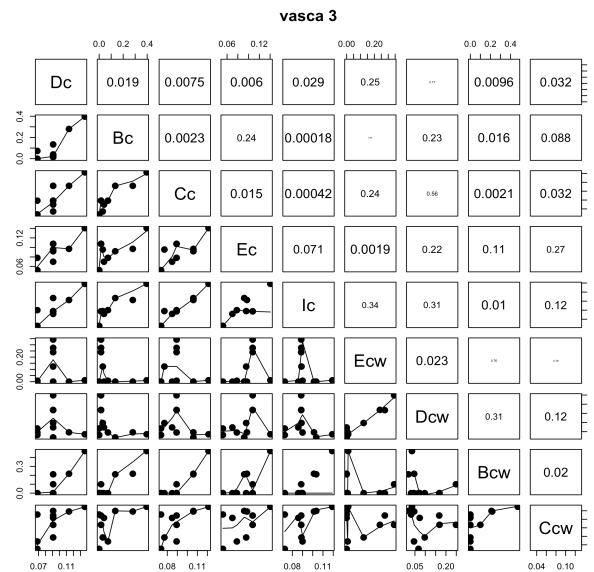


Figura 4.6. Correlazione di Spearman tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 3. Sono riportati i valori di significatività p . Contrariamente alle vasche 1 e 2, l'*eigenvector centrality* non è più correlata con la *betweenness* e l'*information centrality*, mentre gli indici pesati sono correlati ai rispettivi indici non pesati, con l'eccezione della *degree centrality*. (La legenda delle metriche di centralità è riportata in tabella 4.3)

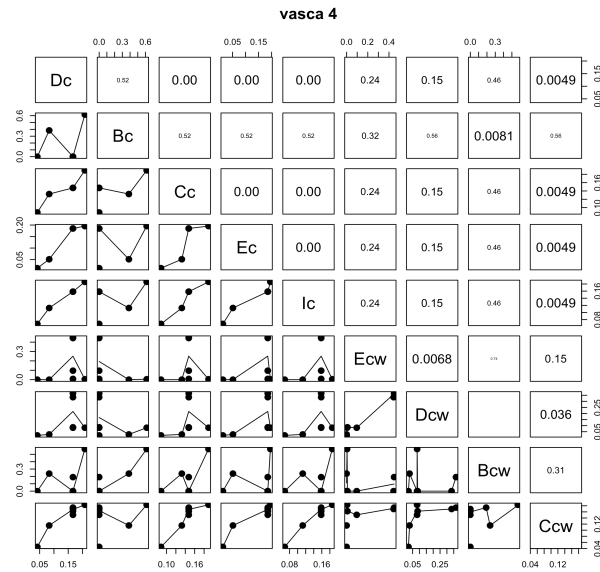


Figura 4.7 Correlazione di Spearman tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 4. Sono riportati i valori di significatività p . Da notare che *betweenness centrality* è correlata significativamente solo con la metrica corrispondente applicata alla matrice pesata, anche la *closeness centrality* è significativamente correlata con la corrispondente metrica applicata alla matrice pesata. (La legenda delle metriche di centralità è riportata in tabella 4.3)

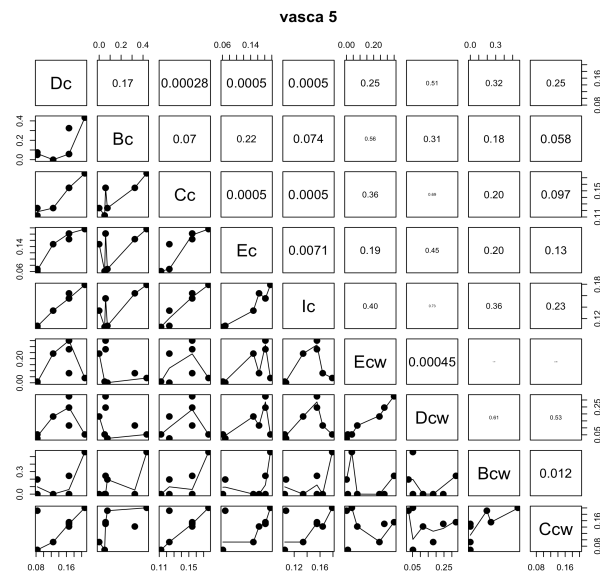


Figura 4.8 Correlazione di Spearman tra gli indici di centralità utilizzati, vasca 5. Sono riportati i valori di significatività p . Notare la mancanza di correlazioni statisticamente significative tra metriche applicate alle matrici binarie e metriche applicate alle corrispondenti matrici pesate. (La legenda delle metriche di centralità è riportata in tabella 4.3)

VASCA 1	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Dc	1,00								
Bc	0,91	1,00							
Cc	0,95	0,96	1,00						
Ec	0,93	0,83	0,88	1,00					
Ic	0,99	0,95	0,98	0,93	1,00				
Ecw	-0,13	0,10	0,02	-0,35	-0,07	1,00			
Dcw	-0,19	-0,02	-0,05	-0,27	-0,13	0,81	1,00		
Bcw	0,49	0,51	0,44	0,42	0,51	-0,02	-0,10	1,00	
Ccw	0,51	0,56	0,58	0,43	0,55	-0,01	-0,07	0,71	1,00

VASCA 2	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Dc	1,00								
Bc	0,83	1,00							
Cc	0,98	0,84	1,00						
Ec	0,91	0,65	0,87	1,00					
Ic	0,98	0,85	0,99	0,89	1,00				
Ecw	-0,01	0,07	0,08	-0,24	0,06	1,00			
Dcw	-0,60	-0,72	-0,58	-0,46	-0,60	0,13	1,00		
Bcw	0,55	0,60	0,58	0,37	0,57	0,29	-0,35	1,00	
Ccw	0,42	0,29	0,50	0,32	0,46	0,18	-0,09	0,76	1,00

VASCA 3	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Dc	1,00								
Bc	0,69	1,00							
Cc	0,75	0,81	1,00						
Ec	0,77	0,39	0,71	1,00					
Ic	0,65	0,90	0,87	0,56	1,00				
Ecw	0,38	0,07	0,38	0,82	0,32	1,00			
Dcw	0,10	-0,40	-0,20	0,40	-0,34	0,67	1,00		
Bcw	0,74	0,70	0,82	0,51	0,73	0,11	-0,34	1,00	
Ccw	0,65	0,54	0,65	0,36	0,50	-0,09	-0,50	0,68	1,00

VASCA 4	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Dc	1,00								
Bc	0,29	1,00							
Cc	0,99	0,29	1,00						
Ec	0,99	0,29	0,99	1,00					
Ic	0,99	0,29	0,99	0,99	1,00				
Ecw	0,51	-0,45	0,51	0,51	0,51	1,00			
Dcw	0,61	-0,27	0,61	0,61	0,61	0,89	1,00		
Bcw	0,34	0,88	0,34	0,34	0,34	-0,16	0,02	1,00	
Ccw	0,91	0,27	0,91	0,91	0,91	0,61	0,79	0,45	1,00

VASCA 5	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Dc	1,00								
Bc	0,59	1,00							
Cc	0,97	0,72	1,00						
Ec	0,96	0,53	0,96	1,00					
Ic	0,96	0,71	0,96	0,89	1,00				
Ecw	0,51	-0,27	0,41	0,56	0,38	1,00			
Dcw	0,30	-0,45	0,19	0,34	0,16	0,96	1,00		
Bcw	0,44	0,57	0,55	0,55	0,41	-0,06	-0,24	1,00	
Ccw	0,51	0,74	0,67	0,63	0,52	-0,07	-0,29	0,87	1,00

Tabella 4.4 Valori ρ di Spearman relativi alle correlazioni tra indici di centralità. I numeri in grassetto stanno ad identificare le relazioni statisticamente significative ($p < 0.05$). (La legenda delle metriche di centralità è riportata in tabella 4.3)

In generale si può osservare che esistono differenze significative nell'ordinamento dei nodi tra le diverse metriche di centralità.

Il peso influenza fortemente il ranking dei taxa: le correlazioni tra indici di centralità pesati e non pesati sono generalmente bassi e, a volte, negativi. La differenza maggiore si può riscontrare tra la *degree centrality* e la *degree centrality weithed* dove la correlazione è negativa nelle vasche 1 e 2; nelle altre il valore di ρ è comunque piuttosto basso e il massimo si osserva nella vasca 4 con $\rho = 0.61$ (tuttavia $p = 0.15$ quindi non significativo).

Esistono, comunque, correlazioni statisticamente significative tra i diversi indici di centralità. Nelle vasche 1 e 2 è possibile notare che le relazioni significative ($p < 0.05$) sono in numero maggiore rispetto alle vasche 3, 4 e 5. Tuttavia, risulta più forte la correlazione tra indici pesati e non pesati nelle vasche sottoposte a maggiori oscillazioni di salinità (nella vasca 4, per esempio, il coefficiente di correlazione medio tra indici pesati e non pesati è di 0.57, contro lo 0.32 della vasca 1).

È stata, quindi, investigata la relazione tra gli indici di centralità utilizzando il metodo della PCA. Il principale obiettivo di questa analisi è stato quello di semplificare la struttura dei dati multidimensionali di centralità, riducendone la dimensionalità.

	VASCA 1		VASCA 2		VASCA 3		VASCA 4		VASCA 5	
	Comp1	Comp2	Comp1	Comp2	Comp1	Comp2	Comp1	Comp2	Comp1	Comp2
Dc	-0,9567	-0,0418	-0,9662	-0,0152	-0,9309	0,1879	0,9758	0,0160	-0,9804	-0,0926
Bc	-0,8547	-0,1313	-0,8586	0,0134	-0,9420	-0,2444	0,2562	0,9041	-0,6936	0,6294
Cc	-0,9406	-0,0946	-0,9631	0,0737	-0,9662	0,0119	0,9348	0,3474	-0,9883	0,0593
Ec	-0,9232	0,0623	-0,8761	-0,0859	-0,7781	0,5778	0,9404	-0,1919	-0,9187	-0,3546
Ic	-0,9563	-0,1010	-0,9628	-0,0140	-0,9624	0,0592	0,9835	0,0531	-0,9687	-0,0934
Ecw	0,3833	-0,8237	0,2892	0,8495	0,1622	0,9810	0,4381	-0,7751	-0,3048	-0,9308
Dcw	0,3548	-0,8527	0,6263	0,6250	0,2494	0,9515	0,5528	-0,7128	-0,3250	-0,9206
Bcw	-0,6344	-0,2320	-0,7098	0,4384	-0,9487	-0,1089	0,4459	0,7606	-0,6274	0,5176
Ccw	-0,6597	-0,2892	-0,6029	0,5755	-0,6944	0,0534	0,9847	-0,0502	-0,6414	0,4210
% VAR	60	18	63	18	63	26	60	30	58	30
ρ medio	0,482		0,519		0,531		0,594		0,553	

Tabella 4.5 Loadings per ciascuna metrica di centralità relativi alle prime due componenti estratte mediante PCA

Sono riportati i loadings per ciascuna metrica di centralità (legenda in tabella 4.3), relativamente alle due componenti principali, percentuale di varianza spiegata dalla componente estratta (% VAR) e coefficiente di correlazione medio (ρ medio) tra tutti gli indici di centralità.

La PCA effettuata per ogni network mostra la presenza di due componenti principali che, insieme, spiegano la maggior parte della varianza tra i dati. La prima componente è determinata, in gran parte, dagli indici di centralità della matrice binaria e dalla *closeness* e/o *betweenness centrality weighted*, come si può notare osservando la Tabella 4.5. La seconda componente è dominata dalla presenza della *degree* ed *eigenvector centrality weighted*. Nella Tabella 4.5 sono riportati i *loadings* relativamente alle componenti estratte, la percentuale di varianza spiegata e il coefficiente di correlazione medio tra tutte le metriche per ogni network esaminato. Quest'ultimo risulta piuttosto omogeneo, aggirandosi intorno al valore di 0.5 per tutte le stazioni considerate. Tali valori cambiano se si considerano i coefficienti di correlazione, distinguendo tra gli indici pesati e non pesati.

Infatti il coefficiente di correlazione medio tra gli indici della matrice binaria è di circa 0.8, mentre tra gli indici pesati è di circa 0.38. Questo dimostra che il peso influenza molto l'importanza posizionale dei nodi al variare della metrica utilizzata, evidenziando un'elevata eterogeneità del network. È interessante notare che nelle vasche 1, 2 e 3, relativamente alla prima componente, gli indici sono tutti concordi eccetto la *degree* e l'*eigenvector centrality weighted*, mentre nelle vasche 4 e 5 gli indici sono tutti positivamente correlati.

L'uso dell'analisi fattoriale ha permesso di trasformare lo spazio multidimensionale delle misure di centralità in uno spazio ridotto di componenti principali, che sono combinazioni lineari delle variabili di partenza. Sono state ottenute due nuove variabili che contengono la maggior parte dell'informazione fornita dalle metriche separatamente.

Il ranking dei nodi che si ottiene utilizzando i risultati ottenuti dall'applicazione della PCA (relativamente alla prima componente) è mostrato nella seguente tabella (Tabella 4.6):

TAXA	VASCA 1	VASCA 2	VASCA 3	VASCA 4	VASCA 5
Hy	6	15	7	5	2
Cv	21	-	-	-	-
Nc	9	9	-	-	-
Ao	7	3	2	1	4
Cg	15	5	11	6	7
Ns	23	6	-	-	-
Ha	10	-	-	-	-
Nl	3	14	-	-	-
Sd	8	16	4	-	-
Cc	2	2	6	-	-
Pc	14	10	9	2	3
Ac	13	7	-	-	-
Op	17	12	-	-	-
Id	1	4	-	-	5
Sp	16	-	-	-	-
Ci	4	1	8	-	-
Gm	12	8	1	-	-
Ep	19	-	-	-	-
Mi	20	-	-	-	-
Ol	11	18	5	3	-
Ch	22	17	10	7	6
DI	18	13	3	4	1
Nm	5	11	-	-	-

Tabella 4.6 Ranking dei nodi ottenuto tramite l'utilizzo della PCA. [Legenda dei taxa: Hy= *Hydrobia acuta*; Cv= *Cerithium vulgatum*; Nc= *Nassarius corniculus*; Ao= *Abra ovata*; Cg= *Cerastoderma glaucum*; Ns= *Nassarius costulatus*; Ha= *Haminoea* sp; Nl= *Nainereis laevigata*; Sd= *Spio decoratus*; Cc= *Capitella capitata*; Pc= *Perinereis cultrifera*; Ac= *Armandia cirrhosa*; Op= *Ophiodromus pallidus*; Id= *Idotea baltica*; Sp= *Spheroma serratum*; Ci= *Corophium insidiosum*; Gm= *Gammarus aequicauda*; Ep= *Erichthonius punctatus*; Mi= *Microdeutopus* spp; Ol= *Oligochaeta*; Ch= *Chironomus* spp (larvae); DI= other Diptera (larvae); Nm= *Nemertina*]

Mediamente, nella vasca 1 risultano maggiormente centrali i taxa appartenenti al phylum Anellida, nella vasca 2 ha il rango medio più elevato il phylum Mollusca. Procedendo verso le vasche più salate, si osserva che nella vasca 3 Anellida e Arthropoda hanno lo stesso rango medio, mentre nelle vasche 4 e 5 il phylum Anellida è maggiormente centrale.

Si può, quindi, affermare che il phylum Anellida è quello che, in media, risulta più centrale nella strutturazione della comunità macrobentonica delle saline di Tarquinia.

Sulla base degli indici di centralità, con l'obiettivo di ottenere informazioni sulla struttura globale del network, sono stati calcolati gli indici di centralizzazione sulle matrici di adiacenza binarie. I risultati sono riportati in Tabella 4.7.

	CD	CB	CC	CI	CE
vasca 1	0,22	0,13	0,13	0,53	0,11
vasca 2	0,28	0,11	0,15	0,53	0,13
vasca 3	0,25	0,37	0,21	0,27	0,17
vasca 4	0,37	0,48	0,29	0,25	0,15
vasca 5	0,37	0,23	0,22	0,30	0,16

Tabella 4.7 Valori di Centralizzazione dei cinque network indagati. Sono riportati i valori di centralizzazione dei network, ottenuti utilizzando le matrici di adiacenza binarie [CD= *degree centralization*; CB=*betweenness centralization*; CC=*closeness centralization*; CI=*information centralization*; CE=*eigenvector centralization*]

È stata effettuata la correlazione di Spearman per testare se i diversi indici di centralizzazione sono in grado di spiegare le variazioni strutturali indotte dal gradiente salino nelle cinque vasche. I risultati sono riportati in Figura 4.9.

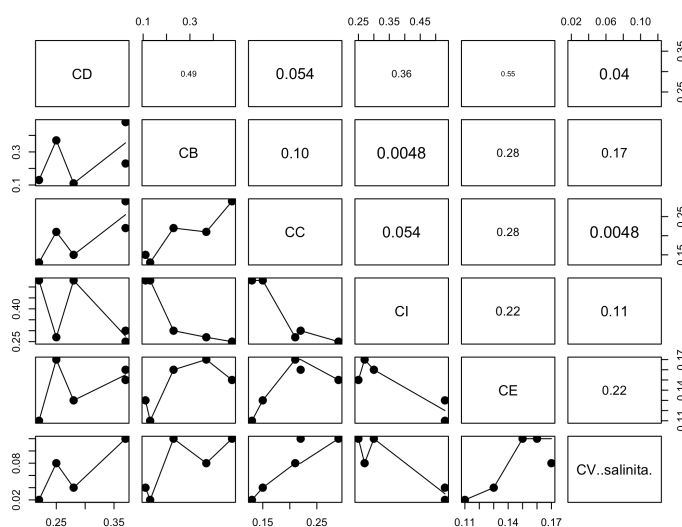


Figura 4.9 Correlazione di Spearman tra le metriche di centralizzazione e le variazioni di salinità. La legenda delle metriche di centralizzazione è riportata in Tabella 4.7. [CV.salinità= coefficiente di variazione della salinità, misurato come rapporto tra media e deviazione standard].

Si può notare come l'influenza che la variazione annuale di salinità esercita sulle comunità che popolano le diverse vasche sia ben spiegata dalla *closeness centralization* ($p < 0,01$) e dalla *degree centralization* ($p < 0,05$).

La *betweenness*, l'*eigenvector* e l'*information centralization* non sono significativamente correlate con le variazioni di salinità: questo conferma ulteriormente che l'informazione ottenibile, riguardo la struttura di comunità, dipende fortemente dalla metrica utilizzata.

All'aumentare della salinità (al quale corrisponde un coefficiente di variazione maggiore) la struttura diventa più centralizzata a livello di *degree* e di *closeness*. Questo vuol dire che predomina un taxon con alta densità di legami e molto vicino agli altri nodi che, invece, diventano più periferici e meno connessi con l'aumento delle fluttuazioni di salinità.

Per integrare i due approcci utilizzati (teoria dell'informazione e network analysis) è stata calcolata una misura di complessità strutturale sulla base dell'equazione 4.13. La complessità delle connessioni C_e è stata calcolata considerando la matrice di adiacenza pesata con i vettori forza di interazione, normalizzati a uno. Il peso inserito nel calcolo dell'entropia di Shannon [eq 4.10] è stato ricavato dal ranking (opportunatamente normalizzato) ottenuto tramite l'utilizzo della PCA mostrato in Tabella 4.6. In Tabella 4.8 sono mostrati i risultati del calcolo delle entropie H_e e H_{e_max} per ogni network.

	H_e	H_{e_max}
VASCA 1	1,60	9,05
VASCA 2	1,40	8,34
VASCA 3	1,26	6,92
VASCA 4	1,32	5,61
VASCA 5	1,43	5,61

Tabella 4.8 Valori di H_e e H_{e_max} per il calcolo della complessità delle connessioni C_e . Sono riportati i valori di entropia delle connessioni H_e e l'entropia massima H_{e_max} per ogni network indagato

Per il calcolo della complessità dinamica C_f è stata considerata la dinamicità annuale delle variazioni in biomassa, utilizzando il concetto di complessità algoritmica; quindi sono stati utilizzati i dati riportati nella Tabella 4.1. Quindi, sono state effettuate diverse simulazioni al variare dei parametri (k_1 , k_2 , k_3 , k_4 , ε , ζ , η) tenendo conto, in maniera differenziale, dell'influenza dell'ordine e del disordine sul network considerato e del peso relativo di ciascuna componente della complessità strutturale C . I risultati ottenuti con i parametri $k_1=k_2=k_3=k_4=\varepsilon=\zeta=\eta=1$ sono mostrati nella seguente tabella (Tabella 4.9):

	C (febbraio)	C (aprile)	C (giugno)	C (agosto)	C (ottobre)	C (dicembre)
vasca 1	0,0383	0,0594	0,0914	0,0486	0,1193	0,2909
vasca 2	0,0602	0,3275	0,1844	0,2140	0,1862	0,1141
vasca 3	0,1113	0,1817	0,1495	0,1098	0,2210	0,1815
vasca 4	0,0125	0,1575	0,2593	0,0000	0,0069	0,0000
vasca 5	0,0745	0,0413	0,1969	0,0000	0,0774	0,0000

Tabella 4.9 Complessità strutturale C . Sono mostrati in tabella i risultati ottenuti dal calcolo della misura di complessità C [eq 4.13], per ciascun mese di campionamento, quando $k_1=k_2=k_3=k_4=1$.

Le simulazioni effettuate mettono in evidenza come il disordine sia la componente predominante che meglio discrimina le diverse stazioni campionate (test di Kruskal-Wallis significativo con $p < 0.05$), mentre le componenti che hanno maggior peso nella definizione di complessità sono la dimensione N del network e la complessità delle connessioni C_e .

Una media pesata dei valori di complessità sulle simulazioni effettuate, che hanno mostrato differenze significative tra le diverse vasche, mostra valori più alti di complessità per le vasche sottoposte a minori oscillazioni di salinità: vasca 1 e vasca 2.

	C^*	CV
vasca 1	0,36	0,20
vasca 2	0,37	0,21
vasca 3	0,25	0,23
vasca 4	0,10	0,70
vasca 5	0,09	0,63

Tabella 4.10 Complessità strutturale pesata C^* e relativo coefficiente di variazione CV . La complessità risulta più elevata nelle vasche 1 e 2

In Tabella 4.10 sono riportati i valori di complessità pesata C^* con i corrispondenti coefficienti di variazione ad essa associati: si può notare che le variazioni maggiori di organizzazione strutturale si riscontrano nelle vasche poste più a sud ($p < 0.01$), dove la variazione annuale di salinità è più pronunciata e dove i valori di complessità sono inferiori. La relazione tra C^* e le variazioni di salinità sembra essere lineare, mostrando un $R^2 = 0.96$ ($p < 0.01$) (Figura 4.10).

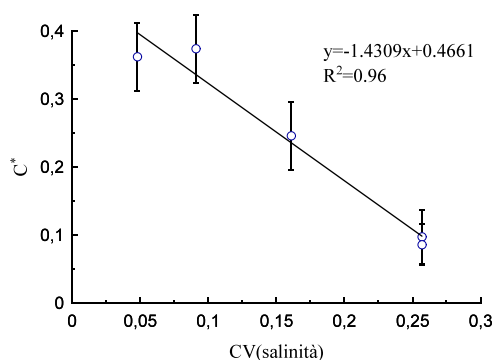


Figura 4.10 Relazione tra il coefficiente di variazione di salinità (CV) e la misura C di complessità

4.4 DISCUSSIONI E CONCLUSIONI

Definire la complessità di una comunità ecologica vuol dire individuare quali sono le metriche che, meglio di altre, riescono a descrivere la struttura del sistema sotto studio. In questo modo è possibile individuare quale comunità è più o meno complessa di altre, ma non è possibile ricavare una misura assoluta di complessità (Piqueira, 2009).

Lo studio della complessità strutturale di una comunità è fondamentale, sia per meglio comprendere la relazione, tanto dibattuta in ecologia, complessità-stabilità (McCann, 2000), sia per ricavare informazioni utili a fini gestionali.

La teoria dell'informazione è una tecnica molto usata nello studio delle comunità ecologiche: qui è stato proposto un approccio alternativo, in coerenza con quanto proposto da Anand e Orloci (1996). I risultati mostrano un'elevata eterogeneità strutturale tra le diverse stazioni campionate, sia per quanto riguarda la diversità propriamente detta, sia per quanto riguarda la complessità totale.

L'introduzione della misura Δ fornisce informazioni aggiuntive nell'analisi spaziale e temporale delle comunità, fornendo indicazioni che la sola entropia non è in grado di rilevare. Il valore di Δ è massimo (uguale a 1) quando è presente una sola specie. In questo caso, la complessità totale è uguale a 1 mentre l'entropia di Shannon è zero ($\log I = 0$). Dal punto di vista informativo questo equivale a dire che i dati sono incompressibili, dato che la lunghezza in bit dell'algoritmo sarà equivalente alla stringa da comprimere. Dal punto di vista ecologico questo significa che la struttura della comunità è piuttosto prevedibile. Quando sono presenti una o poche specie la probabilità che esse siano campionate è molto alta, quindi alta è la complessità organizzata, bassa è l'informazione che quel sistema fornisce.

Anand e Orloci (1996) attribuiscono a Δ l'importanza di mettere in evidenza le proprietà emergenti del sistema e, comunque, ribadiscono che la sua interpretazione è strettamente legata al caso studio considerato. Nelle saline di Tarquinia essa mette l'accento sulla semplificazione della comunità che si verifica ad alti tenori di salinità, dove l'organizzazione durante l'anno è caratterizzata dalla presenza di pochi taxa con la dominanza delle larve di chironomidi.

Tuttavia tale approccio, da solo, non fornisce una panoramica completa sulla complessità strutturale di una comunità ecologica, poiché non prende in considerazione le interazioni potenzialmente esistenti tra i taxa. In questo senso la network analysis si configura quale idoneo complemento alla teoria dell'informazione. Dalla prospettiva dell'analisi dell'importanza posizionale di un nodo all'interno di un network ecologico, le differenze nel ranking dei taxa, introdotte dai diversi indici di centralità, sembrano essere le più rilevanti.

In quelle reti dove è presente alta correlazione tra i diversi indici, è chiaro che il nodo più centrale, in accordo alle metriche utilizzate, sarà anche un nodo chiave (Estrada, 2007). Viceversa, in quelle reti che presentano basse correlazioni tra i diversi indici la situazione è sostanzialmente differente. Se diverse misure di centralità focalizzano l'attenzione su taxa diversi il problema è stabilire quale sia il pool di taxa in assoluto più centrale degli altri: queste considerazioni hanno importanti implicazioni per fini gestionali.

Una possibile soluzione è stata proposta considerando un indice di centralità generalizzato che sintetizzi tutte le metriche applicate, estrapolando la componente principale che contiene la maggior parte dell'informazione incorporata nei diversi indici separatamente. Comunque, il fatto che diversi indici di centralità ordinino i nodi in maniera differente non è segno del fallimento teorico di questo approccio (Estrada, 2007). Queste variazioni, chiaramente, indicano importanti differenze strutturali tra i nodi, che possono influenzare grandemente sia la struttura che il funzionamento dell'intero ecosistema.

La perdita di un nodo classificato come più centrale da un indice influenzerà l'ecosistema in maniera differente rispetto alla non presenza di un taxon che risulta più centrale utilizzando un indice di centralità alternativo.

I risultati della PCA mostrano che le larve di chironomidi sono poco centrali nella strutturazione della comunità macrobentonica delle saline di Tarquinia. Questo risultato può essere interpretato considerando che tale taxon è sempre presente in alta quantità in tutti i campionamenti: esso è potenzialmente in grado di interagire con tutti gli altri nodi, ma in modo debole. L'utilizzo della tecnica di indipendenza condizionale (Fortuna *et al.*, 2009) ha permesso di eliminare quei legami ritenuti non statisticamente significativi, perché eccessivamente deboli. Come conseguenza le larve di chironomidi non risultano centrali nell'organizzazione strutturale della comunità considerata.

La considerazione del peso dei legami è, dunque, un'altra novità importante nello studio delle comunità (Scotti *et al.*, 2007; Opsahl *et al.*, 2010). Infatti la forza dei legami gioca un ruolo chiave nella definizione di molte misure di stabilità (Kokkoris *et al.*, 2002). La differenza nell'ordinamento dei taxa tra metriche pesate e non pesate avvalora proprio l'ipotesi che il peso dei legami sia un parametro importante nel determinare l'organizzazione strutturale delle comunità. Naturalmente, l'interpretazione dei risultati dipende fortemente dal tipo di interazione considerata. Si possono studiare anche dinamiche preda-predatore, di competizione, di simbiosi e mutualismo. Qui sono state considerate delle interazioni potenziali tra taxa che appartengono tutti alla stessa comunità: il macrobentos.

I risultati mostrano come tutte le metriche utilizzate siano sensibili alle variazioni di salinità, evidenziando come essa sia un parametro strutturante la comunità macrobentonica delle saline di Tarquinia. Sia le misure di complessità informazionale che le metriche di centralizzazione dei network sono risultate significativamente correlate con le variazioni annuali di salinità.

Infine, in questo lavoro è stata presentata una possibile sintesi dei due approcci: la proposta di una misura integrata di complessità che prende in considerazione sia la dinamica del sistema, tramite l'entropia di Shannon e l'indice strutturale Δ , sia la probabilità di interazione tra taxa e la conseguente diversificazione di tali interazioni, che può rappresentare una stima delle vie di flusso attraverso la comunità, concetto fondamentale nella definizione di stabilità ecologica (per la definizione del concetto di stabilità vd capitolo 2). Le simulazioni effettuate, al variare del peso attribuito all'ordine e al disordine, mostrano come la complessità sembri correlata alle variazioni di salinità: valori di complessità maggiore si registrano in quelle stazioni di campionamento dove la componente abiotica è più stabile durante il corso dell'anno (vasche 1 e 2).

Questo strumento non consente di ottenere valori assoluti di complessità: un sistema non può essere classificato come complesso o meno, bensì più o meno complesso di un altro. D'altra parte, tale indice permette di effettuare confronti spazio-temporali e tra le diverse comunità considerate. Il confronto temporale permette di poter rilevare pattern di auto-organizzazione in atto e, quindi, valutare gli effetti dei disturbi naturali e antropici sull'organizzazione strutturale della comunità. Trovare uno strumento che permetta di calcolare le possibili variazioni strutturali, partendo da dati di abbondanze o biomasse, è fondamentale per implementare idonee strategie di conservazione attiva degli ambienti naturali.

Per valutare la stabilità del pattern di organizzazione all'interno di un sistema ecologico, si può utilizzare il coefficiente di variazione della complessità, che prende in considerazione la grandezza delle variazioni strutturali che avvengono durante un determinato periodo di tempo. Questo parametro è in grado di mettere in evidenza le possibili variazioni organizzative di una comunità al variare delle condizioni ambientali e permette di trarre conclusioni circa l'eterogeneità del network biologico, informazione essenziale per poter pianificare strategie di gestione e conservazione attiva.

5. FRAMEWORK TEORICO PER ANALIZZARE LA RELAZIONE STRUTTURA-FUNZIONE DI COMUNITÀ A BASE DETRITO

Abstract

Recenti sviluppi nella teoria delle reti trofiche enfatizzano come alcune caratteristiche strutturali delle comunità possano essere previste statisticamente, conoscendo il ruolo degli stressori abiotici. Da questo punto di vista lo studio della comunità del detrito può essere utile per verificare l'influenza delle driving forces a livello di mesoscala. Le saline di Tarquinia costituiscono un ottimo banco di prova, essendo caratterizzate da ampie fluttuazioni di parametri chimico-fisici (temperatura, ossigeno disciolto, salinità e nutrienti) dovute alla morfologia dei diversi invasi. Tra tutti, il parametro che maggiormente ne influenza la struttura è la salinità, che varia da concentrazioni paragonabili a quella dell'acqua di mare a concentrazioni che possono superare i 100 psu. Le comunità ecologiche sono sistemi complessi nei quali le interazioni tra le componenti determinano le cosiddette proprietà emergenti, che non sono prevedibili studiando i comparti del sistema separatamente. La complessità può essere analizzata studiando le comunità come network, dove i taxa rappresentano i nodi e le interazioni tra esse rappresentano gli archi. Questo approccio si è rivelato un utile strumento per la comprensione del grado di robustezza e stabilità dei network ecologici, quando si considerano i vincoli spaziali sulle comunità. In questo lavoro si adotta questo framework teorico per spiegare i modelli di strutturazione delle comunità a base detrito in un ecosistema di transizione frammentato, studiando il processo di colonizzazione di un substrato detritico. Si dimostra che le metriche usate per l'analisi dei sistemi complessi (misure di centralità, entropia) permettono di ottenere utili informazioni riguardo la forma della struttura di comunità, la stabilità nei confronti delle perturbazioni e la relazione tra struttura e funzione.

5.1 INTRODUZIONE

L'influenza delle condizioni ambientali sui processi di strutturazione delle comunità a base detrito è di grande importanza per comprendere le conseguenze delle variazioni ambientali sulla struttura e funzionamento dell'ecosistema (Crain *et al.*, 2004). In molti ecosistemi la gran parte della produzione primaria non viene consumata dagli erbivori, ma torna all'ambiente come detrito, per giocare un ruolo chiave nell'organizzare e sostenere gli ecosistemi (Cebrian e Lartigue, 2004; Srivastava *et al.*, 2009). Quindi, la decomposizione, definita come il consumo di materia organica morta, rappresenta un importante flusso di energia tra i livelli trofici (Moore *et al.*, 2004). Essa libera il biossido di carbonio o il metano e mineralizza i nutrienti richiesti per la produzione primaria (Likens e Bormann 1995), quindi, gioca un ruolo chiave come determinante del bilancio globale del carbonio (Cebrian e Duarte 1995).

Il detrito è importante nell'interpretazione di molte teorie ecologiche, come la stabilità e lunghezza delle reti trofiche, la distribuzione di biomassa lungo la rete trofica, le cascate trofiche e la biodiversità (Moore *et al.*, 2004).

La decomposizione è un processo fondamentale nei sistemi ecologici, soprattutto in ambienti di transizione, come le saline di Tarquinia. Qui la produzione primaria è piuttosto bassa [valutata in 100–600 mgCm⁻³giorno⁻¹ (Nascetti *et al.*, 1998)] e la comunità macrobentonica è quella predominante.

Per studiare i pattern di colonizzazione di detrito di *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud sono state prese in considerazione cinque comunità a base detrito sottoposte a diverse condizioni di salinità. La colonizzazione del detrito può essere studiata utilizzando l'approccio di network analysis (Bellisario *et al.*, 2010): esso è un utile strumento (vedere Cap 4) per capire come l'intera comunità e la distribuzione spaziale dei macroinvertebrati su un substrato detritico siano influenzati dalle condizioni ambientali e, quindi, per ottenere informazioni sulle conseguenze per la funzionalità dell'ecosistema. (Bellisario *et al.*, 2009)

Approcci quantitativi, come la network analysis, sono sempre più utilizzati per aiutare gli scienziati e i manager a meglio comprendere i fenomeni sociali in un'ampia varietà di discipline: dalla psicologia all'economia, includendo campi interdisciplinari come la gestione delle risorse naturali (Borgatti, 2005; Borgatti *et al.*, 2009; Bodin e Crona, 2009; Cinner e Bodin, 2010).

In questo contesto, è stato sviluppato e applicato un approccio di network analysis pesata, per illustrare ed analizzare i pattern della decomposizione detritica da parte della comunità macrodetritivora delle saline di Tarquinia. I vantaggi chiave forniti dall'utilizzo di questa tecnica sono che essa permette la comprensione della strutturazione della comunità macrodetritivora lungo il gradiente salino e di come la struttura influenzi il processo di decomposizione.

Per comprendere la relazione tra diversità e funzionamento ecosistemico, le interazioni potenziali tra i differenti taxa sono di grande importanza (Naeem *et al.*, 2000, Aoki e Mizushima, 2001). Quindi in questo lavoro si descrive la struttura del network uni-modale a base detrito utilizzando un insieme di metriche caratteristiche, già usate nell'analisi di altri sistemi complessi (e.g. Fortuna e Bascompte, 2006; Padron *et al.*, 2009).

Sono state calcolate diverse metriche di centralità e centralizzazione, tali da fornire indicazioni sull'importanza posizionale dei nodi. Inoltre, sono stati usati indici derivanti dalla teoria dell'informazione per investigare alcune proprietà dei network (Shannon e Weaver, 1949; Rutledge *et al.*, 1976; Aoki e Mizushima, 2001; Ulanowicz, 2001; Wilhelm e Hollunder, 2007).

È stato adottato il metodo proposto da Aoki e Mizushima (2001) e Ulanowicz (2001) per ricavare un indice di stabilità, basandosi sull'idea, proposta da MacArthur (1955) e ripresa dagli stessi autori, che la stabilità possa essere misurata come scelta di percorsi di flusso alternativi all'interno del network.

Lo scopo del lavoro è, dunque, analizzare la struttura della comunità a base detrito in un ecosistema frammentato in condizioni di stress e studiare la relazione tra struttura e funzione, intesa, quest'ultima, come velocità del processo decompositivo. Si dimostra come, spazialmente, la struttura di comunità e il processo di decomposizione siano influenzati dal tenore salino e come l'indice di stabilità sia correlato con le variazioni annuali di tale stressore abiotico.

5. 2 MATERIALI E METODI

L'interesse si rivolge verso lo studio della comunità a base detrito delle saline di Tarquinia. Sono stati effettuati esperimenti di campo nel periodo tra il 1st marzo 2007 e il 1st aprile 2008 in cinque diverse stazioni di campionamento (corrispondenti alle stazioni di campionamento della comunità macrobentonica), tali da coprire l'ampio spettro di variazione di salinità (Figura 5.1) (Bellisario *et al.*, 2009).



Figura 5.1. Area di studio e localizzazione delle stazioni campionate. Valori medi annuali di salinità 1= 45 ± 3 mg l^{-1} ; 2= 50 ± 3 mg l^{-1} ; 3= 88 ± 6 mg l^{-1} ; 4= 100 ± 7 mg l^{-1} ; 5= 115 ± 17 mg l^{-1} .

Per studiare la strutturazione della comunità macrodetritivora sono stati costruiti dei pacchi fogliari, sulla base della tecnica proposta da Petersen e Cummins (1974). In ciascuna trappola, grande 10x10 cm, sono stati inseriti 2.000 ± 0.004 g di peso secco del detrito di *Phragmites australis*.

Sono state costruite due tipologie diverse di trappole: una a maglia grossolana e una a maglia più fine, in modo da poter distinguere l'azione dei macrodetritivori da quella dovuta alla lisciviazione (per lisciviazione intendiamo la perdita, da parte del substrato, delle sostanze idrosolubili e l'attività microbica).

Con la trappola a maglia grossolana (figura 5.2 A: 5x5 mm) è stato possibile misurare l'intero processo di decomposizione, prendendo in considerazione lisciviazione e macrodetritivoria. La trappola a maglia fine (figura 5.2 B: 0.5x0.5 mm) ha impedito la colonizzazione da parte dei macroinvertebrati ed è stato, quindi, possibile misurare il contributo della sola lisciviazione.

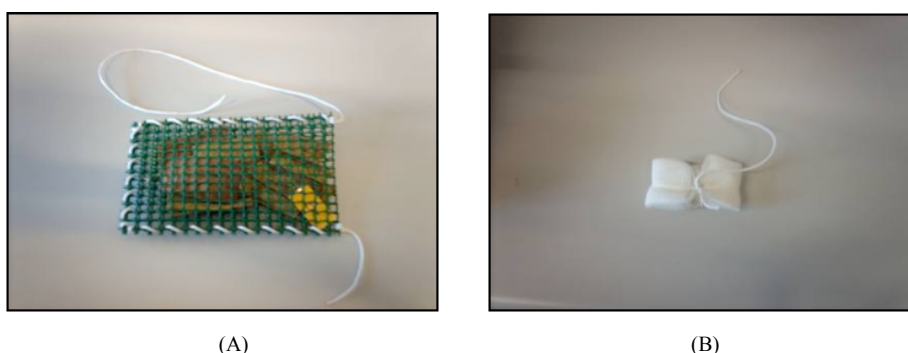


Figura 5.2. Trappole trofiche utilizzate nella fase sperimentale. Trappola trofica a maglia grossolana a sinistra (A); trappola trofica a maglia fine a destra (B)

In ciascuna stazione di campionamento sono state posizionate 48 trappole a maglia grossolana e 48 trappole a maglia fine. Quindi sono state prelevate 4 trappole a maglia grossolana e 4 a maglia fine ogni mese per un totale di 12 mesi. Contemporaneamente al prelievo dei pacchi fogliari sono stati misurati i principali parametri chimico-fisici: pH, salinità, concentrazione di ossigeno disciolto e temperatura. Per ciascun step temporale sono state calcolate: (i) la perdita in peso del substrato detritico nelle trappole a maglia grossolana e a maglia fine; (ii) la classificazione tassonomica dei macroinvertebrati campionati e (iii) il numero di individui appartenenti a ciascun taxon.

Il tasso di decomposizione del detrito di *Phragmites australis* è stato stimato utilizzando l'equazione esponenziale negativa di Olson (1963) [equazione 1.2]. Il tasso di decomposizione totale (K_t) è stato misurato dalla perdita in peso del detrito nelle trappole a maglia grossolana; mentre il tasso di decomposizione dovuto a lisciviazione (K_l) è stato misurato dalla perdita in peso nelle trappole a maglia fine. Infine, il tasso di decomposizione dovuto alla macrodetritivoria (K_d) è stato calcolato come differenza tra K_t e K_l .

5.2.1 NETWORK ANALYSIS

Per prima cosa, sono stati considerati i cinque network pesati ottenuti dalla sovrapposizione temporale di nicchia dei taxa che hanno colonizzato il substrato detritico. La sovrapposizione di nicchia è stata calcolata sulla base della misura proposta da Horn (1966):

$$O_{ij} = \frac{2 \sum_{t=1}^T p_{it} p_{jt}}{\sum_{t=1}^T p_{it}^2 p_{jt}^2} \quad (5.1)$$

dove p_{it} è l'occorrenza del taxon i al tempo t e p_{jt} è l'occorrenza del taxon j al tempo t .

Sui cinque network così ottenuti sono stati calcolati gli indici di centralità proposti da Freeman (1979) e da Bonacich (1972). Quindi, sono state calcolate: la *degree*, *closeness*, *betweenness* ed *eigenvector centrality* su matrici di adiacenza pesate.

È facile estendere il concetto di *eigenvector centrality* a matrici pesate, considerando che il peso influenzerà l'importanza del legame. Si ottiene, quindi la seguente misura di *eigenvector centrality weighted*:

$$Ecw_i = \frac{1}{\lambda} \sum_{j=1}^N a_{ij} w_{ij} Ecw_j \quad (5.2)$$

dove: $a_{ij}=1$ se il taxon i è connesso al taxon j ; 0 altrimenti e w_{ij} è il peso del legame tra i e j

Le misure di Freeman (1979) sono nate riferendosi solo a network binari, tuttavia ci sono molti studi che generalizzano le tre misure di centralità per i network pesati (Barrat *et al.*, 2004; Brandes, 2001; Newman, 2001; Opsalsh *et al.*, 2010).

La *degree centrality* è stata estesa a considerare la somma dei pesi (Barrat *et al.*, 2004; Newman, 2004; Opsahl *et al.*, 2008), ottenendo la *degree centrality weighted*. Questa misura può essere formalizzata nel modo seguente:

$$Dcw_i = \sum_{j=1}^N w_{ij} \quad (5.3)$$

dove w è la matrice di adiacenza pesata in cui w_{ij} è maggiore di 0 se il nodo i è connesso al nodo j , e il valore rappresenta il peso del legame (Opsalsh *et al.*, 2010). Questa definizione è equivalente a quella di *degree centrality* per un network binario quando il peso è 1.

La *edge-weighted closeness* si basa sulla misura di *closeness centrality* di Freeman (Bohn *et al.*, 2009). Essa considera sia le distanze che i pesi dei legami. Le distanze vengono pesate in base al valore dell'ultima linea che appare sul percorso più breve (distanza geodetica) tra i e j . Quindi la *edge-weighted closeness* del nodo i è:

$$C_{ewc}_i = \frac{\sum_j \frac{llv(i,j)}{d(i,j)}}{\max(lv)(N-1)} \quad (5.4)$$

dove $\max(lv)$ è il massimo valore di legame che si osserva nel network, N è la dimensione del network, j sono tutti i nodi che possono essere raggiunti dal nodo i , $llv(i,j)$ è il valore medio dell'ultimo legame che si trova sul percorso tra i e j e $d(i,j)$ è la distanza tra i e j . Il denominatore $\max(lv)(N-1)$ standardizza i valori, in modo tale che valori di $C_{ewc}(i)$ vicini a 1 sono associati a nodi con alta centralità, mentre valori di $C_{ewc}(i)$ vicini a zero indicano bassa centralità.

Anche la *betweenness centrality* può essere calcolata sulle matrici pesate, basandosi sulle distanze geodetiche pesate, ottenendo, quindi, la *betweenness centrality weighted*:

$$Bcw_i = \sum_{j,k} \frac{g_{jk}^w(i)}{g_{jk}^w} \quad (5.5)$$

dove g_{jk} è il numero di geodetiche pesate che connettono j e k , $g_{jk}(i)$ è il numero di geodetiche pesate che legano j e k e passano per i .

Per ottenere informazioni sull'intero network è stata calcolata la *degree centralization*. Si tratta di una misura che cattura quanto grande è la differenza tra i nodi a livello di *degree centrality*. Anche questa misura è nata per essere calcolata sui network binari ed è stata costruita in modo tale che il massimo valore di centralizzazione del network sia ottenuto per un network a stella.

$$CD = \frac{\sum_{i=1}^N [CD(p^*) - CD(p_i)]}{(N-1)(N-2)} \quad (5.6)$$

dove CD è la centralizzazione del network, $CD(p^*)$ è il massimo grado di centralità tra tutti i nodi del network, $CD(p_i)$ è il grado di centralità del nodo i , e N è il numero totale di nodi del network.

Data la presenza di network pesati, la misura di *degree centralization* è stata modificata, sulla base di quanto proposto da Cinner e Bodin (2010), normalizzando le *degree centralities* al numeratore sui valori di centralità per ogni nodo derivanti dalla matrice binaria. Poi è stato moltiplicato il denominatore con il peso medio di legame, ottenuto da tutte le connessioni con forza maggiore di zero. In questo modo si ottiene una misura (CDw) che non considera solamente la topologia del network, ma tiene anche in considerazione la variabilità del peso dei legami.

Per completare l'analisi dei network sono state calcolate alcune metriche derivanti dalla teoria dell'informazione (Aoki e Mizushima, 2001; Ulanowicz, 2001; Whilhem e Hollunder, 2007), che stimano le possibili vie di flusso e informazione all'interno del network.

Si definisce flusso totale del sistema T la seguente quantità:

$$T = \sum_{i,j=0}^N T_{ij} \quad (5.7)$$

dove N è la dimensione del network e T_{ij} il flusso dato dalla potenziale interazione tra il taxon i e j .

Il potenziale flusso totale delle interazioni uscenti è dato da:

$$T_{i.} = \sum_{j=0}^N T_{ij} \quad (5.8)$$

e il potenziale flusso totale delle interazioni entranti è dato da:

$$T_{.j} = \sum_{i=0}^N T_{ij} \quad (5.9)$$

I network esaminati non riguardano flussi di energia o materia, ma potenziali flussi di interazione interspecifica: la matrice risultante è, dunque, simmetrica. Per cui, si ha che:

$$T_{i.} = T_{.j} \quad (5.10)$$

È possibile derivare diversi indici informativi derivati da queste quantità per l'analisi dei flussi inter-taxa (Aoki e Mizushima, 2001; Ulanowicz, 2001, Whilhem e Hollunder, 2007). Sono state, quindi calcolate le tre entropie di Shannon relative agli ingressi H_{in} , alle uscite H_{out} e ai flussi interni H_f nel modo seguente:

$$H_{out} = - \sum_i \frac{T_{i.}}{T} \log_2 \frac{T_{i.}}{T} \quad (5.11)$$

$$H_{in} = - \sum_j \frac{T_{.j}}{T} \log_2 \frac{T_{.j}}{T} \quad (5.12)$$

$$H_f = - \sum_{i,j} \frac{T_{ij}}{T} \log_2 \frac{T_{ij}}{T} \quad (5.13)$$

Dato che il network considerato è simmetrico e non ha scambi di interazione con l'ambiente esterno, ne risulta che: $H_{in}=H_{out}=H_{i_o}$

I valori di H_{i_o} e H_f sono piccoli quando pochi flussi ($T_{i.}$, $T_{.j}$, T_{ij}) sono dominanti, e grandi quando quasi tutti i valori dei flussi ($T_{i.}$, $T_{.j}$, T_{ij}) sono pressoché simili (Shannon e Weaver, 1948; Aoki e Mizushima, 2001).

La mutua informazione I è stata introdotta per primo in ecologia da Rutledge *et al.* (1976) ed è espressa nel modo seguente:

$$I = \sum_{i,j} \frac{T_{ij}}{T} \log_2 \left[\frac{T_{ij} T}{T_{i.} T_{.j}} \right] \quad (5.14)$$

Questa misura fornisce indicazioni sulla specificità del flusso di interazioni nel network (Aoki e Mizushima, 2001). Essa assume bassi valori quando la specificità del pattern di interazione è bassa (ossia quando la grandezza dei legami è uniforme nel network e non c'è un legame dominante), mentre assume valori più alti quando è presente elevata specificità (sono presenti alcuni legami più forti rispetto agli altri) (Ulanowicz, 1986). Si può dimostrare che sussiste la seguente relazione:

$$H_f \geq [H_{in}, H_{out}] \geq I \quad (5.15)$$

Si può, quindi, definire un'altra quantità, chiamata entropia condizionale, come la differenza tra la mutua informazione I e il suo limite superiore H_{i_o} . Quindi:

$$H_c = H_{i_o} - I \quad (5.16)$$

L'entropia condizionale è una misura dell'effettiva scelta di percorsi di interazioni possibili nel network ed è interpretata come indice di stabilità (*sensu* MacArthur, 1955; Aoki e Mizushima, 2001) nelle food web (Rutledge *et al.*, 1976).

I massimi valori possibili (sia per network pesati che non pesati) sono $\log[N(N-1)]$ per H_f e $\log N$ per tutte le altre misure (Wilhelm e Hollunder, 2007). Dividendo i valori calcolati per i rispettivi massimi è possibile ottenere le misure standardizzate e, quindi, confrontare le diverse comunità macrodetritivore.

Ulanowicz (2001) ha pesato la mutua informazione I del network con il flusso totale del sistema T , creando una nuova variabile: l'*ascendency* A . Questa misura prende in considerazione sia la dimensione del network che il suo grado di organizzazione (Ulanowicz and Abarca-Arenas, 1997). Per il calcolo di A è stata utilizzata la formula seguente:

$$A = T \cdot I = \sum_{i,j} T_{ij} \log_2 \left(\frac{T_{ij} T}{T_i T_j} \right) \quad (5.17)$$

In assenza di forti perturbazioni, l'ecosistema esibisce una propensione ad incrementare la propria *ascendency*, ossia ad aumentare l'organizzazione (Ulanowicz *et al.*, 2009). La capacità di sviluppo C^D rappresenta la diversità dei flussi del sistema (H_f) pesata sul flusso totale T . Quantitativamente essa è calcolata come:

$$C^D = \sum_{i,j} T_{ij} \log_2 \left(\frac{T_{ij}}{T} \right) \quad (5.18)$$

C^D rappresenta il limite superiore per l'incremento dell'*ascendency*. È, allora, possibile normalizzare i valori di A dividendoli per C^D ed ottenere, quindi, delle misure confrontabili in network di dimensioni differenti. L'*ascendency* relativa (A/C^D) è un importante indice di confronto tra differenti ecosistemi tale da escludere l'influenza del flusso totale sull'*ascendency* e sulla capacità di sviluppo (Field *et al.*, 1989).

Essa è considerata un indice di maturità, così come un indice che stima l'abilità del sistema a resistere alle perturbazioni (Ulanowicz, 1986; Ulanowicz e Abarca-Arenas, 1997).

Sia l'*ascendency* che la capacità di sviluppo diminuiscono se un sistema è sottoposto a condizioni di stress (Ulanowicz, 2001). L'*Overhead* (O) è la differenza tra la capacità di sviluppo C^D e l'*ascendency* A . Ulanowicz (1980) ha ipotizzato che un ecosistema, nel procedere lungo il processo di sviluppo, mostra valori di A che si avvicinano a C^D , a spese di O .

In un primo momento sia A che C^D aumenteranno nella successione, ma infine C^D non aumenterà più. Tuttavia, A continuerà ad aumentare a spese di O . Un determinato livello di valore di O è, tuttavia, cruciale per il mantenimento della struttura e della funzione ecosistemica. Infatti O può essere considerata quale stima dei gradi di libertà che il sistema possiede per riconfigurare se stesso di fronte a una situazione perturbativa (Heymans e Baird, 2000).

In questo contesto, sono stati calcolati due indici di stabilità, sulla base dei flussi potenziali all'interno del network. È stato adottato l'indice di stabilità proposto da Aoki e Mizushima (2001):

$$M = \frac{H_c}{H_{i_o}} = 1 - \frac{I}{H_{i_o}} \quad (5.19)$$

M può essere chiamata "entropia condizionale relativa".

Un'altra misura di stabilità, pesata sui flussi totali T , è rappresentata dalla misura di O normalizzata: l'*overhead* relativa M^* :

$$M^* = 1 - \frac{A}{C^D} \quad (5.20)$$

5.2.2 MISURE DI COMPLESSITÀ STRUTTURALE

Al fine di poter effettuare confronti tra la strutturazione dell'intera comunità macrobentonica e la comunità che, a partire da questa, si organizza nella colonizzazione del substrato detritico di *Phragmites australis*, è stata calcolata la misura di complessità strutturale C , come riportato nel paragrafo 4.2.4 (equazione [4.13]).

5. 3 RISULTATI

In accordo all'equazione proposta da Olson (1963) sono stati calcolati i coefficienti di decomposizione del substrato detritico in ciascuna stazione di campionamento (Tabella 5.1).

	K _t	K _l	K _d
VASCA 1	0,0038	0,0016	0,0022
VASCA 2	0,0035	0,0016	0,0019
VASCA 3	0,0022	0,0014	0,0008
VASCA 4	0,0016	0,0009	0,0007
VASCA 5	0,0007	0,0004	0,0003

Tabella 5.1. Coefficienti di decomposizione del substrato detritico per ciascuna stazione campionata. K_t è il tasso di decomposizione totale, K_l è il tasso di lisciviazione e K_d è il tasso di macrodetritivoria, calcolato come $K_t - K_l$. Questi coefficienti sono espressi in gg^{-1}

Si può osservare come, all'aumentare della lisciviazione corrisponda un incremento nel tasso di decomposizione ad opera della comunità macrodetritivora: la correlazione di Spearman mostra, infatti, $\rho=0.97$ ($p<0.01$). Inoltre, in generale, si osserva una diminuzione significativa ($p<0.01$) nei tassi di decomposizione calcolati (K_t , K_l e K_d), all'aumentare dei valori di salinità.

Sono stati calcolati i quattro indici di centralità per ciascun nodo nelle cinque stazioni di campionamento considerate (i risultati sono riportati in Appendice B).

Generalmente si osserva l'esistenza di differenze significative nel ranking dei nodi, coerentemente con le quattro misure di centralità utilizzate (così come evidenziato anche dai risultati riportati nel capitolo 4). Tali divergenze possono essere dovute alle differenti scale spaziali usate nelle diverse metriche di centralità (Estrada, 2007).

Degree and *betweenness centrality* ordinano i nodi in un network in accordo alle loro interazioni locali. *Dcw* considera gli effetti immediati dell'intorno più vicino al nodo analizzato, e *Bcw* caratterizza il grado di influenza di un taxon nel ruolo di intermediario tra coppie di taxa. Dall'altra parte, *Cewc* and *Ecw* prendono in considerazione le proprietà globali del network nell'ordinare i taxa (Opsahl *et al.*, 2010).

vasca 1	Ecw	Dcw	Bcw	Cewc	vasca 2	Ecw	Dcw	Bcw	Cewc
Ecw	-				Ecw	-			
Dcw	<0,01	-			Dcw	<0,01	-		
Bcw	0,42	0,64	-		Bcw	0,79	0,82	-	
Cewc	<0,01	<0,01	0,18	-	Cewc	<0,01	<0,01	0,75	-

vasca 3	Ecw	Dcw	Bcw	Cewc	vasca 4	Ecw	Dcw	Bcw	Cewc
Ecw	-				Ecw	-			
Dcw	<0,01	-			Dcw	0,01	-		
Bcw	0,22	0,20	-		Bcw	0,55	0,52	-	
Cewc	<0,01	<0,01	0,22	-	Cewc	0,02	<0,01	0,55	-

vasca 5	Ecw	Dcw	Bcw	Cewc
Ecw	-			
Dcw	0,08	-		
Bcw	0,71	0,62	-	
Cewc	0,08	<0,01	0,62	-

Tabella 5.2. Correlazione di Spearman tra gli indici di centralità nei cinque network delle saline di Tarquinia.

[Legenda delle metriche di centralità utilizzate: Ecw=*eigenvector centrality weighted*; Dcw=*degree centrality weighted*; Bcw=*betweenness centrality weighted*; Cewc=*edge-weighted closeness*]

La correlazione di Spearman (Tabella 5.2) mostra che tutte le stazioni di campionamento hanno correlazioni statisticamente significative tra la *degree centrality weighted*, *eigenvector centrality weighted* e *edge-weighted closeness centrality*. Un'eccezione è costituita dalla stazione 5 dove sembra esserci una relazione significativa solo tra la *degree centrality weighted* and *edge-weighted closeness centrality*.

Inoltre, si osserva che tutti i network non mostrano correlazioni statisticamente significative tra le metriche di centralità e la *betweenness centrality weighted*.

Quindi, è stata effettuata una PCA per ciascun network in modo da semplificare la struttura multidimensionale delle diverse misure di centralità. La maggior parte delle variabili mostra alti valori di *loadings* nella componente principale, indicando che le metriche di centralità sono altamente correlate con questa componente.

In Tabella 5.3 sono riportati i valori di *loadings* per ciascuna metrica di centralità e la percentuale di varianza spiegata dalla componente estratta.

	vasca 1	vasca 2	vasca 3
Ecw	-0,9734	0,9902	-0,9871
Dcw	-0,9486	0,9916	-0,9905
Bcw	0,5605	-0,2243	0,8744
Cewc	-0,9812	0,9838	-0,9905
% var	78	75	93

	vasca 4	vasca 5
Ecw	-0,9765	0,9653
Dcw	-0,9887	0,9924
Bcw	0,5999	0,6594
Cewc	-0,9806	0,9924
% var	81	83

Tabella 5.3. Loadings per ciascuna misura di centralità, relativamente alla componente principale estratta mediante PCA. Sono riportati i *loadings* per le quattro misure di centralità utilizzate e la percentuale di varianza (% VAR) spiegata dalla componente estratta. (la legenda delle misure di centralità utilizzate è riportata in Tabella 5.2)

Si può osservare come i più bassi valori di *loadings* siano, in tutte le stazioni, ottenuti da *Bcw* che risulta essere la variabile meno collineare rispetto alle altre metriche di centralità. Il ranking dell'importanza posizionale dei nodi per ciascun network ottenuto tramite l'utilizzo della PCA è mostrato in Tabella 5.4. I risultati mostrano come, a partire dalla vasca 3, le larve di chironomidi diventino uno dei taxa centrali nel processo di decomposizione del detrito di *Phragmites australis*.

taxa	vasca 1	vasca 2	vasca 3	vasca 4	vasca 5
Ch	6	8	1	1	1
Gm	5	4			
Pc	8	1			
Gd	9				
Hy	3	10	2	4	
Cg	7	9	4	3	
Cr	1				
Cl	2				
Nd	4	5			
Dl		6			
Ci		7			
Id		2			
Po		3			
Hh			3	2	3
Hyd					2

Tabella 5.4. Ranking dei nodi ottenuto tramite l'utilizzo della PCA. [Legenda dei taxa: Ch=*Chironomus* spp (larvae); Gm=*Gammarus aequicauda*; Pc= *Perinereis cultrifera*; Gd= Gordiidae; Hy= *Hydrobia acuta*; Cg=*Cerastoderma glaucum*; Cr=*Cerithium rupestre*; Cl= other Coleoptera larvae; Nd=Nereidae; Dl= other Diptera larvae; Ci= *Corophium insidiosum*; Id=*Idotea baltica*; Po=Polychaeta ; Hyd= Hydrophilidae; Hh=*Halipus* sp]

Oltre ad investigare il network nodo per nodo, determinandone l'importanza posizionale per la struttura della comunità, è importante anche studiare le proprietà del network globale, come risultato delle interazioni sinergiche tra le componenti, in modo da ricavare informazioni circa le proprietà emergenti del sistema. A tal fine è stata calcolata la *degree centralization weighted* e alcune metriche derivanti dalla teoria dell'informazione, utilizzabili per studiare i network ecologici.

I risultati sono mostrati in Tabella 5.5.

	CDw	H _f	I	A	C ^D	C	O	A/C ^D	M*	M	N
vasca 1	0,09	0,76	0,31	8,76	41,50	0,14	32,70	0,21	0,79	0,65	9
vasca 2	0,17	0,71	0,18	8,27	51,40	0,12	43,10	0,16	0,84	0,72	10
vasca 3	0,15	0,81	0,39	0,43	1,62	0,10	1,18	0,27	0,73	0,58	4
vasca 4	0,34	0,71	0,35	0,24	0,87	0,11	0,63	0,27	0,73	0,57	4
vasca 5	0,53	0,54	0,63	0,01	0,02	0,02	0,01	0,72	0,28	0,16	3

Tabella 5.5. Indici strutturali per i cinque network studiati. [Legenda: CDw=*degree centralization weighted*; H_f=*joint-flow diversity*; I=*mutua informazione*; A=*ascendency*; C^D=*capacità di sviluppo*; C=*complessità strutturale*; O=*overhead*; A/C^D=*ascendency relativa*; M*=*overhead relativa* (indice di stabilità) M=*entropia condizionale relativa* (indice di stabilità), N=*ricchezza in taxa*]

È stata quindi effettuata una correlazione tra indici strutturali (Tabella 5.5) e indici funzionali; questi ultimi sono: il tasso di decomposizione totale (K_t), il tasso di decomposizione per macrodetritivoria (K_d) e la decomposizione relativa (K_d/K_t).

La correlazione di Spearman (Tabella 5.6) mostra che il processo di decomposizione è significativamente correlato con le proprietà strutturali del network.

	CDw	I	H _f	A	C ^D	C	O	A/C ^D	M*	M	N	salinità	CV (salinità)	Media
K_t	-0,90	-0,80	0,62	0,99	0,90	0,90	0,90	-0,87	0,87	0,90	0,87	-0,99	-0,90	0,88
K_d	-0,90	-0,80	0,62	0,99	0,90	0,90	0,90	-0,87	0,87	0,90	0,87	-0,99	-0,90	0,88
K_d/K_t	-0,40	-0,80	-0,05	0,70	0,60	0,90	0,60	-0,72	0,72	0,60	0,72	-0,70	-0,60	0,62
Media	0,73	0,80	0,43	0,89	0,80	0,90	0,80	0,82	0,82	0,80	0,82	0,89	0,80	

Tabella 5.6. Correlazione di Spearman tra gli indici strutturali, gli indici funzionali e la salinità. I valori in grassetto indicano relazioni statisticamente significative ($p < 0.05$). È riportata, inoltre, la correlazione media per ogni riga e per ogni colonna. La legenda degli indici strutturali (riga) è riportata in Tabella 5.5; mentre la legenda degli indici strutturali (colonna) è riportata in Tabella 5.1.

La *degree centralization weighted* è correlata, in maniera statisticamente significativa con l'*ascendency* ($\rho = -0.9$, $p < 0.05$), ed è correlata con i parametri funzionali di interesse K_t e K_d ($\rho = -0.9$ per entrambi, $p < 0.05$): essa è una misura della forza dei legami diretti incidenti su un nodo. Il peso dei legami diretti tra taxa sembra, dunque, influenzare il processo di decomposizione.

Per quanto riguarda le metriche di derivazione entropica, si osserva che l'*ascendency* A , contrariamente alla mutua informazione I , è ben correlata con i tassi di decomposizione ($\rho=0,99$, $p<0.01$): considerare il flusso totale T è, dunque, fondamentale per lo studio funzionale delle comunità ecologiche. La misura di complessità strutturale C è correlata con gli indici funzionali così come A , tuttavia essa risulta correlata anche con la decomposizione relativa K_d/K_t ($\rho=0.9$, $p<0.05$). La misura M di stabilità risulta correlata con il tasso di decomposizione totale K_t e per macrodetrivoria K_d ($\rho=0.90$, $p<0.05$) contrariamente a M^* che invece non mostra correlazioni statisticamente significative con gli indici funzionali considerati. Entrambe le misure di stabilità sono ben correlate con il coefficiente di variazione della salinità ($p<0.01$). Dove si osserva un aumento nella variabilità ambientale, la comunità ha meno possibilità di vie di flusso alternative: se dovesse scomparire un taxon il network potrebbe essere non più funzionale, quindi la comunità risulta meno stabile.

Come si può notare osservando la Tabella 5.6 le metriche strutturali che, in media, sono in grado di rilevare meglio le variazioni in funzionalità sono la complessità strutturale C e l'*ascendency* A . La salinità media si configura quale responsabile delle variazioni strutturali tra le diverse vasche campionate. Inoltre il tasso di decomposizione dovuto a macrodetrivoria K_d si dimostra un indicatore funzionale migliore rispetto alla decomposizione relativa K_d/K_t , più sensibile alle variazioni indotte dalla salinità sulla comunità. Quindi gli indici strutturali meglio correlati (C , A) e la salinità sono stati messi in relazione con la funzionalità della comunità macrodetrivora. Quale misura funzionale di interesse è stato preso in considerazione il tasso di decomposizione del detrito dovuto all'azione macrodetrivora (K_d).

Per ottenere una misura strutturale in grado di considerare le informazioni ottenibili dalle metriche utilizzate è stata effettuata una PCA (88% di varianza spiegata sulla prima componente), includendo il tenore di salinità che, come è stato dimostrato, è un parametro fondamentale nella strutturazione della comunità macrodetrivora. I risultati della relazione tra struttura e funzione sono mostrati in Figura 5.3.

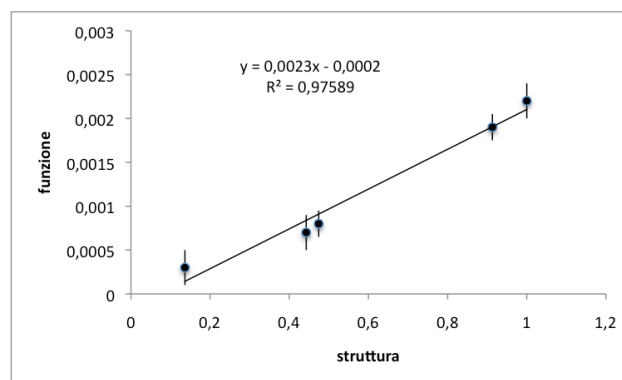


Figura 5.3 Relazione tra struttura e funzione in una comunità a base detrito. Per struttura si intende l'indice strutturale risultante dall'applicazione della PCA, per funzione si intende il tasso di decomposizione per macrodetritivoria (K_d).

I risultati mostrano l'esistenza di una correlazione statisticamente significativa ($p < 0.01$) e lineare (nel range di funzionalità considerato) tra struttura e funzione, anche se si può immaginare come tale relazione possa raggiungere un livello di saturazione per elevati valori di struttura.

5.4 DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Studiare come le comunità a base detrito rispondono a stress ambientali riorganizzandosi strutturalmente è fondamentale per trarre conclusioni sulle possibili variazioni di funzionalità e, quindi, per individuare strategie di conservazione attiva. La network analysis si è rivelata un utile strumento per investigare le proprietà strutturali delle comunità a base detrito e per correlare struttura e funzione. Le metriche utilizzate derivano in parte dalla teoria dei grafi, in parte dalla teoria dell'informazione e, insieme, forniscono indicazioni complementari circa l'arraggiamento strutturale di nodi e legami. Tali indici, inoltre, permettono di trarre conclusioni circa la possibile stabilità di comunità, intesa come possibilità di percorsi alternativi all'interno della rete (Aoki e Mizushima, 2001). Queste metriche possono essere applicate sia a matrici di adiacenza binarie sia a matrici pesate. Considerare il peso dei legami nei network ecologici è molto spesso difficile metodologicamente. Tuttavia una visione esclusivamente topologica del network fornisce informazioni limitate sulla sua funzionalità. I pesi possono aiutare a comprendere come il sistema funzioni realmente, aggiungendo informazioni sulla particolare tipologia di interazione (Scotti *et al.*, 2007). Inoltre la network analysis pesata permette di discriminare anche nel caso in cui il network risulti completamente connesso.

L'analisi binaria di un tale network non fornirebbe informazioni sulla strutturazione della comunità, dato che tutti i nodi risulterebbero ugualmente centrali, essendo tra loro tutti connessi.

Il peso è in grado di discriminare tra i differenti legami, dando più importanza là dove le connessioni sono più forti, permettendo una visione funzionale della struttura di comunità. Gli indici di centralità sono correlati in tutti i network esaminati, con l'eccezione della *betweenness centrality weighted* che ordina i taxa in maniera differente rispetto alle altre metriche. Questo vuol dire che i nodi importanti come intermediari tra nodi adiacenti non corrispondono agli stessi nodi che hanno un numero maggiore di legami (*degree* ed *eigenvector*) e a nodi che sono più vicini ad altri nodi (*closeness*). Il risultato ottenuto può essere interpretato considerando il fatto che l'importanza dei diversi nodi varia a seconda del ruolo considerato dalla metrica utilizzata.

Quindi, a fini gestionali, per individuare quel pool di taxa importanti alla strutturazione della comunità occorre o individuare la metrica che, meglio di altre, sia in grado di fornire informazioni per il processo di interesse, oppure ricavare un indice sintetico che consideri le informazioni incorporate nelle diverse metriche utilizzate. Volendo attuare questa seconda alternativa, come nell'analisi strutturale della comunità macrobentonica (vd Capitolo 4) è possibile implementare un'analisi fattoriale delle componenti principali per ricavare un ranking dei nodi che consideri tutte le metriche di centralità utilizzate. La PCA risultante mostra come, a partire dalla vasca 3, ossia quando il tenore di salinità comincia a diventare alto (>60 psu), le larve di chironomidi diventino centrali nel processo della decomposizione del detrito vegetale, mentre nelle stazioni a più bassa salinità (vasche 1 e 2) giochino un ruolo chiave Gasteropoda e Polychaeta. Questo approccio permette di focalizzare l'attenzione sul ruolo che ogni singolo nodo ha nel processo funzionale. Integrare l'approccio locale con l'approccio globale di analisi sull'intero network permette di avanzare ipotesi circa le possibili strategie di conservazione degli ambienti naturali.

Per investigare le proprietà strutturali dell'intero network è stata calcolata la *degree centralization weighted* e alcune metriche di derivazione entropica. L'utilizzo di metriche differenti ha permesso una migliore comprensione di come la comunità macrodetritivora colonizza un substrato detritico al variare del gradiente salino. In particolare, la centralizzazione pesata permette di valutare l'omogeneità di forza di legame all'interno del network, che può influire sulla funzionalità del sistema.

L'importanza posizionale dei singoli nodi, invece, è stata considerata nell'ambito del calcolo della complessità strutturale *C* che, insieme agli altri indici di derivazione entropica, ha permesso di valutare la strutturazione di comunità, considerando sia la diversità dei taxa presenti che la diversità di interazione inter taxa i quali, da vasca a vasca, con il variare delle condizioni al contorno, si riorganizzano in un nuovo assemblaggio di unità tassonomiche.

La centralizzazione assumerà valori elevati quando uno o pochi taxa all'interno della rete sono centrali, mentre tutti gli altri sono periferici. I risultati mostrano che la stazione più centralizzata è la vasca 5 dove le larve di chironomidi prevalgono numericamente sugli altri taxa. La centralizzazione è risultata correlata con i tassi di decomposizione e con la salinità media: l'organizzazione dei legami all'interno del network è influenzata dalle condizioni ambientali che ne determinano la struttura interna, la quale, a sua volta, determina la velocità e l'efficienza di decomposizione del substrato detritico.

Gli indici entropici forniscono informazioni aggiuntive rispetto alla sola centralizzazione, dato che stimano lo stato di organizzazione del network (A) sulla base delle possibili vie di flusso (H_f), intese come interazioni potenziali tra taxa che consumano uno stesso substrato. L'*ascendency* A risulta ben correlata con il tasso di decomposizione per macrodetritivoria; viceversa, la mutua informazione I non è correlata con le proprietà funzionali del sistema: il più alto valore di I , si riscontra nella vasca 5, dove la specificità delle interazioni è alta e dominata dalle larve di chironomidi. La complessità strutturale C è la metrica che, insieme ad A , risulta meglio correlata con i parametri funzionali considerati, rivelandosi, dunque, un buon indicatore di come le variazioni strutturali lungo un gradiente di disturbo ambientale influenzino il processo.

Non è possibile individuare un indice che, in assoluto, meglio di altri, permetta una visione completa della struttura di comunità; tuttavia è possibile individuare alcune metriche che, insieme, forniscono informazioni strutturali utili per un determinato sistema. Gli ambienti di transizione, come le saline di Tarquinia, sono sottoposti a variazioni naturali a breve termine piuttosto pronunciate, non trascurabili nell'analisi delle comunità. È quindi fondamentale conoscere come le comunità rispondono alle oscillazioni ambientali per poter prevedere le possibili conseguenze di un impatto antropico puntuale e/o diffuso. Tale approccio si è rivelato idoneo a mettere in evidenza le variazioni strutturali che la comunità mostra al variare delle condizioni ambientali. Queste misure strutturali sono, quindi, state messe in relazione agli indici funzionali riguardanti il processo di decomposizione di un substrato detritico.

Le caratteristiche strutturali di un sistema influenzano il suo comportamento dinamico, quindi la correlazione tra struttura e funzione non è, di certo, sorprendente: la questione interessante è quali siano le proprietà strutturali che, meglio di altre, siano funzionalmente importanti per la comunità macrodetritivora. In questo contesto, si è visto come la salinità risulti un parametro strutturante la comunità, essendo correlato sia con metriche strutturali che funzionali.

I differenti gradienti salini influenzano sia la strutturazione della comunità macrodetritivora in termini di abbondanze, di composizione e di legami inter taxa, sia la capacità di lisciviazione del substrato detritico. Il tasso di decomposizione diminuisce all'aumentare della salinità perché, oltre al fatto che la comunità macrodetritivora diventa meno ricca, diminuisce anche la lisciviazione, processo fondamentale per agevolare la colonizzazione dei macroinvertebrati (Boling *et al.*, 1975; Srivastava *et al.*, 2009)). La misura di *degree centralization weighted*, le misure entropiche, soprattutto l'*ascendency*, insieme all'indice sintetico di complessità strutturale *C* riescono a mettere in evidenza come variazioni strutturali si ripercuotano sul processo della decomposizione. Anche l'entropia condizionale relativa *M*, che è considerato un indice di stabilità (Aoki e Mizushima, 2001), è correlato in maniera significativa ($p < 0.05$) con il tasso di decomposizione per macrodetritivoria. Per sintetizzare le informazioni contenute nei diversi indici strutturali la PCA si è rivelata un ottimo metodo per ridurre la dimensionalità dei dati e ottenere un nuovo indice strutturale da poter mettere in relazione con la funzionalità. I risultati mostrano l'esistenza di una relazione tra struttura e funzione: l'indice così ottenuto descrive bene le variazioni di funzionalità che si verificano a diversi gradienti salini, i quali provocano una modificazione nella struttura del network.

I risultati ottenuti sono utili sia per future ricerche di campo, che per ricerche teoriche; inoltre essi costituiscono un possibile aiuto a fini gestionali, nella valutazione degli effetti indiretti che l'uomo potrebbe causare alla funzionalità dell'ecosistema. Questo lavoro enfatizza il ruolo della network analysis come strumento per poter studiare e interpretare i legami tra taxa all'interno di una comunità che svolge una determinata funzione. Gli indici strutturali e funzionali sono più comprensibili e applicabili nel momento in cui risulti chiara la loro relazione e si possa valutare la loro forza e debolezza (Jordan *et al.*, 2008). Così diventa possibile prevedere le conseguenze di una possibile variazione strutturale sulla funzionalità dell'ecosistema. Questi risultati costituiscono una buona premessa per ulteriori approfondimenti, circa la relazione tra struttura e funzione in ecosistemi a base detrito. Partendo da essi, è possibile pianificare sia lavori sperimentali con campionamenti ad hoc (utilizzando diversi substrati detritici in modo da ottenere, oltre che una sovrapposizione temporale di nicchia, anche una sovrapposizione in termini di risorse preferite); sia studi teorici, elaborando modelli di simulazione che possono essere di aiuto per una migliore comprensione dei processi ecosistemici.

6. SEMPLICE MODELLO DI STRUTTURAZIONE E FUNZIONAMENTO

DI ECOSISTEMI A BASE DETRITO

ABSTRACT

Variazioni strutturali delle comunità ecologiche si ripercuotono sull'efficacia dei processi ad esse associati. La perdita di un taxon o gruppo funzionale centrale, determina una riorganizzazione dei legami con conseguenti ripercussioni sulla funzionalità. È, quindi, importante formalizzare uno strumento che permetta di analizzare le risposte degli ecosistemi di fronte alle perturbazioni. Molti studi suggeriscono come la biodiversità sia il parametro chiave da monitorare per conservare la produttività. Tuttavia, la biodiversità non è solamente la lista delle specie che compone una comunità; le interazioni tra esse determinano proprietà emergenti che non possono essere esaminate con la sola ricchezza in specie. È, allora, più corretto parlare di complessità strutturale [o biocomplessità (vd cap 3)], riferendosi all'organizzazione strutturale delle specie o gruppi funzionali che interagiscono secondo pattern spaziotemporali dipendenti da molti fattori, sia biotici che abiotici. Esistono diversi studi sia sperimentali sia teorici che mettono in relazione struttura e funzione in reti trofiche di pascolo, mentre sono minori gli studi che riguardano le reti trofiche di detrito. In questo lavoro si propone un semplice modello teorico che mette in relazione la complessità strutturale della comunità macrodetritivora con il tasso di decomposizione di un substrato detritico, considerando due sole variabili, ottenendo un possibile strumento che aiuti ad ampliare le conoscenze circa il funzionamento delle reti trofiche a base detrito.

6.1 INTRODUZIONE

Le attività umane negli ultimi anni hanno causato un'imponente perdita di biodiversità (Chapin *et al.*, 2000). Variazioni nella struttura di comunità possono causare una perdita di funzionalità con conseguenti alterazioni nei flussi di energia e nutrienti lungo la rete trofica (De Ruiter *et al.*, 2005). Quindi è fondamentale trovare strumenti che aiutino a capire le conseguenze di un diverso arrangiamento strutturale sulle funzioni ecosistemiche.

Esistono studi sulle reti trofiche di pascolo a proposito degli effetti che la perdita di biodiversità può avere sulla produzione primaria (Duffy *et al.*, 2007). Viceversa, non ci sono molti studi che riguardano la catena del detrito, anche se essa riveste un ruolo fondamentale nel riciclo dei nutrienti all'interno dell'ecosistema (Moore *et al.*, 2004). Recenti lavori (Chapin *et al.*, 1997; Tilman, 1997; Dangles e Malmqvist, 2004) hanno evidenziato l'esistenza di una relazione tra ricchezza in specie e funzionalità ecosistemica e la possibilità di usare tale relazione per implementare strategie di conservazione. Tuttavia, l'esistenza di un legame positivo tra diversità e funzionalità non è né universale né ovvia (Schwartz *et al.*, 2000).

Alcuni ricercatori hanno trovato che tale relazione può variare nel tempo e nello spazio (Rusch e Oosterheld, 1997), essere negativa (Wardle *et al.*, 1997) o, addirittura, non esistere (Bulla, 1996). Comunque, studi sperimentali (McGrady-Steed *et al.*, 1997; Dangles e Malmqvist, 2004; Srivastava *et al.*, 2009) mostrano che i tassi di decomposizione del detrito di origine vegetale sono fortemente influenzati dalla diversità della comunità detritivora.

In particolare, Dangles e Malmqvist (2004) hanno studiato come la relazione tra diversità e decomposizione possa essere influenzata dalla struttura della comunità *shredders*. I loro risultati mostrano che, per comunità relativamente ben distribuite, la relazione tra diversità e tasso di decomposizione può essere descritta tramite una funzione lineare. Per comunità dove domina una specie la relazione che meglio descrive i dati sperimentali è una funzione iperbolica di saturazione (Abramowitz e Stegun, 1965) come la seguente:

$$y = \frac{Bx}{A + x} \quad (6.1)$$

dove y è il tasso di decomposizione, x è il numero di specie *shredder*, A è la costante di metà saturazione e B scala il massimo valore in cui la funzione è asintotica. Il valore di A aumenta all'aumentare del livello di *evenness*, mentre in comunità altamente dominate da una specie il valore di A rimane basso, variando da 0.5 a 1. Tale funzione iperbolica mostra un rapido aumento iniziale di consumo con l'aumento della ricchezza per poi raggiungere un plateau in presenza di un alto numero di specie.

Diversamente dagli organismi viventi, il detrito non si riproduce, quindi non può influenzare direttamente l'input di nuovo materiale: la presenza del detrito dipende da altri fattori, controllabili dagli organismi viventi solo indirettamente; questa densità-indipendenza determina dinamiche donor-controllate (Pimm, 1982). La diversità chimico-fisica dei substrati che entrano nella rete trofica detritica determina lo sviluppo e il mantenimento della diversità dei detritivori (Lake *et al.*, 2000; Palmer *et al.*, 2000; Moore *et al.*, 2004). D'altra parte, la diversità dei detritivori e dei decompositori influenza la quantità e qualità del detrito durante il processo decompositivo. Quindi, la forza e la direzione dei legami tra detrito e biodiversità sono dinamici.

Dopo la morte o l'escrezione, i composti organici seguono una successione chimica e fisica che genera un mosaico di risorse (carbonio, energia e nutrienti) e condizioni (habitats e ambienti) per produttori e consumatori. A queste variazioni di forma e composizione sono associati cambiamenti nella composizione e funzionamento delle comunità biologiche. La diversità e abbondanza delle popolazioni microbiche sono legate sia alla diversità che alla qualità del substrato detritico.

Infatti, cambiamenti nella qualità possono influenzare l'abbondanza relativa di batteri e funghi, dove materiali con alto rapporto C:N (>30:1) favoriscono la colonizzazione dei funghi; mentre materiali più labili con basso rapporto C:N (<30:1) favoriscono i batteri (Hendrix *et al.* 1986; Moore e Hunt, 1988; Andrén *et al.* 1990).

L'attività microbica sulla risorsa detritica raggiunge un picco per poi decrescere, come è mostrato in Figura 6.1:

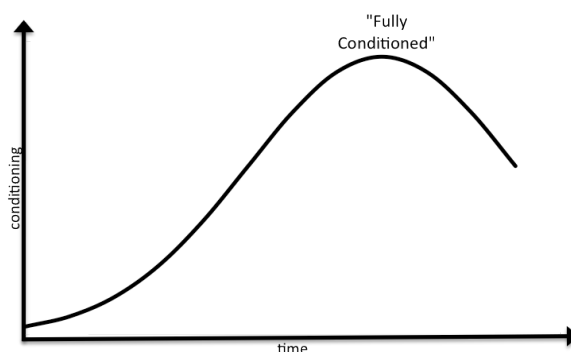


Figura 6.1 Andamento temporale del condizionamento microbico su un substrato detritico

Il livello di massima colonizzazione è detto “fully conditioned” (Boling *et al.*, 1975). La riduzione della colonizzazione, in seguito al picco, è dovuta all'esaurimento dei materiali facilmente metabolizzabili ed è detta fase di “post condizionamento”.

In seguito alla lisciviazione il consumo del detrito è specie-dipendente (Petersen e Cummins, 1974). Le differenze nei tassi della decomposizione sono dovute alla diversa abilità dei microorganismi a processare differenti substrati (Suberkropp *et al.*, 1983; Butler e Suberkropp, 1986) e al consumo da parte dei detritivori. Molti esperimenti hanno chiaramente mostrato una relazione diretta tra colonizzazione microbica del detrito e palatabilità per i detritivori (Kostalos, 1971; Mackay, 1972), come mostrato in Tabella 6.1:

<i>Condizionamento</i>	<i>esempi</i>	<i>colonizzazione microbica</i>	<i>palatabilità per i detritivori</i>
resistente	stato iniziale del tessuto legnoso	stato iniziale: propaguli presenti, germinazione minima	non palatabile
lento	stato iniziale di detrito processato lentamente	colonizzazione sparsa: germinazione di propagoli e metabolismo lento	bassa palatabilità, se consumato il detrito provoca una scarsa crescita dei detritivori
medio	stato iniziale di detrito processato a valori intermedi di velocità (foglie)	colonizzazione moderata e metabolismo microbico	palatabilità idonea a produrre la crescita dei detritivori
veloce	stato iniziale di detrito processato velocemente (materiale fecale)	colonizzazione densa e alti tassi di metabolismo microbico	alta palatabilità che causa alti tassi di consumo e crescita
completamente condizionato	stato temporaneo del processamento di detrito	colonizzazione massima	palatabilità massima, massimo consumo e crescita
post condizionato	stato finale del processamento di detrito	colonizzazione sparsa, bassi tassi di metabolismo microbico	la palatabilità è funzione della dimensione. FPOM ha un alto rapporto microbi/detritivori ed è quasi palatabile.

Tab 6.1 Relazione tra condizionamento microbico e palatabilità per i detritivori

Quindi la biodiversità dei detritivori e decompositori è influenzata sia dalla quantità che dalla qualità di detrito (Lake *et al.* 2000; Palmer *et al.* 2000). Allo stesso modo la diversità di detritivori e decompositori influenza la quantità e qualità del detrito durante la decomposizione. È stato dimostrato sperimentalmente (Balvanera *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2006) che una riduzione di ricchezza in specie di un livello trofico tende a ridurre il consumo delle risorse e la produzione di biomassa di quel gruppo trofico. Quindi lo studio della biodiversità e del funzionamento ecosistemico deve essere integrata con la prospettiva classica sulla struttura trofica, se si vuole studiare ed analizzare il trasferimento di energia e nutrienti e la produzione di biomassa entro le reti trofiche (Thébault e Loreau, 2003; Srivastava e Vellend, 2005; Duffy *et al.*, 2007).

Gli effetti della diversità sulla velocità di decomposizione del detrito sono duplici: effetti *top down* agiscono insieme ad effetti *bottom up* (Srivastava *et al.*, 2009). Con il termine *top down* si intendono gli effetti della diversità dei consumatori sul tasso con cui tali consumatori assumono la risorsa e la convertono in biomassa. Con il termine *bottom up* si intendono gli effetti della diversità della risorsa sul tasso con cui il pool di risorsa viene consumato e convertito in biomassa di consumatori (Srivastava *et al.*, 2009). Se gli effetti *top down* differiscono in forma e grandezza dagli effetti *bottom up*, questo significa che le previsioni sui possibili impatti, che possono avere le estinzioni di specie sul funzionamento ecosistemico, necessitano di importanti considerazioni nel contesto della rete trofica.

Duffy *et al.* (2007) suggeriscono che il consumo di risorsa è spesso una funzione crescente della diversità dei consumatori (Cardinale *et al.*, 2006), mentre i tassi di consumo tendono a diminuire in funzione della diversità della risorsa (Hillebrand e Cardinale, 2004). Tuttavia tali argomentazioni si basano su studi riguardanti la catena di pascolo. Attualmente non esiste un'ipotesi equivalente per la catena del detrito. Gli effetti *top down* potrebbero risultare piuttosto simili nei due casi; tuttavia gli effetti *bottom up* possono essere molto diversi nel momento in cui la pianta diventa risorsa detritica (Srivastava *et al.*, 2009).

Gli effetti della diversità detritica sulla decomposizione possono comportare diverse serie di meccanismi che coinvolgono la chimica della lettiera. È stato proposto che la decomposizione di una lettiera che si decompone lentamente potrebbe essere accelerata dai nutrienti che vengono trasferiti alla lettiera da specie che decompongono più velocemente (Blair *et al.*, 1990). A supporto di tale ipotesi, la letteratura (Gartner e Cardon, 2004) conclude che miscele spesso perdono massa più velocemente e hanno una maggiore concentrazione in nutrienti rispetto alle specie componenti in monocultura. Tuttavia Hättenschwiler *et al.* (2005) sostengono che non ci siano sufficienti evidenze sperimentali per concludere che la diversità detritica influenzi la decomposizione o il trasferimento dei nutrienti.

Per testare la forza degli effetti *top down* e *bottom up*, Srivastava *et al.*, 2009 hanno raccolto 28 studi presenti in letteratura sulla decomposizione e hanno confrontato gli effetti *top down* e *bottom up* su alcune variabili di risposta del sistema. I risultati rivelano che la diversità dei consumatori e la diversità detritica hanno effetti molto differenti sul processo di decomposizione. Quando si considera la perdita in peso del detrito come variabile di risposta, gli effetti *top down* sono molto più forti degli effetti *bottom up*.

Questi studi evidenziano che il processo di decomposizione è fortemente influenzato dagli effetti *top down* della diversità dei consumatori, mentre le risposte agli effetti *bottom up* sono più deboli (Balvenera *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2006; Srivastava *et al.*, 2009). Il detrito viene rapidamente ripartito all'aumentare dei livelli di diversità, ma non mostra una chiara direzione al variare della diversità detritica. Gli effetti *top down* della diversità dei consumatori sulla decomposizione potrebbero essere dovuti alla facilitazione tra detritivori: una specie rende il detrito palatabile per un'altra specie (Jonsson e Malmqvist, 2003; Tiunov e Scheu, 2005). C'è anche un'evidenza che la diversità funzionale tra detritivori sia importante nel minimizzare l'interferenza tra gli individui e, quindi, ad incrementare il consumo (Cardinale *et al.*, 2002; Jonsson e Malmqvist, 2003). La diversità potrebbe avere maggiori effetti *top down* rispetto agli effetti *bottom up* anche nel momento in cui le specie di consumatori risultano più filogeneticamente differenti rispetto alle loro risorse detritiche.

Esistono evidenze empiriche che un'alta divergenza filogenetica tra le specie in una comunità causa un incremento di funzionamento ecosistemico (Maherali e Klironomos, 2007). La divergenza filogenetica tra le specie può essere correlata con la differenziazione di nicchia ecologica e, quindi, indicare una loro potenziale complementarietà nella funzione (Maherali e Klironomos, 2007).

Queste ricerche si basano principalmente sullo studio della biodiversità intesa come ricchezza in specie. Tuttavia è necessario considerare altri aspetti, per ottenere un indicatore strutturale della comunità macrodetritivora. Per questo motivo, qui il termine biodiversità viene sostituito da *biocomplessità* (Dybas, 2001; Anand e Tucker, 2003) o complessità strutturale che comprende, oltre al numero di specie della comunità, anche le possibili interazioni esistenti tra essi, utilizzando un indice sintetico derivante dall'approccio di network analysis e teoria dell'informazione (complessità strutturale *C* nei capitoli 4 e 5). Considerare questo aspetto è importante poiché Jonsson *et al.* (2002) hanno dimostrato come la risposta della velocità di decomposizione di un substrato detritico alla perdita di specie macrodetritivore sia fortemente dipendente dalla successione con cui tali specie vengono perse, mentre non dipende dal numero di specie presenti (Gessner *et al.*, 2010).

Lo scopo di questo lavoro è, quindi, quello di costruire un semplice modello che possa spiegare la relazione dinamica tra struttura e funzione in sistemi a base detrito.

La letteratura ecologica mostra come il flusso di energia tra livelli trofici dipenda criticamente dalla diversità e dalla strutturazione della comunità dei consumatori, piuttosto che dalla loro biomassa complessiva. Sulla base di queste considerazioni di carattere teorico, ottenute tramite elaborazioni di dati presenti in letteratura (Srivastava *et al.*, 2009), qui c'è un tentativo di unificazione delle conoscenze finora acquisite, tramite lo sviluppo di un modello teorico di interazione tra detrito e comunità macrodetritivora, considerando principalmente gli effetti *top-down*.

Il modello ha due variabili di stato rappresentanti la biomassa di un substrato detritico e la complessità strutturale (o *biocomplessità*) della comunità macrodetritivora, calcolabile come indice sintetico derivante dall'approccio informazionale e di network [*C* (capitolo 4)].

Non si parla, dunque, di diversità come ricchezza in specie, poiché la diversità è tale per cui determina una specifica strutturazione tra i taxa in termini di connessioni tra i nodi e flussi di informazione tra essi.

Lo scopo è quello di formalizzare uno strumento che permetta di individuare variazioni nella funzionalità al variare della composizione della comunità macrodetritivora, in modo da poter essere utilizzato quale predittore e, quindi, guidare le scelte gestionali.

6.2 MATERIALI E METODI: IL MODELLO

Il modello dinamico detrito-comunità macrodetritivora può essere schematizzato nel modo seguente:

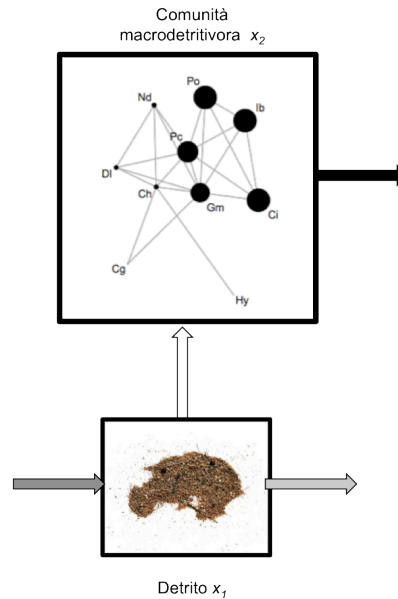


Figura 6.2 Modello dell'ecosistema a base detrito. Il modello proposto è composto da due variabili di stato: x_1 detrito e x_2 comunità macrodetritivora. La freccia (grigio scuro) in ingresso al comparto detritico indica l'input di risorsa che entra nel sistema, la freccia in uscita (grigio chiaro) rappresenta la perdita in peso dovuta a lisciviazione ed attività microbica. Una freccia (bianca) collega detrito e comunità macrodetritivora che colonizza il substrato. La freccia (nera) in uscita dal comparto della comunità macrodetritivora indica il termine del processo di colonizzazione.

Le equazioni differenziali che modellano l'ecosistema a base detrito (Figura 6.2) sono:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= u_1(t) - y(t) \\ \dot{x}_2 &= u_2(t) - z(t)\end{aligned}\tag{6.2}$$

dove:

x_1 rappresenta la biomassa detritica; x_2 è la complessità strutturale della comunità detritivora; $u_1(t)$ è il flusso in ingresso di detrito (alloctono e/o autoctono) disponibile per i consumatori (esso può essere un ingresso costante oppure un impulso di risorsa); $y(t)$ è il flusso in uscita dal comparto detritico dovuto al consumo da parte di macrodetritivori e decompositori; $u_2(t)$ è la crescita in complessità strutturale della comunità macrodetritivora dovuta alla diversa qualità e quantità della risorsa detritica e, infine, $z(t)$ è la perdita in complessità dovuta all'esaurimento della palatabilità detritica con la conseguente conclusione del processo di colonizzazione per alcuni taxa. Il flusso di input di detrito nel sistema $u_1(t)$ è stato modellato considerando che, contrariamente agli organismi viventi, il detrito possiede una dinamica di crescita densità-indipendente.

Quindi:

$$u_1(t) = I_0(t) \quad (6.3)$$

dove $I_0(t)$ è la quantità di detrito per unità di tempo che entra nel sistema. Il flusso in uscita è stato modellato nel modo seguente:

$$y(t) = d \cdot x_1 + f(x_2) \cdot x_1 \quad (6.4)$$

dove d è il tasso di lisciviazione e condizionamento microbico e $f(x_2)$ è la perdita di biomassa detritica dovuta al consumo da parte della comunità macrodetritivora. Essa dipende principalmente dalla complessità strutturale della comunità macrodetritivora e può essere modellata come una funzione iperbolica di saturazione:

$$f(x_2) = \frac{a \cdot x_2}{b + x_2} \quad (6.5)$$

dove a rappresenta il massimo tasso di consumo possibile che dipende dalla palatabilità del substrato detritico; b è la costante di metà saturazione.

La dinamica dell'organizzazione strutturale della comunità macrodetritivora $u_2(t)$ durante il processo di colonizzazione dipende sia dalla qualità che dalla quantità di detrito (Moore *et al.*, 2004) e può essere modellata nel modo seguente:

$$u_2(t) = g(x_1) \cdot x_2 = \frac{c \cdot x_1}{e + x_1} \cdot x_2 \quad (6.6)$$

dove c è il massimo tasso di impacchettamento dei taxa sulla risorsa detritica: un parametro strutturale che è legato all'apprezzabilità del detrito da parte dei detritivori; e è la costante di metà saturazione

$z(t)$ è stata modellizzata come segue:

$$z(t) = h(x_2) \cdot x_2 = k \cdot x_2 \cdot x_2 = k \cdot x_2^2 \quad (6.7)$$

dove k rappresenta il tasso di perdita di complessità, per l'esaurimento delle risorse palatabili.

Le funzioni $u_2(t)$ e $z(t)$ sono state entrambe moltiplicate per x_2 perché, indipendentemente dalla qualità e quantità di detrito in ingresso nel sistema, le dinamiche dipenderanno anche dalla presenza, o meno, di una minima comunità macrodetritivora nell'ambiente, senza la quale il processo di colonizzazione non avverrebbe. Quindi, esplicitando tutte le equazioni si ottiene il seguente sistema di equazioni differenziali:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = I_0 - d \cdot x_1 - \frac{a \cdot x_2}{b + x_2} \cdot x_1 \\ \dot{x}_2 = \left(\frac{c \cdot x_1}{e + x_1} - k \cdot x_2 \right) \cdot x_2 \end{cases} \quad (6.8)$$

Il detrito entra nel sistema (I_0) in modo costante o in modalità impulsiva, viene lisciviato e condizionato dalla comunità microbica (d) che lo rendono palatabile per la comunità macrodetritivora. A questo punto il consumo del detrito dipende dall'azione della comunità macrodetritivora ($f(x_2)$) che colonizza il substrato organizzandosi su di esso in una successione di specie secondo una struttura funzionalmente efficiente. La dinamica della complessità strutturale della comunità macrodetritivora dipende dalla quantità e dalla qualità della risorsa detritica ($g(x_1)$) che, insieme, influenzano il tasso di colonizzazione del substrato da parte della comunità e, di conseguenza, le variazioni in struttura nel tempo.

Del modello così costruito, sono stati trovati i punti di equilibrio stazionario e la relativa stabilità. Quindi è stata calcolata la resilienza del sistema così come proposto da Pimm e Lawton (1977) ed è stata valutata la sensitività rispetto ai parametri chiave. La resilienza v_∞ è stata calcolata come:

$$v_\infty = -\text{Re}(\lambda_{\max}(A)) \quad (6.9)$$

Tuttavia, la resilienza fornisce indicazioni sulle risposte del sistema sul lungo termine, senza informare circa il comportamento a breve termine. I comportamenti transitori che i sistemi esibiscono prima di raggiungere lo stato stazionario sono di estrema importanza ai fini conservazionistici, oltre che per motivi politico-sociali, anche perché prima che il sistema raggiunga l'equilibrio potrebbe passare molto tempo e non è detto che lo raggiunga mai. Infatti alcuni studi teorici (Haydon, 2000) mostrano come gli ecosistemi non si trovino mai in condizione di equilibrio. Per studiare il comportamento del sistema nel breve termine è stato utilizzato il concetto di reattività v_0 , così come proposto da Neubert e Caswell (1997). La reattività è stata calcolata a partire dalla matrice Jacobiana A come:

$$v_0 = \lambda_{\max}(H(A)) \quad (6.10)$$

dove: $H(A) = \frac{1}{2}(A + A^T)$ è la parte Hermitiana della matrice A .

Dato che la parte Hermitiana di una matrice è simmetrica, ne risulta che i suoi autovalori saranno tutti reali. Equilibri con reattività positiva ($v_0 > 0$) saranno detti reattivi. Maggiore è la reattività, più velocemente la perturbazione si propagherà nel sistema. Viceversa, in sistemi non reattivi, la perturbazione decadrà monotonicamente verso l'equilibrio.

Gli autovalori di A determinano il comportamento asintotico del sistema; gli autovalori di $H(A)$, che non necessariamente hanno lo stesso segno della parte reale degli autovalori di A , determinano il suo comportamento istantaneo.

Se $\lambda_{\max}(A) < 0$ e $\lambda_{\max}(H(A)) > 0$, l'equilibrio sarà stabile ma reattivo e le perturbazioni, non importa quanto intense, cresceranno inizialmente in ampiezza.

Il sistema di equazioni differenziali (6.8) è stato risolto per via numerica (tramite il metodo Runge-Kutta) utilizzando una *function*, appositamente costruita e implementata in MATLAB. Quindi, sono state effettuate diverse simulazioni al variare dei valori dei parametri chiave e della tipologia di input di risorsa (costante e impulsiva di differente durata). Utilizzando lo stesso software è stata studiata anche la sensitività delle misure di resilienza e reattività al variare dei parametri del modello per testare come il sistema risponde alle perturbazioni.

6.3 RISULTATI

Per prima cosa sono stati ricercati gli equilibri del modello. Esiste un equilibrio triviale E_1 nel quale la comunità macrodetritivora è assente e lo stato stazionario del detrito dipende dall'ingresso I_0 e dalla lisciviazione e condizionamento microbico d :

$$\begin{aligned} x_1^* &= \frac{I_0}{d} \\ x_2^* &= 0 \end{aligned} \quad (6.11)$$

L'equilibrio più interessante (E_2) è quello dove è presente la comunità macrodetritivora:

$$x_1^* = \frac{-\beta + \sqrt{\beta^2 - 4 \cdot \alpha \cdot \gamma}}{2 \cdot \alpha} \quad x_2^* = \frac{c \cdot x_1^*}{k(e + x_1^*)} \quad (6.12)$$

dove:

$$\begin{aligned} \alpha &= d \cdot b \cdot k + d \cdot c + a \cdot c \\ \beta &= d \cdot e \cdot b \cdot k - I_0 \cdot b \cdot k - I_0 \cdot c \\ \gamma &= -I_0 \cdot b \cdot k \cdot e \end{aligned} \quad (6.13)$$

I calcoli effettuati per la ricerca dei punti stazionari sono riportati in Appendice C. Gli stati stazionari dipendono uno dall'altro: l'equilibrio della comunità macrodetritivora segue una funzione iperbolica di saturazione rispetto allo stato stazionario del detrito: c/k rappresenta il massimo valore asintotico che la complessità strutturale dei macrodetritivori può raggiungere. Questo significa che, in situazioni di equilibrio, la complessità strutturale della comunità macrodetritivora tende ad aumentare in funzione della quantità e qualità del detrito fino a raggiungere un plateau, per cui, pur aumentando la biomassa detritica, la complessità non aumenta più. Lo stato stazionario del detrito dipende dai parametri strutturali della comunità macrodetritivora e dalla quantità di detrito in ingresso nel sistema. Si osserva come (Figura 6.3 A) l'aumento del tasso di consumo massimo da parte dei detritivori (a) causi un brusco crollo della quantità di detrito che rimane allo stato stazionario; lo stesso andamento si osserva anche all'aumentare del tasso massimo di impacchettamento dei taxa sul detrito (c) anche se la diminuzione di quantità di detrito rimanente è meno marcata (Figura 6.3 B).

Allo stesso modo, anche il tasso di condizionamento microbico influenza lo stato stazionario del detrito con un andamento esponenziale negativo (Figura 6.3 C) ma con un tasso di decadimento più basso rispetto ai precedenti. L'input di detrito in ingresso I_0 aumenta, circa linearmente, la quantità di detrito che rimane allo stato stazionario (figura 6.3 D), così come l'aumento del tasso di uscita dal processo di colonizzazione da parte della comunità (k) incrementa lo stato di equilibrio del detrito (Figura 6.3 E), con pendenza minore rispetto all'ingresso di detrito nel sistema.

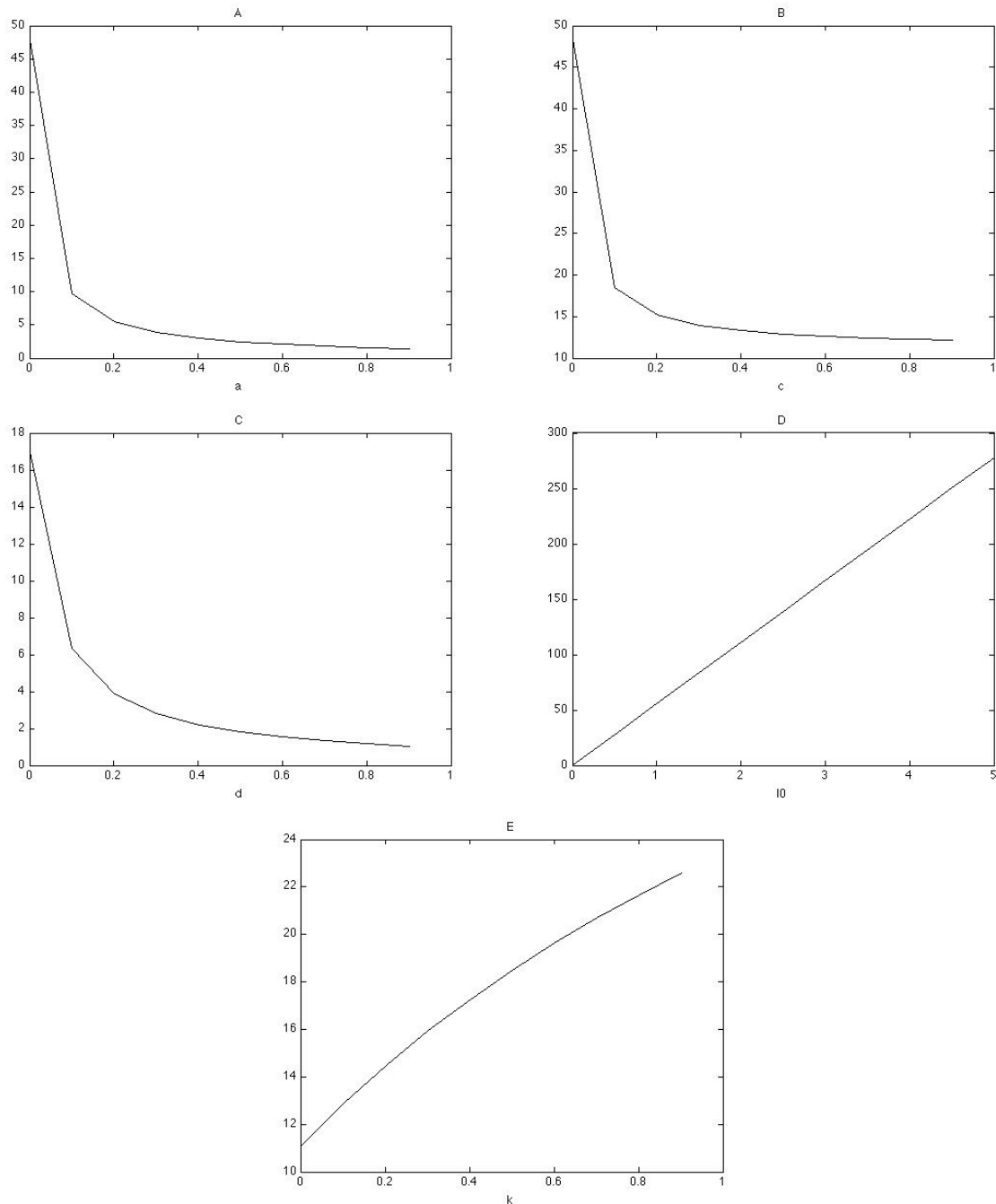


Figura 6.3 Sensibilità dello stato stazionario del detrito (x_1), in funzione dei parametri del modello. Sull'asse delle ordinate è riportato il valore dello stato stazionario del detrito in funzione dei parametri a (A), c (B), d (C), I_0 (D) e k (E) (Il significato dei parametri è specificato nel paragrafo 6.2)

Per investigare le proprietà di stabilità dell'equilibrio non triviale E_2 è stata calcolata la matrice Jacobiana A :

$$A = \begin{pmatrix} -d - \frac{a \cdot x_2^*}{b + x_2^*} & -\frac{a \cdot b \cdot x_1^*}{(b + x_2^*)^2} \\ \frac{c \cdot e \cdot x_2^*}{(e + x_1^*)^2} & \frac{c \cdot x_1^*}{e + x_1^*} - 2 \cdot k \cdot x_2^* \end{pmatrix} \quad (6.14)$$

Lo studio degli autovalori della matrice A permette di ottenere informazioni circa la stabilità asintotica dell'equilibrio E_2 . A tal fine si calcola il polinomio caratteristico:

$$p(\lambda) = \det[A - \lambda I] \quad (6.15)$$

si ottiene, un'equazione di secondo grado in λ :

$$p(\lambda) = A\lambda^2 + B\lambda + C \quad (6.16)$$

dove:

$$A = 1 > 0$$

$$B = d + \frac{c \cdot x_1^*}{e + x_1^*} + \frac{a \cdot c \cdot x_1^*}{b \cdot k \cdot (e + x_1^*) + c \cdot x_1^*} > 0 \quad (6.17)$$

$$C = \frac{d \cdot c \cdot x_1^*}{e + x_1^*} + \frac{a \cdot c^2 \cdot x_1^{*2}}{[b \cdot k \cdot (e + x_1^*) + c \cdot x_1^*](e + x_1^*)} + \frac{a \cdot b \cdot e \cdot k \cdot c^2 \cdot x_1^{*2}}{[b \cdot k \cdot (e + x_1^*) + c \cdot x_1^*]^2 (e + x_1^*)} > 0$$

Quindi i due autovalori saranno uguali a:

$$\lambda_{1,2} = \frac{-B \pm \sqrt{B^2 - 4C}}{2} \quad (6.18)$$

I risultati ottenuti evidenziano l'esistenza di autovalori con parte reale negativa poiché tutti i coefficienti del polinomio caratteristico sono positivi (criterio di Hurwitz): quindi l'equilibrio E_2 è asintoticamente stabile (in particolare può presentarsi, al variare dei parametri, come un nodo stabile oppure un fuoco attrattivo). Il modello, così costruito, non presenta fenomeni di biforcazione.

Più resiliente è l'equilibrio, più rapidamente decadrà la perturbazione nel tempo. La resilienza sarà uguale a:

$$v_\infty = -\frac{1}{2} \text{Re} \left[B + \sqrt{B^2 - 4C} \right] \quad (6.19)$$

La stabilità di resilienza determina la risposta alle perturbazioni sul lungo periodo. Per conoscere anche le risposte del sistema sul breve termine è stata calcolata la reattività, come proposto da Neubert e Caswell (1977).

Per studiare la reattività del modello occorre calcolare la parte Hermitiana della matrice A ($H(A)$) ottenendo:

$$H(A) = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} -2d - \frac{2 \cdot a \cdot x_2^*}{b + x_2^*} & \frac{c \cdot e \cdot x_2^*}{(e + x_1^*)^2} - \frac{a \cdot b \cdot x_1^*}{(b + x_2^*)^2} \\ \frac{c \cdot e \cdot x_2^*}{(e + x_1^*)^2} - \frac{a \cdot b \cdot x_1^*}{(b + x_2^*)^2} & \frac{2 \cdot c \cdot x_1^*}{e + x_1^*} - 4 \cdot k \cdot x_2^* \end{pmatrix} \quad (6.20)$$

Il polinomio caratteristico della matrice $H(A)$ è il seguente:

$$p_I(\lambda) = A_I \lambda^2 + B_I \lambda + C_I \quad (6.21)$$

dove:

$$A_I = 1 > 0$$

$$B_I = d + \frac{c \cdot x_1^*}{e + x_1^*} + \frac{a \cdot c \cdot x_1^*}{[b \cdot k(e + x_1^*) + c \cdot x_1^*]} > 0 \quad (6.22)$$

$$C_I = \frac{d \cdot c \cdot x_1^*}{e + x_1^*} + \frac{a \cdot c^2 \cdot x_1^{*2}}{[b \cdot k(e + x_1^*) + c \cdot x_1^*](e + x_1^*)} - \left(\frac{c^2 \cdot e \cdot x_1^*}{2 \cdot k(e + x_1^*)^3} - \frac{a \cdot b \cdot x_1^* \cdot k^2(e + x_1^*)^2}{2[b \cdot k(e + x_1^*) + c \cdot x_1^*]^2} \right)^2$$

poiché A_I e B_I sono certamente positivi, se anche C_I è positivo, l'equilibrio non è reattivo; viceversa se C_I assume un valore negativo, l'equilibrio E_2 sarà reattivo. La reattività v_0 è data dall'autovalore massimo della matrice $H(A)$. Per cui, essendo B_I una quantità certamente positiva, si ha che:

$$v_0 = \frac{1}{2} \left(-B_I + \sqrt{B_I^2 - 4 \cdot C_I} \right) \quad (6.23)$$

Quindi, dopo aver effettuato l'analisi qualitativa delle soluzioni, sono state effettuate diverse simulazioni al variare di alcuni parametri chiave per studiare l'andamento, nel tempo, delle soluzioni del sistema. È particolarmente interessante valutare la risposta della comunità macrodetritivora all'ingresso di diversi input di risorsa I_0 : esso può essere impulsivo a durata variabile oppure costante. Queste considerazioni sono importanti perché se l'impulso è un evento storico singolare, le specie non necessariamente sono in grado di avere risposte adattative ad esso e, quindi, valutare le risposte fornirebbe informazioni su comportamenti non adattativi e sui possibili effetti fisiologici. Il problema di caratterizzare le risposte della comunità agli impulsi di risorsa è correlato a grandi problemi in ecologia, incluse le dinamiche transienti e le transizioni tra stati stabili alternativi (Holt, 2008).

Gli impulsi possono differire sia in termini di quantità totale di risorsa che entra nel sistema, sia di tempo in cui si verifica tale ingresso. La Figura 6.4 mostra l'andamento dinamico del sistema al variare della tipologia di input di risorsa.

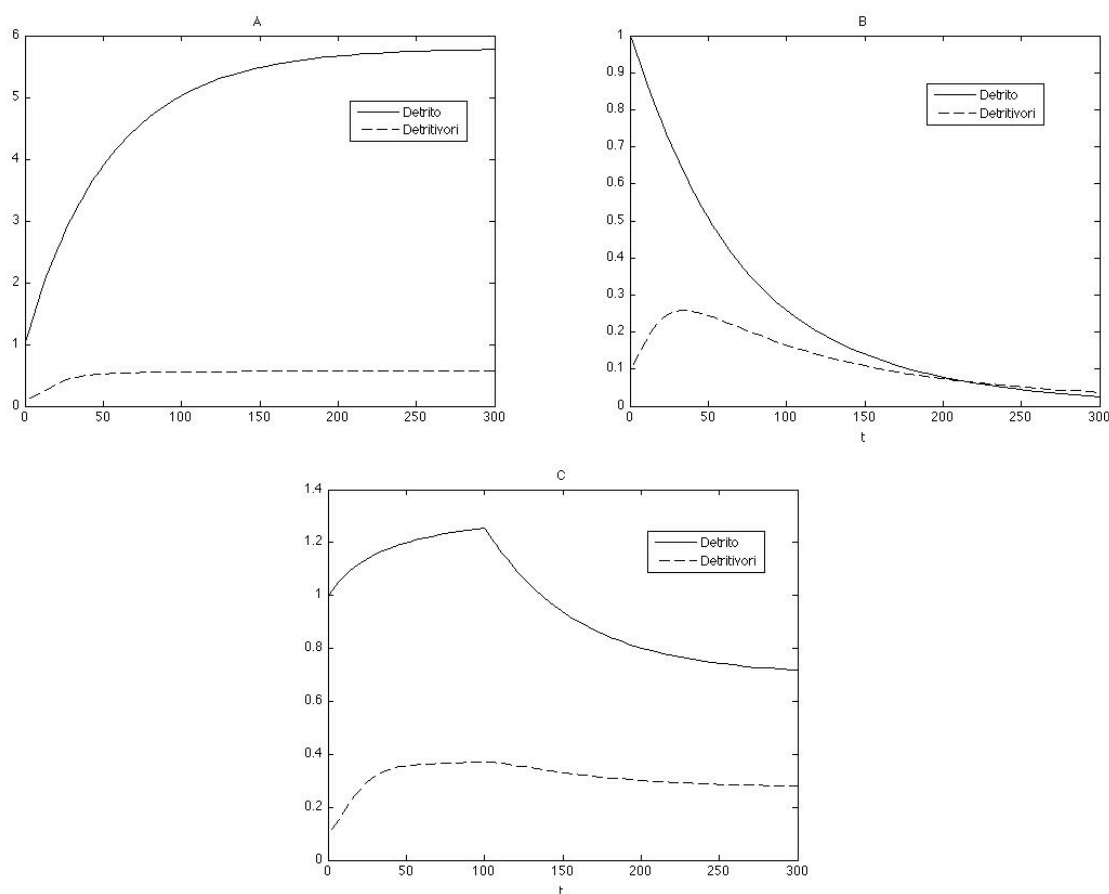


Figura 6.4. Risposta del sistema detrito-detritivori all'ingresso della risorsa. Sono stati considerati tre casi: A) ingresso costante ($I_0=0.1$); B) ingresso unitario di durata infinitesima (impulso); C) ingresso impulsivo con area unitaria, di durata $t=100$ con una linea di base di $I_0=0.01$. In tutti i casi i valori degli altri parametri sono i seguenti: tasso di colonizzazione microbica e fungina $d=0.01$; massimo tasso di consumo asintoticamente possibile $a=0.02$; costante di metà saturazione $b=1$; tasso massimo di impacchettamento della comunità detritivora $c=0.2$; costante di metà saturazione $e=1$ e tasso di uscita della comunità detritivora dal processo di colonizzazione $k=0.3$

In presenza di un input costante di risorsa all'interno del sistema la dinamica detrito-macrodetrivori si stabilizza dopo un certo intervallo di tempo mostrando l'adattamento della comunità all'ingresso costante di risorsa nel sistema (Figura 6.4 A). Se l'input di detrito non supera una certa soglia ($I_0 < 0.3$) il sistema è resiliente e non reattivo. Se il detrito in ingresso aumenta, il sistema diventa reattivo, pur mantenendo la resilienza. Se l'ingresso è impulsivo di durata infinitesima, la quantità di detrito disponibile decresce esponenzialmente per effetto del condizionamento microbico e dell'attività macrodetrivora, mentre la comunità macrodetrivora esibisce un picco temporalmente spostato rispetto all'entrata temporale della risorsa, per poi decrescere con l'esaurirsi della disponibilità di detrito (Figura 6.4 B).

Infine è stato simulato un ingresso a scalino di durata finita con una linea di base diversa da zero, tale da simulare una situazione più vicina a quella reale, caratterizzata da un ingresso, seppur basso, costante di detrito durante l'anno, con l'ingresso maggiore di detrito in un determinato intervallo temporale. I risultati (Figura 6.4 C) evidenziano un iniziale accumulo di risorsa detritica che raggiunge un picco in corrispondenza del termine dello scalino simulato, per poi decrescere fino a raggiungere lo stato di equilibrio che dipende dall'ingresso di detrito costante nel sistema. La comunità macrodetritivora risponde all'ingresso di detrito organizzandosi strutturalmente raggiungendo un picco per poi decrescere e raggiungere asintoticamente lo stato stazionario. Quindi, è stata testata la sensitività della resilienza e della reattività al variare dei parametri chiave.

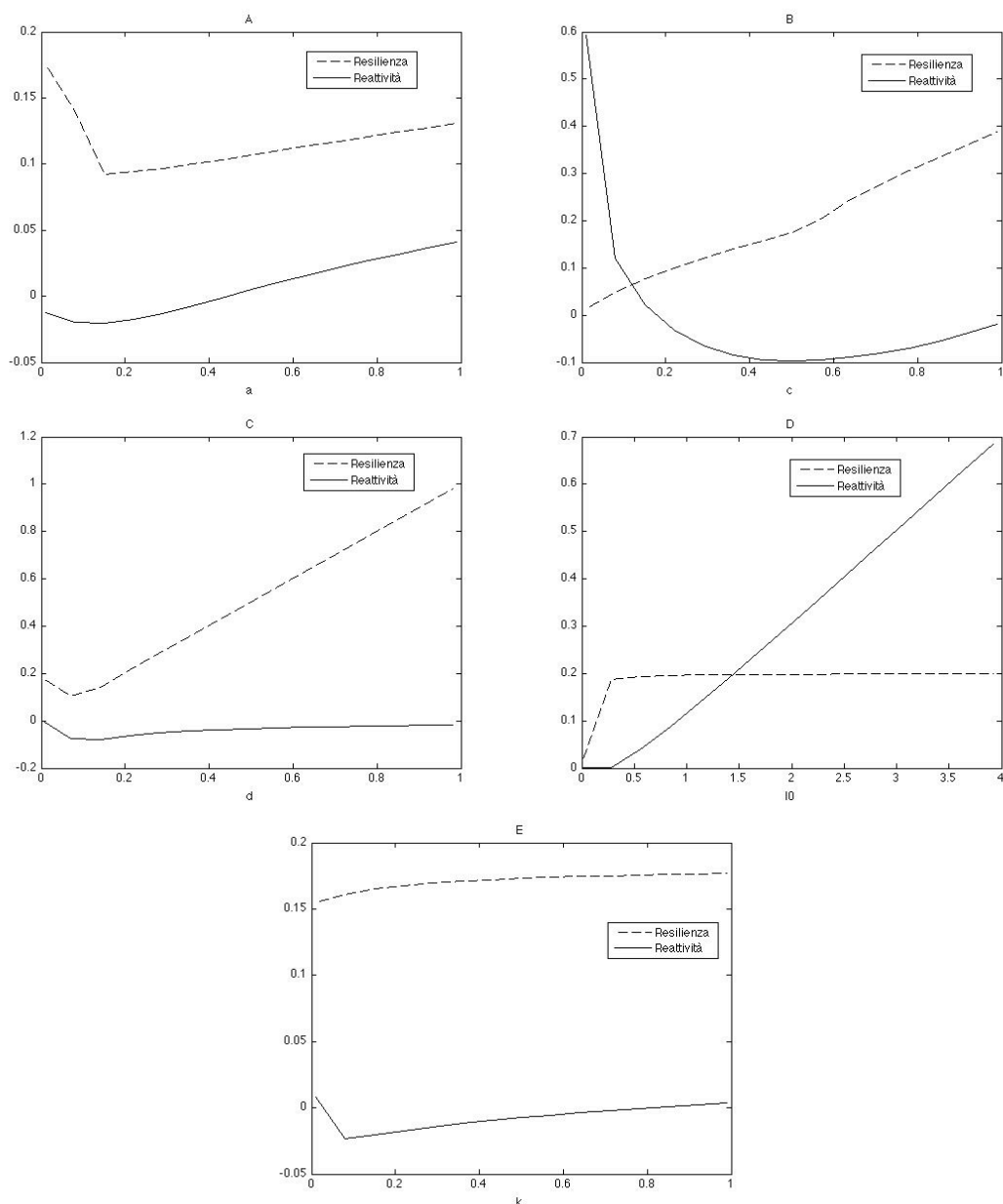


Figura 6.5. Sensitività di resilienza e reattività in funzione dei parametri del modello. (a (A), c (B), d (C), I_0 (D) e k (E)) (Il significato dei parametri è specificato nel paragrafo 6.2)

La Figura 6.5 mostra gli effetti delle variazioni dell'input di risorsa (I_0), del condizionamento microbico (d), del tasso di consumo massimo (a), del tasso di impacchettamento (c) e del tasso di uscita dal processo decompositivo (k) sulle misure di stabilità di resilienza e sulla misura di reattività.

Con l'aumentare del parametro a la resilienza inizialmente diminuisce raggiungendo il minimo per $a=0.15$, per poi aumentare con andamento lineare. Il sistema si mostra non reattivo fino a valori di $a=0.5$; al di sopra di tale soglia la reattività aumenta all'aumentare di a ma meno velocemente rispetto all'aumento della resilienza. Con l'aumentare del tasso massimo di strutturazione della comunità macrodetritivora la stabilità di resilienza aumenta circa linearmente, passando da valori prossimi allo zero per bassi valori di c a valori di 0.4 per valori di c prossimi a 1. La reattività, invece, mostra un diverso andamento: l'equilibrio è reattivo solo per $0 < c < 0.2$, mentre per valori di $c > 0.2$ l'equilibrio non è più reattivo.

L'aumento del tasso di condizionamento microbico d causa l'incremento della stabilità di resilienza mentre non sembra avere effetti significativi sull'andamento della reattività.

L'aumento dell'input di risorsa detritica I_0 , considerata come ingresso costante, causa l'incremento della resilienza solo fino a una soglia, al di sopra della quale, la resilienza non è più dipendente da I_0 , mentre la reattività continua ad aumentare con l'incremento di I_0 .

L'aumento del tasso di uscita dal processo di colonizzazione dei macrodetritivori k non sembra influenzare molto le misure di stabilità e instabilità. La resilienza tende ad aumentare ma con una pendenza piccola, mentre l'equilibrio è reattivo solo per valori di $k > 0.8$.

6.4 DISCUSSIONI E CONCLUSIONI

Esistono molti studi sia teorici che sperimentali (Hillebrand e Cardinale, 2004; Cardinale *et al.*, 2006; Duffy *et al.*, 2007) sulle conseguenze della perdita di biodiversità sulla produttività della rete di pascolo, mentre non esiste altrettanta ampia letteratura per quanto riguarda la catena del detrito. Tuttavia, questa riveste un ruolo fondamentale all'interno di molti ecosistemi dato che è responsabile del riciclo dei nutrienti che, in questo modo, tornano ad essere disponibili per la produzione primaria. Alcuni studi sperimentali (Dangles e Malmqvist, 2004; Srivastava *et al.*, 2009) hanno messo in evidenza come la ricchezza in specie della comunità macrodetritivora giochi un ruolo chiave sulla velocità di consumo dei substrati detritici: questi effetti nel loro complesso sono chiamati *bottom up*. Anche la diversità del substrato detritico sembra giocare un ruolo importante nell'organizzazione strutturale della comunità macrodetritivora, anche se la direzione di tale ruolo non è ben chiara.

C'è chi sostiene (Blair *et al.*, 1990; Gartner e Cardon, 1998) che a una maggiore diversità di substrato corrisponda un tasso di decomposizione più veloce, mentre altri risultati (Hättenschwiler *et al.*, 2005; Hättenschwiler e Gassnes, 2005) mostrano che, a volte, il tasso di decomposizione diminuisce.

La questione sui quali tutti sono d'accordo sembra essere il fatto che ad un aumento di ricchezza in specie colonizzatrici corrisponda un più rapido processamento del substrato. Questo fatto può essere spiegato considerando che tali specie rivestono ruoli differenti nell'utilizzazione della risorsa, per cui, insieme, sono in grado di rendere palatabile il detrito per altre specie.

Sarebbe, quindi, più corretto parlare di diversità funzionale, piuttosto che di ricchezza in specie. Tale diversità funzionale influenza necessariamente l'organizzazione strutturale dei diversi taxa all'interno del network. La complessità strutturale derivante, può costituire una stima indiretta di come la diversità funzionale guida la velocità del processo di decomposizione: i taxa si disporranno all'interno del network in modo tale da ottimizzare la funzionalità. Si può ottenere una misura sintetica tramite un approccio di network analysis, per ricavare un indice in grado di comprimere le informazioni, circa la complessità strutturale della comunità macrodetritivora (Capitoli 4 e 5).

Questo lavoro rappresenta una prima unificazione teorica dei risultati sperimentali finora ottenuti: l'obiettivo è stato quello di trovare una relazione tra struttura e funzione in comunità a base detrito. Il modello costruito ha solo due variabili di stato: la biomassa detritica, caratterizzata come quantità e come qualità (in termini di palatabilità da parte dei detritivori) e la "biocomplexità" della comunità detritivora, che può essere intesa come ricchezza in specie, diversità funzionale, complessità strutturale.

Questo modello costituisce un primo tentativo di considerare la struttura di comunità quale variabile dinamica e non come proprietà statica degli ecosistemi, tenendo conto del fatto che l'organizzazione di una comunità varia a seconda delle condizioni ambientali e delle risorse disponibili: considerare la struttura come un invariante del sistema non è, sempre, adeguato. In particolare negli ambienti fluttuanti, come le saline di Tarquinia e ambienti di transizione in generale, è necessario prendere in considerazione i diversi arrangiamenti strutturali che input improvvisi di risorse possono indurre.

Il modello possiede due stati stazionari: uno triviale, in cui è presente la sola massa detritica, mentre la comunità macrodetritivora è assente; un altro, dove sono presenti entrambe le componenti.

In quest'ultimo, la complessità strutturale dei macrodetritivori, all'equilibrio, dipende asintoticamente dalla quantità di detrito disponibile, mostrando una saturazione per alti livelli di disponibilità trofica.

La massa rimanente del detrito nel sistema dipende dalle caratteristiche chimico-fisiche del detrito stesso e dalla dinamica del processo di colonizzazione da parte dei macrodetritivori: in particolare la qualità del detrito (*a*), intesa come palatabilità, sembra giocare un ruolo più importante, in termini di sensitività, rispetto all'impacchettamento della comunità macrodetritivora (*c*) sulla risorsa detritica.

Di tale equilibrio è stata studiata la stabilità di resilienza e la reattività che, insieme, forniscono indicazioni a lungo e a breve termine della reazione del sistema a diversi input di risorsa. L'equilibrio è resiliente, quindi stabile, mentre può mostrare reattività a seconda dei valori che assumono i diversi parametri considerati. In particolare, i risultati mostrano che la reattività è molto sensibile all'aumento di input di risorsa che, quindi, può causare forti oscillazioni nel breve termine nella comunità macrodetritivora.

Sono state fatte diverse simulazioni al variare del detrito in ingresso, che può essere costante o impulsivo di durata variabile. I diversi input di detrito in ingresso inducono diverse risposte del sistema: un input costante determina uno stabilizzarsi delle dinamiche detrito-detritivori, data la stabilità delle condizioni, mentre diverso è il caso in cui in detrito entra in modalità impulsiva: in questo caso la comunità risponde riorganizzandosi sulla base del detrito disponibile, variando la propria strutturazione in funzione della tipologia di impulso.

I risultati ottenuti costituiscono un supporto preliminare a fini gestionali: decidere di implementare una strategia che, potenzialmente, ha la finalità di aumentare o ripristinare la stabilità di un sistema, deve fare i conti con una potenziale reattività nei confronti dell'intervento stesso. Quindi, occorre trovare un trade-off che permetta di coniugare la stabilità a lungo termine con l'instabilità a breve termine.

La reattività, oltre la resilienza, è una proprietà degli equilibri dei sistemi descritti da equazioni differenziali ordinarie. Anche piccole perturbazioni possono causare grandi deviazioni dall'equilibrio. Le conseguenze di questi eventi sono profonde. Studi a breve termine potrebbero non riuscire ad individuare l'equilibrio stazionario verso il quale il sistema dovrebbe tornare in seguito a una perturbazione. Se tale perturbazione si ripetesse periodicamente, il fatto che il sistema torni al suo stato di equilibrio dipenderebbe dalla reattività, piuttosto che dalla resilienza.

Quindi, nello studio dei sistemi dinamici, considerare anche le proprietà di instabilità è fondamentale per ottenere una interpretazione dei risultati che rispecchi meglio il comportamento del sistema reale.

7. TEMATICHE DI RICERCA E PROSPETTIVE

7.1 NETWORK ANALYSIS E TEORIA DELL'INFORMAZIONE NELLO STUDIO DELLA COMPLESSITÀ STRUTTURALE DELLA COMUNITÀ MACROBENTONICA

Lo studio della complessità strutturale di una comunità è fondamentale, sia per meglio comprendere la relazione, tanto dibattuta in ecologia, complessità-stabilità, sia per ottenere informazioni utili a fini gestionali. Le misure di complessità strutturale descrivono l'organizzazione e le relazioni tra le componenti di un sistema: il problema è trovare le metriche che, meglio di altre, siano in grado di descrivere il sistema in esame, con la finalità di ottenere possibilità predittive migliori da utilizzare a fini gestionali.

L'analisi strutturale della comunità macrobentonica ha permesso di trarre informazioni circa il pattern di organizzazione dei taxa che compongono le diverse stazioni di campionamento. La network analysis si è rivelata un utile strumento per identificare e quantificare gli effetti delle condizioni ambientali sulla struttura del network, in termini di organizzazione dei possibili legami tra i nodi. L'analisi informazionale ha permesso di individuare e quantificare la semplificazione della comunità che si osserva nelle stazioni sottoposte a grandi oscillazioni di salinità. Entrambi gli strumenti si sono rivelati utili, mettendo in evidenza particolarità differenti di come la struttura varia al variare delle condizioni ambientali. Le misure di centralità, proprie della network analysis, hanno permesso, tramite il confronto tra metriche binarie e metriche pesate, di individuare l'importanza della forza potenziale di legame, la cui considerazione modifica il ranking posizionale dei taxa che compongono la comunità. Mentre l'utilizzo di metriche applicate a matrici binarie consente di ottenere risultati tra loro simili e ben correlati, l'introduzione della forza di legame, nelle stesse metriche, porta a risultati statisticamente differenti: il peso gioca un ruolo chiave nella strutturazione delle comunità. Le misure informazionali hanno permesso di tenere in considerazione la distribuzione temporale dei taxa campionati, utilizzando la nozione di complessità totale, calcolata sulla base dello sforzo di descrizione di un oggetto. Da qui è stato ricavato un ulteriore indice, chiamato indice strutturale (Anand e Orloci, 1996; 2000) che si è rivelato in grado di saggiare meglio le differenze di strutturazione al variare delle fluttuazioni ambientali, rispetto al classico indice di diversità di Shannon, dal quale deriva.

L'integrazione di questi due differenti approcci ha portato alla definizione di un indice di complessità strutturale che si è rivelato efficiente nell'individuare le variazioni strutturali di comunità sottoposte ad ambienti fluttuanti. Questo indice considera diversi aspetti della struttura di comunità: la ricchezza in taxa, la complessità totale e la diversità dei flussi all'interno del network, pesata sulla differente importanza posizionale dei nodi della rete.

Le simulazioni effettuate hanno messo in evidenza come la complessità sia correlata alle variazioni di salinità e hanno permesso di individuare quali sono i fattori che si mostrano più sensibili alle oscillazioni della salinità. In particolare, i maggiori responsabili delle differenze strutturali tra le stazioni di campionamento sono principalmente il numero di taxa presenti e la diversità dei flussi potenziali all'interno del network. Questo fatto indica che le comunità riorganizzano la loro struttura interna sulla base della stabilità ambientale nella quale si trovano. Un'altra utile applicazione di questo indice sta nella possibilità di valutare, tramite il coefficiente di variazione, le riorganizzazioni strutturali che si possono verificare, in una stessa stazione, in seguito a stress sia naturali che antropici. Esso, quindi, costituisce un possibile aiuto nella pianificazione delle attività di gestione e può essere utilizzato come indice per testare l'efficacia degli interventi.

7.2 NETWORK ANALYSIS E TEORIA DELL'INFORMAZIONE NELLO STUDIO DELLA RETE TROFICA A BASE DETRITO

La struttura del network della rete trofica a base detrito segue specifici pattern in funzione delle variazioni delle condizioni ambientali. In particolare, la salinità condiziona la diversità e l'abbondanza dei macroinvertebrati che colonizzano un substrato detritico, rivelando la sua influenza indirettamente sulla forza e distribuzione delle potenziali interazioni inter taxa. Comunità strutturate sotto diverse condizioni di salinità tendono ad essere più eterogenee, esibendo un alto grado di centralizzazione con la presenza di uno o pochi taxa chiave che occupano una posizione centrale nello spazio delle interazioni interspecifiche; viceversa, quando le condizioni di salinità sono più stabili nel corso dell'anno, le comunità tendono ad essere più omogenee. L'influenza della salinità nel pattern di strutturazione del processo di colonizzazione è evidente anche nel diverso livello di organizzazione e diversificazione dei flussi possibili in comunità sottoposte a diverse condizioni ambientali.

Dove le oscillazioni di salinità sono meno accentuate la comunità mostra un aumento di *ascendency* A , concordemente a quanto sostenuto da Ulanowicz (2001), per cui comunità sottoposte a forti perturbazioni tendono ad avere un'organizzazione minore.

Allo stesso modo, la capacità di sviluppo C^D delle diverse comunità tende a diminuire con l'incremento delle fluttuazioni di salinità, indicando come comunità sottoposte a stress maggiori non possano raggiungere un grado di organizzazione troppo elevato. Di conseguenza l'*ascendency* relativa rileva il suo più alto valore nella stazione di campionamento maggiormente stressata, indicando che essa ha raggiunto un alto grado di sviluppo relativo.

Anche gli indici di stabilità utilizzati confermano questo trend: le comunità più stabili, con maggiore possibilità di riorganizzarsi strutturalmente, sono quelle che si trovano in ambienti meno fluttuanti.

L'utilizzo di metriche differenti ha, dunque, permesso una migliore comprensione di come la comunità macrodetritivora colonizza un substrato detritico al variare del gradiente salino. Non è possibile individuare un indice che, in assoluto, meglio di altri, permetta una visione completa della struttura di comunità; tuttavia è possibile individuare alcune metriche che, insieme, forniscono informazioni strutturali utili per un determinato ambiente. Gli ambienti di transizione, come le saline di Tarquinia, sono sottoposti a variazioni naturali a breve termine piuttosto pronunciate, non trascurabili nell'analisi delle comunità. È quindi fondamentale conoscere come le comunità rispondono alle oscillazioni ambientali per poter prevedere le possibili conseguenze di un impatto antropico puntuale e/o diffuso. Tale approccio si è rivelato idoneo a mettere in evidenza le variazioni strutturali che la comunità mostra al variare delle condizioni ambientali, e le conseguenti variazioni funzionali.

Le caratteristiche strutturali di un sistema influenzano il suo comportamento dinamico, quindi la correlazione tra struttura e funzione non è, di certo, sorprendente: la questione interessante è quale sia il pool minimo di indici strutturali che, insieme, siano in grado di spiegare il pattern di funzionalità (Jordán *et al.*, 2008). In questo contesto, si è visto come la salinità risulti un parametro strutturante la comunità, essendo correlato sia con metriche strutturali che funzionali. I differenti gradienti salini influenzano sia la strutturazione della comunità macrodetritivora in termini di abbondanze, di composizione e di legami inter taxa, sia la capacità di lisciviazione del substrato detritico. Il tasso di decomposizione diminuisce all'aumentare della salinità perché, oltre al fatto che la comunità macrodetritivora diventa meno ricca in specie, diminuisce anche il tasso di lisciviazione, processo fondamentale per agevolare la colonizzazione dei macroinvertebrati (Boling *et al.*, 1975; Srivastava *et al.*, 2009)).

Le misure di centralizzazione, le misure entropiche, soprattutto l'*ascendency*, insieme all'indice sintetico di complessità strutturale C , riescono a mettere in evidenza come variazioni strutturali si ripercuotano sul processo della decomposizione.

Per sintetizzare le informazioni contenute nei diversi indici strutturali la PCA si è rivelata un ottimo metodo per ridurre la dimensionalità dei dati e ottenere un nuovo indice strutturale da poter mettere in relazione con la funzionalità.

I risultati mostrano l'esistenza di una relazione tra struttura e funzione: l'indice così ottenuto descrive bene le variazioni di funzionalità che si verificano a diversi gradienti salini, i quali provocano una modificazione nella struttura del network.

7.3 MODELLO DINAMICO STRUTTURA-FUNZIONE

Il modello dinamico detrito-detritivori, qui proposto, permettere di studiare la relazione struttura-funzione sintetizzando, tramite due variabili di stato, le informazioni sul network ecologico. Questo è stato possibile tramite l'utilizzo di un indice strutturale sintetico in grado di considerare la complessità delle comunità.

La novità introdotta da questo modello risiede nella definizione delle variabili di stato: la struttura di comunità non è vista come una caratteristica costante del sistema, bensì diventa una variabile, dipendente dalla quantità e qualità della risorsa in ingresso. Il modello permette di simulare diversi input di risorsa: dall'ingresso costante a ingressi impulsivi di durata variabile. Il problema di caratterizzare le risposte della comunità agli impulsi di risorsa è correlato a grandi problemi in ecologia, incluse le dinamiche transienti e le transizioni tra stati stabili alternativi (Holt, 2008). Gli impulsi possono differire sia in termini di quantità totale di risorsa che entra nel sistema, sia di tempo in cui si verifica tale ingresso.

I risultati delle simulazioni mettono in evidenza la riorganizzazione strutturale che si verifica nella comunità macrodetritivora in funzione della tipologia di input in ingresso nel sistema. In presenza di un rifornimento costante di detrito, la complessità strutturale della comunità tende a stabilizzarsi, in funzione della qualità del detrito presente. Di fronte a ingressi improvvisi di risorsa, il sistema risponde reattivamente riorganizzandosi sulla base della durata e intensità dell'impulso.

Accanto alle simulazioni numeriche, lo studio qualitativo delle soluzioni si è rivelato importante nel comprendere meglio il comportamento delle comunità. I risultati mostrano come sia fondamentale studiare non solo le proprietà asintotiche del sistema tramite la resilienza, ma anche le proprietà transitorie a breve termine che, a volte, possono rivelarsi pronunciate e, quindi, importanti da considerare a fini gestionali. La reattività si è dimostrata efficace nel considerare le dinamiche a breve termine e, tramite lo studio di sensitività è stato possibile evidenziare come essa sia principalmente dipendente dalla quantità di risorsa in ingresso.

Molto spesso i sistemi ecologici non si trovano nel loro stato stazionario, quindi può succedere che una perturbazione pronunciata causi oscillazioni così forti da provocare lo spostamento in stati alternativi che possono essere più o meno stabili. Quindi, spesso, considerare solo le proprietà asintotiche di un equilibrio è una approssimazione non convincente, per cui studiare la reattività diventa fondamentale.

7.4 PROSPETTIVE FUTURE

I risultati ottenuti sono utili sia per future ricerche di campo, che per ricerche teoriche; inoltre essi possono fornire un supporto a fini gestionali, nella valutazione degli effetti indiretti che l'uomo potrebbe causare alla funzionalità dell'ecosistema.

I risultati di questa tesi di dottorato possono costituire una buona premessa per ulteriori approfondimenti, circa la relazione tra struttura e funzione in ecosistemi a base detrito. Partendo da essi, è possibile pianificare lavori sperimentali con campionamenti ad hoc: utilizzando diversi substrati detritici si potrebbe ottenere, oltre che una sovrapposizione temporale di nicchia, anche una sovrapposizione in termini di preferenza trofica, così da poter quantificare la competizione interspecifica.

Inoltre, accanto alla fase sperimentale, è auspicabile approfondire gli studi teorici modellistici in modo da poter migliorare la comprensione dei processi ecosistemici.

8. BIBLIOGRAFIA

- Abramowitz M and Stegun IA, 1965. Handbook of Mathematical Functions. Dover Publications, NY
- Abramson N, 1963. Information Theory and Coding. New York: McGraw-Hill, Inc
- Albert R, Hawoong J, Barabasi A, 2000. Error and attack tolerance of complex networks. **Nature**, 406: 378–382
- Alfinito S, Iberite M, Fumanti B, 1990. The algal microflora of salt works of Tarquinia (Italy). **Hydrobiologia** 203: 137-146
- Allesina S, Bodini A, Bondavalli C, 2006. Secondary extinction in ecological networks: bottlenecks unveiled. **Ecol Model** 194:150-161
- Anand M and Orloci L, 1996. Complexity in plant communities: notion and quantification. **J Theor Biol** 179: 179– 186
- Anand M and Orloci L, 2000. On hierarchical partitioning of an ecological complexity function. **Ecol Model** 132: 51- 62
- Anand M and Tucker BC, 2003. Defining biocomplexity: an ecological perspective. **Comments Theor Biol** 8: 497–510
- Anderson DH, 1983. Compartmental Modeling and Tracer Kinetics. Springer-Verlag, New York
- Andrén O, Lindberg T, Bostrom U, Clarholm M, Hansson AC, Johansson G Lagerlöf J, Paustian K, Persson J, Pettersson R, Schnürer J, Sohlenius B, Wivstad MA, 1990. Organic Carbon and Nitrogen Flows. **Ecol Bull** 40: 85–126

- Aoki I and Mizushima T, 2001. Biomass diversity and stability of food webs in aquatic ecosystems. **Ecol Res** 16: 65-71
- Arias AM and Drake P, 1994. Structure and production of the benthic macroinvertebrate community in a shallow lagoon in the Bay of Cádiz. **Mar Ecol Prog ser** 115: 151-167
- Ashby WR, 1952. Design for a Brain: The Origin of Adaptative Behaviour. New York, Wiley
- Atmanspacher H, 2007. A Semiotic Approach to Complex Systems. In: Aspects of Automatic Text Analysis, edited by: Mehler, A. and Köhler, R., Springer, Berlin, 79–91
- Azovsky AI, 2009. Structural complexity of species assemblages and spatial scale of community organization: a case study of marine benthos. **Ecol Complex** 6: 308–315
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B, 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. **Ecol Lett** 9: 1146-1156
- Barabási AL, 2009. Scale-free networks: a decade and beyond. **Science** 325: 412–413
- Bärlocher F and Kendrick B, 1981. Role of aquatic hyphomycetes in the trophic structure of streams. In: Wicklow DT and Carroll GC (eds): The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem. Marcel Dekker, Inc., New York, 743–760
- Barrat A, Barthélémy M, Pator-Satorras R, Vespignani A, 2004. The architecture of complex weighted networks. **PNAS** 101 (11): 3747-3752
- Bascompte J, 2009. Disentangling the web of life. **Science** 325: 416–419
- Bascompte J and Stouffer D, 2009. The assembly and disassembly of ecological networks. **Phil Trans R Soc B** 364: 1781-1787

- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-Garcia A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J, 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. **Nature** 458: 1018-1020
- Bates JE and Shepard HK, 1993. Measuring complexity using information fluctuation. **Phys Lett A** 172:416-425
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1989. Ecologia: Individui, Popolazioni, Comunità. Zanichelli Editore
- Bellisario B, Cerfolli F, Nascetti G, 2009. Macroinvertebrates assembly in a patchy environment: centrality measures for the spatial network of detritus-based communities **Transit Waters Bull** 3(1): 1-13
- Bellisario B, Cerfolli F, Nascetti G, 2010 Spatial network structure and robustness of detritus-based communities in a patchy environment. **Ecol Res** 25(4): 813-821
- Bischi GI, Carini R, Gardini L, Tenti P, 2003. “Invito a : Sistemi dinamici e caos deterministico” in Lettera Matematica PRISTEM 47: 15-26
- Blair JM, Parmelee RW, Beare MH, 1990. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single-and mixed-species foliar litter. **Ecology** 71: 1976-1985
- Bodin Ö and B Crona, 2009. The role of social networks in natural resource governance: what relational patterns make a difference? **Global Environ Chang** 19: 366-374
- Bohn A, Walchhofer N, Mair P, Hornik K., 2009. Social Network Analysis of Weighted Telecommunications Graphs. Research Report Series. URL <http://epub.wu.ac.at/>
- Boling RH, Goodman ED, Sickel AV, 1975. Toward a model of detritus processing in a woodland stream. **Ecology** 56: 141-151
- Bonanich P, 1987. Power and centrality: a family of measures. **Am J Sociol** 92: 1170-1182

- Bonacich P, 1972. Factoring and weighting approaches to status scores and clique identification. **J Math Sociol** 2: 113-120
- Borgatti SP, 2005. Centrality and network flow. **Soc Networks** 27 (1): 55-71
- Borgatti SP, Mehra A, Brass DJ, Labianca G 2009. Network analysis in the social sciences. **Science** 323: 892 – 895
- Bramucci S, 2009. Analisi delle comunità macrozoobentonica e planctonica in un ambiente acquatico iperalino: le saline di Tarquinia. **PhD Thesis**, Tuscia University, Viterbo
- Brandes U, 2001. A faster algorithm for betweenness centrality. **J Math Sociol** 25: 163-177
- Bulla L, 1996. Relationships between biotic diversity and primary productivity in savanna grasslands. In: Solbrig OT, Medina E, Silva JF (eds) Biodiversity and savanna ecosystem processes: a global perspective (Ecological Studies 121). Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 97–117
- Butler SK and Suberkropp K, 1986. Aquatic hyphomycetes on oak leaves: comparison on growth, degradation and palatability. **Mycologia** 78(6): 922-028
- Cardinale BJ, Palmer MA, Collins SL, 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. **Nature** 415: 426-429
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C, 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. **Nature** 443: 989-992
- Carlson JM and Doyle J, 2002. Complexity and robustness. **PNAS** 99: 2538-2545

- Carpenter SR and Adams MS, 1979. Effects of nutrients and temperature on decomposition of *Myriophyllum spicatum* in a hard-water eutrophic lake. **Limnol Oceanogr** 24:520-528
- Cebrian J and Duarte CM, 1995. Plant growth-rate dependence of detrital carbon storage in ecosystems. **Science** 268:1606–1608
- Cebrian J and Lartigue J, 2004. Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. **Ecol Monogr** 74: 237–259
- Cerfolli F, 2006. Il gusto dell'ecologia. Sironi Editore, Milano
- Cerfolli F, **Novelli C**, Bellisario B, Nascetti G, 2009. Il ruolo del detrito vegetale autoctono ed alloctono quale regolatore della struttura della comunità macroinvertebrata nell'ecosistema acquatico artificiale delle Saline di Tarquinia. Atti dei Convegni Lincei 250 Accademia dei Lincei, Roma (28-03.2008): Acque interne in Italia: Uomo e Natura, 99-112
- Cerfolli F and Rossi L, 1995. Numerical variations of three coexisting macrodetritivorous populations in manipulated aquatic microcosms. **Hydrobiologia** 302: 103-112
- Chaitin GJ, 1977. Algorithmic information theory. **IBM J Res Dev** 21: 350-359
- Chapin ES, Walker BH, Hobbs RJ, Hooper DU, Lawton JH, Sala OE, Tilman D, 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. **Science** 277: 500-504
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S, 2000. Consequences of changing biodiversity. **Nature** 405: 234-242
- Chesson P and Huntley N, 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamic of ecological communities. **Am Nat** 150:519–553

- Cinner J and Bodin Ö, 2010. Livelihood Diversification in Tropical Coastal Communities: A Network-Based Approach to Analyzing “Livelihood Landscapes”. **PloS ONE** 5 (8), e11999 doi 10.1371/journal.pone.0011999
- Cole JJ and Caraco NF, 2001. Carbon in catchments: connecting terrestrial carbon losses with aquatic metabolism. **Mar Freshwater Res** 52: 101–110
- Cole JJ, Pace ML, Carpenter SR, Kitchell JF, 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. **Limnol Oceanogr** 45: 1718–1730
- Coleman DC, Reid CPP, Cole CV, 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. In : *Advances in Ecological Research*, vol 13, eds MacFadyen A, Ford ED, Academic Press, London, UK, 1-55
- Connell JH and Slatyer RO, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **Am Nat** 111: 1119-44
- Connell JH and Sousa WP, 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. **Am Nat** 121:789-824
- Cottingham KL and Carpenter SR, 1994. Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes. **Ecology** 75: 2127-2138
- Cox DR and Wermuth N, 1996. *Multivariate dependencies*. London: Chapman and Hall
- Crain CM, Silliman BR, Bertness SL, Bertness MD 2004. Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. **Ecology** 85: 2539–2549
- Cummins KW and Klug MJ, 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. **Ann Rev Ecol Syst** 10:147-72
- Cummins KW, 1974. Structure and function of stream ecosystems. **BioScience** 24: 631-1

- Da Canal S, 2008. Modellistica delle interazioni ecosistema-uomo per la gestione delle zone aride e semiaride dell'Inner Mongolia (Cina). **PhD Thesis**, Tuscia University, Viterbo
- Dangles O and Malmqvist B, 2004. Species richness–decomposition relationships depend on species dominance. **Ecol Lett** 7: 395-402
- DeAngelis D L, 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. Chapman & Hall
- de Nooy W, Mrvar A, Batagelj V, 2005. Exploratory social network analysis with Pajek, New York: Cambridge University Press
- De Ruiter P, Wolters V, Moore J, 2005. Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change. Academic press, New York, USA
- Diestel R, 2005. Graph Theory. Springer, 3rd edition, 2005
- Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Thébault E, Loreau M, 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. **Ecol Lett** 10: 522-538
- Dunne J, Williams RJ, Martinez ND, 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecol Lett** 5:558–567
- Dybas CL, 2001. From biodiversity to biocomplexity: a multidisciplinary step toward understanding our environment. **Bioscience** 51: 426-430
- Dyer RJ and Nason JD, 2004. Population graphs: the graph theoretic shape of genetic structure. **Mol Ecol** 13: 1713–1727
- Edgar GJ, 1990 a. The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. **J Exp Mar Biol Ecol** 137: 215-240

- Edgar GJ, 1990 b. The use of the size structure of benthic macrofaunal communities to estimate faunal biomass and secondary production. **J Exp Mar Biol Ecol** 137: 195-214
- Edgar GJ, 1994. Observation on the size-structure of macrofaunal assemblages. **J Exp Mar Biol Ecol** 176: 227-243
- Erdős P and Rényi A, 1959. On random graphs. **Publ Math** 6: 290–297
- Elton CS, 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London
- Estrada E and Bodin O, 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. **Ecol Appl** 18: 1810–1825
- Estrada E, 2007. Characterization of topological keystone species. Local, global and “meso-scale” centralities in food webs. **Ecol Complex** 4:48-57
- Field JG, Wulff F, Mann KH, 1989. The need to analyse ecological networks. In: Wulff, F., Field, J.G., Mann, K.H. (Eds.), *Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Applications*. Coastal and Estuarine Studies. Springer-Verlag, Berlin
- Fortuna MA and Bascompte J 2006. Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. **Ecol Lett** 99: 281–86
- Fortuna MA, Albaladejo RG, Fernandez L, Aparicio A, Bascompte J, 2009. Networks of spatial genetic variation across species. **PNAS** 106 (45): 19044-19049
- Freeman L, 1979. Centrality in Social Networks: Conceptual Clarification. **Soc Networks** 1: 215-239
- Gardner MR and Ashby WR, 1970. Connectance of large dynamical (cybernetic) systems: critical values for stability. **Nature** 228:784
- Gartner TB and Cardon ZG, 2004. Decomposition dynamics in mixed-species litter. **Oikos** 104: 230-246

- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie BG, Bardgett RD, Wall DH, Hättenschwiler S, 2010. Diveristy meets decomposition. **Trends Ecol Evol**, 25(6): 372-380
- Goldie CM and Pinch RGE, 1991. Communication Theory. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- Gonzalez AMM, Dalsgaard B, Olesen JM, 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. **Ecol Complex** 7: 36-43
- Gower JC, 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. **Biometrika** 53:325-338
- Grimm V, Schmidt E, Wissel C, 1992. On the application of stability concepts in ecology. **Ecol Model** 63: 143-161
- Grimm V and Wissel C, 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. **Oecologia** 109: 323–334
- Hairston NG Jr and Hairston NG Sr, 1993. Cause-effect relationship in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. **Am Nat** 142:379-411
- Halfon E, 1979. Theoretical Systems Ecology. Academic Press, New York
- Hall CAS, and DeAngelis DL, 1985. Models in ecology: paradigms found or paradigms lost? **Bull Ecol Soc Am** 66: 339-346
- Harris G, 2007. Seeking Sustainability in an Age of Complexity. Cambridge University Press
- Hättenschwiler SA and Gasser P, 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. **PNAS** 102: 1519-1524

- Hättenschwiler SA, Tiunov AV, Scheu S, 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. **Annu Rev Ecol Evol S** 36: 191-218
- Haydon DT, 2000. Maximally stable model ecosystems can be highly connected. **Ecology** 81(9): 2631-2636
- Hendrix PF, Parmelee RW, Crossley DA, Coleman DC, Odum EP and Groffman PM, 1986. Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems. **BioScience**, 36: 374– 380
- Heymans JJ and Baird D, 2000. A carbon flow model and network analysis of the northern Benguela upwelling system, Namibia. **Ecol Model** 126: 9–32
- Hillebrand H and Cardinale BJ, 2004. Consumer effects decline with prey diversity. **Ecol Lett** 7:192-201
- Holling CS, 1973. Resilience and stability of ecological systems. **Annu Rev Ecol Syst** 4: 1- 23
- Holling CS, 1996. Engineering resilience versus ecological resilience. In Schulze PC editor, Engineering within ecological constraints. National Academy Press, Washington, D.C., USA
- Holt RD, 2008. Theoretical perspectives on resource pulses. **Ecology** 89: 671–681
- Hooper D, Chapin I, Ewel J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J, Lodge D, Loreau M, Naeem S, 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecol Monogr** 75:3-35
- Horn HS, 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. **Am Nat** 100:419–424
- Huffman DA, 1952. A method for the construction of minimum redundancy codes. **Proc IRE** 40, 1098–1101

- Hunt HW, Coleman DC, Ingham ER, Ingham RE, Elliott ET, Moore JC, Rose SL, Reid CPP, Morley CR, 1987. The detrital food web in a shortgrass prairie. **Biol Fertil Soils** 3: 57–68
- Ings T, Montoya J, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann C, Edwards F, Figueroa D, Jacob U, Jones JJ, Lauridsen R, Ledger M, Lewis H, Olesen J, Veen FJF v, Warren P, Woodward G, 2009. Ecological networks – beyond food webs. **J Anim Ecol** 78: 253–269
- Jacquez JA, 1979. Compartmental models of biological systems: Linear and nonlinear. In Lakshmikantham V ed., *Applied Nonlinear Analysis*, New York: 185-205
- Jaynes ET, 1957. Information theory and statistical mechanics. **Phys Rev** 106: 620–630
- Jonsson, M, Malmqvist B, 2003. Importance of species identity and number for process rates within different stream invertebrate functional feeding groups. **J Anim Ecol**, 72, 453– 459
- Jonsson M, Dangles O, Malmqvist B, Guérol F, 2002. Simulating species loss following perturbation: assessing the effects on process rates. **P R Soc B** 269: 1047–1052
- Jordan F, Okey TA, Bauer B, Libralato S, 2008. Identifying important species: Linking structure and function in ecological networks. **Ecol Model** 216: 75-80
- Jørgensen SE, 1992. *Integration of Ecosystem Theories: A Pattern*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Jørgensen SE, 1994. Models as instruments for the combination of ecological theory and environmental practice. **Ecol. Model.** 75/76: 5–20
- Jørgensen SE and Koryavov PP, 1990. Modelling ecosystem dynamics. En BC Patten *et al* eds. *Wetland and shallow continental waterbodies* 1: 691-702. Academic Publishing bv. The Hague, Netherlands

- Jørgensen SE and Muller F, 2000. Handbook of Ecosystem Theories and Management. Lewis Publishers, Boca Raton
- Kaneko K and Tsuda I, 2001. Complex systems: chaos and beyond. Berlin: Springer-Verlag; 2001
- Kay J, 1991. A non-equilibrium thermodynamic framework for discussing ecosystem integrity. **Environ Manage** 15: 483-495
- Kolmogorov AN, 1965. Three approaches to the quantitative definition of information. **Probl Inf Transm** 1: 1–7
- Kolasa K and Pickett STA, 1991. Heterogeneity in Ecological Systems. Springer, New York
- Kokkoris GD, Troumbis AY, Lawton JH, 1999. Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. **Ecol Lett** 2: 70–74
- Kokkoris GD, Jansen VAA, Loreau M, Troumbis AY, 2002. Variability in interaction strength and implications for biodiversity. **J Anim Ecol** 71: 362–371
- Kostalos MS, 1971. A study of the detritus pathway: the role of detritus and the associated microbiota in the nutrition of *Gammarus minus* (Say) (Amphipoda: Gammaridae). **Ph.D. Thesis**. Univ. Pittsburgh
- Koppel M, 1987. Complexity, depth and sophistication. **Complex Systems** 1: 1087–1091
- Lake PS, Palmer MA, Biro P, Cole J, Covich AP, Dahm C, Gibert J, Goedkoop W, Martens K, Verhoeven J, 2000. Global change and the biodiversity of freshwater ecosystems: impacts on linkages between above-sediment and sediment biota. **BioScience** 50: 1099–1107
- Levin S, 1999. Fragile Dominion. Perseus Publishing, Cambridge

- Li BL, 2000. Why is the holistic approach becoming so important in landscape ecology? **Landscape Urban Plan** 50: 27–41
- Likens GE and Bormann FH, 1995. Biogeochemistry of a forested ecosystem. 2nd ed. New York: Springer
- Lindeman RL, 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology** 23: 399–418
- Lloyd S, 2001. Measures of complexity: a non-exhaustive list. **IEE Control Systems** 21:7-8
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston M, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA, 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. **Science** 294: 804- 808
- Loreau M, 1994. Ground beetles in a changing environment: determinants of species diversity and community assembly. In Boyle TJB and Boyle CEB, eds. Biodiversity, temperate ecosystems, and global change, 77-98. Springer, Berlin
- Lousier JD and Parkinson D, 1976. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. **Can J Bot** 54: 419-436
- MacArthur R, 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. **Ecology** 36:533-536
- Mackay RJ, 1972. The life history and ecology of *Pycnopsyche gentilis* (McLachlan), *P. luculenta* (Betten) and *P. scabripennis* (Rambur), (Trichoptera: Limnephilidae) in West Creek, Mount St. Hilarie, Quebec. Ph.D. Thesis. McGill Univ
- Magwene PM, 2001. New tools for studying integration and modularity. **Evolution** 55:1734-1745

- Maherali H and Klironomos JN, 2007. Influence of phylogeny on fungal community assembly. **Science** 316: 1746
- Mann KH, 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. **Limnol Oceanogr** 33:910–930
- Magwene PM, 2001. New tools for studying integration and modularity. **Evolution** 55: 1734–1745
- Margalef R, 1968. Perspectives in Ecological Theory. Chicago: The University of Chicago Press
- Martinez ND, 1992. Constant connectance in community food webs. **Am Nat** 139: 1208–1218
- May RM, 1973. Qualitative Stability in Model Ecosystems. **Ecology** 54:638–641
- May RM and McLean A, 2007. Theoretical Ecology: principles and applications. Oxford University Press
- May RM, 1979. The structure and dynamics of ecological communities. In Population Dynamics. (Anderson, R. M. et al., eds.) Oxford: Blackwell, 385–407
- McCann KS, 2000. The diversity–stability debate. **Nature** 405: 228–233
- McIntosh RP, 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. **Ecology** 48: 392–404
- McGrady-Steed J, Harris PM, Morin PJ, 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. **Nature** 390:162–165
- McNaughton SJ, 1985. Ecology of a grazing system: The Serengeti. **Ecol Monogr** 55: 259–294

- Melián CJ and Bascompte J, 2004. Food web cohesion. **Ecology** 85: 352-358
- Milani A, 2000. Introduzione ai sistemi dinamici. Edizioni Plus, Università di Pisa
- Moilanen A and Nieminen M, 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. **Ecology** 83:1131-1145
- Montoya J and Solé R, 2002. Small world patterns in food webs. **J Theor Biol** 214: 405–412
- Moore JC, Berlow EL, Coleman DC, de Ruiter PC, Dong Q, Hastings A, Collina Johnsons N, McCann KS, Melville K, Morin PJ, Nadelhoffer K, Rosemond AD, Post DM, Sabo JL, M.Scow K, Vanni MJ, Wall DH, 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. **Ecol Lett** 7:584-600
- Moore JC and Hunt HW, 1988. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. **Nature** 333: 261–263
- Naeem S, 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. **Conserv Biol** 12: 39–45
- Naeem S, Hahn DR, Schuurman G 2000. Producer-decomposer co-dependency influences biodiversity effects. **Nature** 403: 762-764
- Naeem S and Li S, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. **Nature** 390: 507–509
- Nascetti G, Scardi M, Fresi E, Cimmaruta R, Bondanelli P, Gatti S, Blasi S, Serrano S, Meschini L, Lanera P, Plastina N, Valiante M, Vinci D, 1998. Caratterizzazione ecologica delle saline di Tarquinia al fine di un loro recupero e per lo sviluppo dell’acquacoltura. **Biol Mar Medit** 5:1365-1374
- Neubert MG, Klanjscek T, Caswell H, 2004. Reactivity and transient dynamics of predator–prey and food web models. **Ecol Model** 179: 29–38

- Neubert MG and Caswell H, 1997. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological-systems to perturbations. **Ecology** 78: 653–65
- Newman MEJ, 2004. Analysis of weighted networks. **Phys Rev E** 70, 056131
- Newman MEJ, 2001. Scientific collaboration networks. II. Shortest paths, weighted networks, and centrality. **Phys Rev E** 64, 016132
- Nicolis G and Prigogine I, 1977. Self-Organization in Nonequilibrium Systems: From Dissipative Structures to Order Through Fluctuations. Wiley, New York
- Novelli C, 2007. Analisi Gestionale delle Saline di Tarquinia: variazione dei parametri biotici e abiotici in relazione ai processi di decomposizione e produzione primaria. Tesi di Laurea, Università degli Studi della Tuscia, AA 2005-2006
- Odum EP, 1969. The strategy of ecosystem development. **Science** 164: 262–279
- Odum EP, 1968. Energy flow in ecosystems: a historical review. **Am Zool** 8: 11-18
- Odum EP, 1963. Ecology. Holt, Rinehart and Winston, New York
- Odum EP, 1953. Fundamentals of ecology. 1st ed. - W. B. Saunders, Philadelphia, PA
- Olson JS, 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology** 44: 322-331
- Opsahl T, Agneessens F, Skvoretz J, 2010. Node centrality in weighted networks: Generalizing degree and shortest paths. **Soc Networks** 32:245-251
- Opsahl T, Colizza V, Panzarasa P, Ramasco JJ 2008. Prominence and control: the weighted rich-club effect. **Phys Rev Lett** 101, 168702

- Orians GH, 1975. Diversity, stability, and maturity in natural ecosystems. In: van Dobben VH, Lowe-McConnell RH (eds) Unifying concepts in ecology. Junk, The Hague, 139-150
- Padron B, Traveset A, Diaz D, Nogales M, Olesen JM, 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagoes. **PLoS ONE** 4 (7), e6275, doi:10.1371/journal.pone.0006275
- Palmer MA, Covich AP, Lake S, Biro P, Brooks JJ, Cole J, Dahm C, Gibert J, Goedkoop W, Martens K, Verhoeven J, van De Bund WJ, 2000. Linkages between aquatic sediment biota and life above sediments as potential drivers of biodiversity and ecological processes. – **BioScience** 50: 1062–1075
- Palmer MW and White PS, 1994. On the existence of ecological communities. **J Veg Sci** 5: 279–282
- Papentin F, 1980. On order and complexity. I. General considerations. **J Theor Biol** 87: 421–456
- Parrott L, 2010. Measuring Ecological Complexity. **Ecol Indic** 10:1069-1076
- Parrott L, 2005. Quantifying the complexity of simulated spatiotemporal population dynamics. **Ecol Complex** 2: 175–184
- Parrott L, 2002. Complexity and the limits of ecological engineering. **Trans ASAE** 45: 1697-1702
- Patil G and Taillie C, 1982. Diversity as a concept and its measurement. **J Am Stat Assoc** 77: 548-561
- Patil G and Taillie C, 1979. An overview of diversity. Pages 3-27 in J. F. Grassle, G. P. Patil, W. Smith, and C. Taillie, editors. Ecological diversity in theory and practice. Volume S6. Statistical ecology. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland, USA

- Patten BC and Witkamp M, 1967. Systems analysis of 134 cesium kinetics in terrestrial microcosms. **Ecology** 48: 813-824
- Peterson CJ and Pickett STA, 1995. Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. **Ecology** 76: 763–774
- Petersen RC and Cummins KW, 1974. Leaf processing in a woodland stream. **Freshwater Biol** 4, 343–368
- Pielou EC, 1975. Ecological Diversity. Wiley-Intersciences, New York, NY
- Pimm SL, 1991. The balance of nature? University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- Pimm SL, 1984. The complexity and stability of ecosystems. **Nature** 307:321–326
- Pimm SL, 1982. Food webs. Chapman & Hall
- Pimm SL, 1979. The structure of food webs. **Theor Popul Biol** 16:144–158
- Pimm SL and Lawton JH, 1977. Number of trophic levels in ecology. **Nature** 268:329-331
- Piqueira JRC, 2009. A mathematical view of biological complexity. **Commun Nonlinear Sci Numer Simulat** 14: 2581–2586
- Poincaré H, 1909. Science et Méthode, Flammarion, Paris, 1909
- Polis GA, 1991. Complex trophic interactions in deserts: An empirical critique of food web theory. **Am Nat** 138:123–155

- Polis GA, Anderson WB, Holt RD, 1997. Towards an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. **Ann Rev Ecol System** 28: 289–316
- Polis GA and Strong DR, 1996. Food web complexity and community dynamics. **Am Nat** 147: 813–846
- Pomeroy LR, 1980. Detritus and its role as a food source. In: Barnes RK, Mann KH (eds), *Fundamentals of aquatic ecosystems*. Blackwell Sci. Publ, London, 84–102
- Ponti M, 2000. Studio degli spettri di taglia e biomassa e della produttività secondaria di popolamenti macrobentonici. **PhD Thesis**. Univ. degli Studi di Parma
- Ponti M, Colangelo MA, Ceccarelli VU, 2007. Composition, biomass and secondary production of the macrobenthic invertebrate assemblages in a coastal lagoon exploited for extensive aquaculture: Valle Smarlacca (northern Adriatic Sea). **Estuar Coast Shelf S**, 75: 79-89
- Ponti M, Della Casa C, Bacchiocchi F, Colangelo MA, Ceccarelli VU, 2005. Distribuzione spaziale e variazioni stagionali dei popolamenti macrobentonici nella laguna costiera “Pialassa Baiona” (Ravenna). **Biol Mar Medit** 12 (1): 312-316
- Proulx R and Parrott L, 2009. Structural complexity in digital images as an ecological indicator for monitoring forest dynamics across scale, space and time. **Ecol Indic** 9:1248-1256
- Putman RJ and Wratten SD, 1984. *Principles of Ecology*. University of California Press
- R Development Core Team. 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>
- Rao CR, 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theor Pop Biol** 21: 24-43

- R nyi A, 1970. Probability Theory. North Holland Publishing Company, Amsterdam
- Ricotta, C. 2000. From theoretical ecology to statistical physics and back: self-similar landscape metrics as a synthesis of ecological diversity and geometrical complexity. **Ecol Model** 125: 245-253
- Rummel RJ, 1970. Applied Factor Analysis. Evanston: Northwestern University Press
- Rusch G M and Oosterheld M, 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. **Oikos** 78:519-526
- Rossi L, Basset A, Fanelli A, Fabbri AA, 1983. An experimental study of a microfungal community on plant detritus in a mediterranean woodland stream. **Mycologia** 75: 887–896
- Rutledge RW, Basore BL, Mulholland RJ 1976. Ecological stability: An information theory viewpoint. **J Theor Biol** 57: 355-371
- Sankaran M and McNaughton SJ, 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. **Nature** 401:691–693
- Saunders GW, 1980. Organic matter and decomposers. The functioning of freshwater ecosystems. (Ed. By ED Le Cren and RH Lowe-McConnell): 341-392. Cambridge University Press, London
- Saunders GW, 1976. Decomposition in freshwater. In The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes, ed. J. M. Anderson, A.Macfadyen, pp. 341-73. Oxford: Blackwell
- Saunders GW, 1972. The transformation of artificial detritus in lake water. **Mem Ist ital Idrobiol** 29 (Suppl.): 261–284

- Saunders PT and Ho MW, 1981. On the increase in complexity in evolution 11. The relativity of complexity and the principle of minimum increase. **J Theor Biol** 90: 515-530
- Schaffer WM, 1981. Ecological abstraction: the consequence of reduced dimensionality in ecological systems. **Ecol Monogr** 51: 383-401
- Scheffer M and Carpenter SR, 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. **Trends Ecol Evol** 18: 648-656
- Scheffer M, Carpenter S, Foley S, Folkes J and Walker B, 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature** 413: 591-596
- Scheiner SM, 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. **Annu Rev Ecol Syst** 24: 35–68
- Schindler DW, 1990. Experimental perturbations of whole lakes as test of hypotheses concerning ecosystem structure and function. **Oikos** 57: 25–41
- Schindler DW and Curtis PJ, 1997. The role of DOC in protecting freshwaters subjected to climatic warming and acidification from UV exposure. **Biogeochemistry** 36: 1–8
- Schwartz MW, Brigham CA, Hoeksema JD, Lyons KG, Mills MH, van Mantgem PJ, 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implication for conservation ecology. **Oecologia** 122: 297–305
- Scotti M, Podani J, Jordan F, 2007. Weighting, scale dependence and indirect effects in ecological networks: A comparative study. **Ecol Complex** 4:148-159
- Shannon CE, 1948. A mathematical theory of communication. **Bell Sys Tech** 27: 379–423

- Shannon CE and Weaver W 1949. The mathematical theory of communication. Urbana, Univ. Illinois Press
- Sheppard CW, 1962. Introduction to mathematical tracer kinetics. Wiley, New York
- Simpson EH, 1949. Measurement of diversity. **Nature** 163:688
- Sokal RR and Rohlf FJ, 1995. Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research, 3rd ed., W. H. Freeman, New York
- Solé RV and Bascompte J, 2006. Self-organization in Complex Ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton
- Srivastava DS, Cardinale BJ, Downing AL, Duffy JE, Jouseau C, Sankaran M, Wright JP 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. **Ecology** 90(4) 1073:1083
- Srivastava DS and Vellend M, 2005. Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? **Annu Rev Ecol Evol S** 36: 267-294
- Standish RK, 2008. Concept and Denition of Complexity. In: Yang, A., Shan, Y. (Eds.), Intelligent Complex Adaptive Systems. IGI Global, London
- Stauffer D and Aharony A, 1992. Introduction to Percolation Theory. London: Taylor & Francis
- Stephenson KA and Zelen M, 1989. Rethinking centrality: Methods and examples. **Soc Networks** 11: 1–37
- Strogatz SH, 2001. Exploring complex networks, **Nature** 410: 268–276
- Strong D, 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. **Ecology** 73: 747–754

- Suberkropp P, Arsuffi TL, Anderson JP, 1983. Comparison of Degradative Ability, Enzymatic Activity, and Palatability of Aquatic Hyphomycetes Grown on Leaf Litter. **AEM** 46(1): 237-244
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM, 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in Ecology, University of California Press, Berkeley
- Taillie C and Patil GP, 1979. Diversity, entropy and the Hardy – Weinberg equilibrium. In: Grassle JF, Patil GP, Smith W, Taillie C (Eds.), Ecological Diversity in Theory and Practice. International Cooperative Publishing House, Fairland, MD
- Teal JM, 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. **Ecology** 43: 614–649
- Thébault J and Loreau M, 2003. Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationship. **PNAS** 100: 14949-14954
- Thébault J and Salençon M, 1993. Simulation model of a mesotrophic reservoir (Lac de Pareloup, France): biological model. **Ecol Model** 65: 1–30
- Tilman D, 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. **Ecology** 78: 81–92
- Tilman D, 1982. Resource competition and community structure. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- Tiunov AV and Scheu S, 2005. Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities. **Ecol Lett** 8: 618-625
- Tóthmérész B, 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. **J Veg Sci** 6: 283-290
- Ulanowicz RE 2001. Information theory in ecology. **Comput Chem** 25(4): 393-399

- Ulanowicz RE 1986. Growth and Development: Ecosystem Phenomenology. Springer Verlag, New York
- Ulanowicz RE, Goerner SJ, Lieater B, Gomez R, 2009. Quantifying sustainability: resilience, efficiency and the return of information theory. **Ecol Complex** 6 (1): 27–36
- Ulanowicz RE and Abarca-Arenas LG 1997. An informational synthesis of ecosystem structure and function. **Ecol Model** 95: 1–10
- van Nes EH, and Scheffer M, 2007. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. **Am Nat** 169: 738-747
- Wallace JB, Eggert SL, Meyer JL, Webster JR, 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. **Science** 277: 102–104
- Wardle DA, Bonner KI, Nicholson KS, 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. **Oikos** 79: 247-258
- Wasserman S and Faust K, 1994. Social Network Analysis, Cambridge University Press, Cambridge
- Watts DJ and Strogatz SH, 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. **Nature** 393:409–410
- Webster JR and Benfield EE, 1986. Webster J.R., Benfield E.F., 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. **Am Rev Ecol Syst** 17: 567–594
- Wetzel RG, 1995. Death, detritus, and energy-flow in aquatic ecosystems. **Freshwater Biol** 33: 83–89

- Wetzel RG, Rich PH, Miller MC, Allen HL, 1972. Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hardwater lake. **Mem Ist ital Idrobiol** 29: 185–243
- Whittaker RH, 1965. Dominance and diversity in land plant communities. **Science** 147:250-260
- Whittaker J, 1990. Graphical Methods in Applied Multivariate Statistics. Wiley, New York
- Wilhelm T and Hollunder J 2007. Information theoretic description of networks, **Physica A** 385: 385-396
- Williams RJ, Berlow E, Dunne JA, Barabasi A, Martinez N, 2002. Two degrees of separation in complex food webs. **PNAS** 99: 12913–12916
- Williamson CE, Morris DP, Pace ML and Olson AG, 1999. Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. **Limnol Oceanogr** 44: 795–803
- Williamson CE, Neale PJ, Grad G, De Lange HJ and Hargreaves BR, 2001. Beneficial and detrimental effects of UV on aquatic organisms: Implications of spectral variation. **Ecol Appl** 11: 1843–1857
- Woodwell GM and Smith HH, 1969. Diversity and Stability in Ecological Systems Brookhaven Symposium. **Biology** 22: 1–264
- Yodzis P and Innes S, 1992. Body size and consumer-resource dynamics. **Am Nat** 139: 1151-1175
- Yachi S and Loreau M, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. **PNAS** 96: 1463–1468

APPENDICI

APPENDICE A1: analisi dei network

```
#Load libraries
library(bipartite)
library(igraph)
library(sna)
library(inetwork)
library(Hmisc)
library(MASS)
library(brainwaver)
library(Matrix)
library(network)

#trovare la matrice di distanza dai dati grezzi
readCSV1 <- read.csv("ourfile.csv", header = TRUE, sep = ";", dec=",")
M1 <-(data.matrix(readCSV1))
A=dist(M1)
B=data.matrix(A)
D=data.frame(B)
write.table(D,"dist_v.csv",sep=";",dec=",")

##trovare la matrice di precisione dalla matrice di covarianza
readCSV1 <- read.csv("cov_v.csv", header = TRUE, sep = ";", dec=",")
M1 <-(data.matrix(readCSV1))
PrecM <- ginv(M1)
write.table(PrecM,"PrecM_v.csv",sep=";",dec=",")

#derivare la matrice di adiacenza minima dalla matrice di correlazione
readCSV1 <- read.csv("CorM.csv", header = TRUE, sep = ";", dec=",")
EEDM <- -N*(log(1-CorM^2))
MinM <- (EEDM>3.84)*1
Net<-lower.tri.remove(MinM)
Net[is.na(Net)]<-0
diag(Net)<-0

## trovare le misure di centralità
readCSV1 <- read.csv("ourfile.csv", header = TRUE, sep = ";", dec=",")
M1=data.matrix(readCSV1)
g1 <- graph.adjacency(M1)#Convert matrix to graph
Dc <- degree(M1,ignore.eval=FALSE, gmode="undirected",rescale=TRUE)#Degree centrality
Bc <- betweenness(M1,ignore.eval=FALSE,gmode="undirected", rescale=TRUE)#Betweenness centrality
Cc <- closeness(M1,ignore.eval=FALSE,gmode="undirected", rescale=TRUE)#Closeness centrality
Ec=evcent(M1,ignore.eval=FALSE,gmode='undirected',rescale=TRUE)## eigenvector centrality
```

```

Ic=infocent(M1,gmode='undirected',rescale=TRUE) ##information centrality
W= read.csv("matrice_adiacenza_pesata.csv", header = TRUE, sep = ";", dec=",")
T <- data.matrix(W)
Ecw <- evcent(T,ignore.eval=FALSE,rescale=TRUE)## eigenvector weighted centrality
Dcw <- degree(T,ignore.eval=FALSE, gmode="undirected",rescale=TRUE)#Degree weighted centrality
Bcw <- betweenness(T,ignore.eval=FALSE,gmode="undirected", rescale=TRUE)#Betweenness weighted centrality
Ccw <- closeness(T,ignore.eval=FALSE,gmode="undirected", rescale=TRUE)## closeness weighted centrality
DATA <- data.frame(Dc,Bc,Cc,Ec,Ic,Ecw,Dcw,Bcw,Ccw)#Group centrality in a data frame
DataMatrix <- as.matrix(DATA)#Convert data frame in matrix
corr<-rccor(DataMatrix, type=c("spearman"))#Perform Spearman rho correlation of centrality
print(corr)#Display correlation
panel.cor <- function(x, y, digits=2, prefix="", cex.cor, ...)
{
  usr <- par("usr"); on.exit(par(usr))
  par(usr = c(0, 1, 0, 1))
  r <-c((rccor(x, y,type=c("spearman")))$P[1,2])
  txt <- format(c(r, 0.123456789), digits=digits)[1]
  txt <- paste(prefix, txt, sep="")
  if(missing(cex.cor)) cex.cor <- 0.6/strwidth(txt)
  text(0.5, 0.5, txt, cex = cex.cor*(1-r))
}

pairs(DATA,lower.panel=panel.smooth,upper.panel=panel.cor,pch=19,col.smooth="black",cex=1.5,main="")

#Perform network centralization
CD = centralization(M1,degree)#Degree centralization
CB = centralization(M1,betweenness)#Betweenness centralization
CC = centralization(M1,closeness)#Closeness centralization
IC=centralization(M1,infocent,normalize=TRUE)##information centralization
EC=centralization(M1,evcent,normalize=TRUE) ##eigenvector centralization
DATA1=data.frame(CD,CB,CC,IC,EC)

```

Script implementato in R 2009 (Development Core Team)

APPENDICE A2: Tabelle risultanti dalla network analysis (capitolo 4)

VASCA 1	Hy	Cv	Nc	Ao	Cg	Ns	Ha	Nl	Sd	Cc	Pc	Ac	Op	Id	Sp	Ci	Gm	Ep	Mi	Ol	Ch	Dl	Nm
Hy	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Cv	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	
Nc	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
Ao	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
Cg	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Ns	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Ha	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
Nl	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1
Sd	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1
Cc	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Pc	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
Ac	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Op	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Id	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1
Sp	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Ci	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Gm	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
Ep	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
Mi	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Ol	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ch	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Dl	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
Nm	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0

Tab A2.1 Matrice di adiacenza minima della vasca 1

VASCA 2	Hy	Nc	Ao	Cg	Ns	Nl	Sd	Cc	Pc	Ac	Op	Id	Ci	Gm	Ol	Ch	Dl	Nm
Hy	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Nc	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
Ao	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1
Cg	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0
Ns	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
Nl	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
Sd	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
Cc	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0
Pc	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Ac	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
Op	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Id	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1
Ci	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
Gm	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
Ol	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ch	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Dl	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Nm	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0

Tab A2.2 Matrice minima di adiacenza della vasca 2

VASCA 3	Hy	Ao	Cg	Sd	Cc	Pc	Ci	Gm	Ol	Ch	DI
Hy	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Ao	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
Cg	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Sd	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
Cc	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
Pc	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
Ci	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
Gm	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1
Ol	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
Ch	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
DI	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0

Tab A2.3 Matrice minima di adiacenza della vasca 3

VASCA 4	Hy	Ao	Cg	Pc	Ol	Ch	DI
Hy	0	1	0	1	1	0	1
Ao	1	0	1	1	1	0	1
Cg	0	1	0	0	0	1	0
Pc	1	1	0	0	1	0	1
Ol	1	1	0	1	0	0	1
Ch	0	0	1	0	0	0	0
DI	1	1	0	1	1	0	0

Tab A2.4 Matrice minima di adiacenza della vasca 4

VASCA 5	Hy	Ao	Cg	Pc	Id	Ch	DI
Hy	0	1	0	1	1	0	1
Ao	1	0	0	1	1	0	1
Cg	0	0	0	1	0	1	0
Pc	1	1	1	0	0	0	1
Id	1	1	0	0	0	0	1
Ch	0	0	1	0	0	0	1
DI	1	1	0	1	1	1	0

Tab A2.5 Matrice minima di adiacenza della vasca 5

VASCA 4	Hy	Ao	Cg	Pc	Ol	Ch	DI
Hy	0,000	0,003	0,000	0,079	0,028	0,000	0,020
Ao	0,003	0,000	0,012	0,001	0,001	0,000	0,112
Cg	0,000	0,012	0,000	0,000	0,000	0,031	0,000
Pc	0,079	0,001	0,000	0,000	0,491	0,000	0,001
Ol	0,028	0,001	0,000	0,491	0,000	0,000	0,002
Ch	0,000	0,000	0,031	0,000	0,000	0,000	0,000
DI	0,020	0,112	0,000	0,001	0,002	0,000	0,000

Tab A2.9 Matrice di adiacenza pesata della vasca 4

VASCA 5	Hy	Ao	Cg	Pc	Id	Ch	DI
Hy	0,000	0,195	0,000	0,003	0,179	0,000	0,007
Ao	0,195	0,000	0,000	0,072	0,016	0,000	0,007
Cg	0,000	0,000	0,000	0,034	0,000	0,028	0,000
Pc	0,003	0,072	0,034	0,000	0,000	0,000	0,029
Id	0,179	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019
Ch	0,000	0,000	0,028	0,000	0,000	0,000	0,001
DI	0,007	0,007	0,000	0,029	0,019	0,001	0,000

Tab A2.10 Matrice di adiacenza pesata della vasca 5

Legenda dei taxa

<i>Hydrobia acuta</i>	Hy
<i>Cerithium vulgatum</i>	Cv
<i>Nassarius corniculus</i>	Nc
<i>Abraovata</i>	Ao
<i>Cerastoderma glaucum</i>	Cg
<i>Nassarius costulatus</i>	Ns
<i>Haminoea</i> sp.	Ha
<i>Nainereis laevigata</i>	NI
<i>Spio decoratus</i>	Sd
<i>Capitella capitata</i>	Cc
<i>Perinereis cultrifera</i>	Pc
<i>Armandia cirrhosa</i>	Ac
<i>Ophiodromus pallidus</i>	Op
<i>Idotea baltica</i>	Id
<i>Spheroma serratum</i>	Sp
<i>Corophium insidiosum</i>	Ci
<i>Gammarus aequicauda</i>	Gm
<i>Erichthonius punctatus</i>	Ep
<i>Microdeutopus</i> spp.	Mi
Oligochaeta	Ol
<i>Chironomus</i> spp (larvae)	Ch
other Diptera (larvae)	DI
Nemertina	Nm

VASCA 1	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Hy	0,056	0,066	0,048	0,045	0,049	0,037	0,029	0,050	0,047
Cv	0,030	0,005	0,034	0,031	0,035	0,000	0,021	0,034	0,038
Nc	0,051	0,033	0,047	0,057	0,047	0,000	0,029	0,005	0,046
Ao	0,046	0,042	0,045	0,049	0,045	0,000	0,023	0,127	0,056
Cg	0,040	0,015	0,041	0,043	0,041	0,000	0,018	0,003	0,034
Ns	0,030	0,008	0,035	0,022	0,035	0,400	0,096	0,041	0,036
Ha	0,046	0,035	0,047	0,049	0,046	0,007	0,052	0,026	0,044
Nl	0,061	0,090	0,051	0,067	0,052	0,001	0,036	0,031	0,041
Sd	0,051	0,050	0,047	0,058	0,048	0,001	0,035	0,010	0,042
Cc	0,056	0,085	0,049	0,059	0,051	0,012	0,058	0,101	0,054
Pc	0,046	0,027	0,043	0,051	0,045	0,000	0,031	0,000	0,027
Ac	0,040	0,035	0,043	0,039	0,043	0,017	0,066	0,035	0,045
Op	0,035	0,018	0,042	0,030	0,039	0,040	0,064	0,000	0,033
Id	0,066	0,199	0,053	0,067	0,054	0,001	0,013	0,106	0,053
Sp	0,040	0,044	0,043	0,038	0,043	0,399	0,093	0,013	0,043
Ci	0,051	0,105	0,048	0,055	0,049	0,001	0,030	0,101	0,052
Gm	0,040	0,026	0,041	0,033	0,042	0,007	0,026	0,106	0,045
Ep	0,035	0,018	0,040	0,026	0,039	0,013	0,036	0,000	0,030
Mi	0,030	0,018	0,041	0,025	0,036	0,049	0,072	0,000	0,046
Ol	0,046	0,019	0,042	0,049	0,044	0,000	0,037	0,072	0,045
Ch	0,025	0,005	0,036	0,026	0,032	0,000	0,022	0,000	0,043
Dl	0,030	0,013	0,039	0,029	0,037	0,010	0,047	0,023	0,042
Nm	0,051	0,045	0,048	0,054	0,049	0,008	0,068	0,116	0,057

Tab A2.11 Indici di centralità, vasca 1

VASCA 2	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Hy	0,043	0,012	0,051	0,039	0,049	0,057	0,052	0,000	0,035
Nc	0,051	0,070	0,055	0,053	0,055	0,000	0,041	0,016	0,048
Ao	0,065	0,162	0,059	0,057	0,062	0,004	0,021	0,146	0,070
Cg	0,058	0,068	0,057	0,048	0,057	0,003	0,007	0,127	0,064
Ns	0,065	0,031	0,059	0,072	0,060	0,000	0,059	0,000	0,061
Nl	0,043	0,007	0,049	0,049	0,049	0,000	0,055	0,000	0,050
Sd	0,043	0,006	0,053	0,042	0,049	0,443	0,111	0,011	0,055
Cc	0,080	0,179	0,064	0,074	0,068	0,010	0,041	0,033	0,049
Pc	0,051	0,043	0,055	0,053	0,055	0,027	0,055	0,062	0,051
Ac	0,058	0,026	0,057	0,064	0,057	0,000	0,060	0,076	0,070
Op	0,051	0,018	0,053	0,057	0,053	0,000	0,044	0,016	0,047
Id	0,072	0,054	0,061	0,079	0,064	0,002	0,025	0,038	0,051
Ci	0,087	0,221	0,067	0,086	0,070	0,005	0,032	0,263	0,076
Gm	0,065	0,039	0,057	0,070	0,060	0,001	0,066	0,022	0,047
Ol	0,029	0,016	0,048	0,023	0,039	0,002	0,077	0,000	0,044
Ch	0,036	0,011	0,048	0,030	0,044	0,003	0,077	0,027	0,052
Dl	0,051	0,024	0,055	0,046	0,053	0,442	0,108	0,119	0,066
Nm	0,051	0,013	0,055	0,059	0,054	0,001	0,069	0,043	0,063

Tab A2.12 Indici di centralità, vasca 2

VASCA 3	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Hy	0,091	0,040	0,085	0,070	0,086	0,000	0,073	0,000	0,103
Ao	0,114	0,280	0,106	0,097	0,101	0,000	0,046	0,217	0,118
Cg	0,068	0,000	0,074	0,052	0,073	0,000	0,067	0,000	0,031
Sd	0,091	0,016	0,089	0,108	0,089	0,275	0,168	0,000	0,109
Cc	0,091	0,016	0,089	0,108	0,089	0,240	0,169	0,000	0,087
Pc	0,068	0,073	0,089	0,078	0,090	0,008	0,045	0,000	0,048
Ci	0,091	0,030	0,077	0,096	0,089	0,123	0,097	0,000	0,057
Gm	0,136	0,396	0,121	0,141	0,119	0,011	0,036	0,472	0,129
Ol	0,091	0,016	0,089	0,108	0,089	0,343	0,249	0,099	0,087
Ch	0,068	0,000	0,074	0,052	0,073	0,000	0,032	0,000	0,111
Dl	0,091	0,134	0,106	0,092	0,103	0,000	0,019	0,211	0,120

Tab A2.13 Indici di centralità, vasca 3

VASCA 4	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Hy	0,167	0,000	0,147	0,185	0,158	0,096	0,083	0,000	0,150
Ao	0,208	0,615	0,189	0,195	0,186	0,004	0,083	0,571	0,183
Cg	0,083	0,385	0,133	0,051	0,113	0,000	0,028	0,238	0,115
Pc	0,167	0,000	0,147	0,185	0,158	0,448	0,366	0,190	0,174
Ol	0,167	0,000	0,147	0,185	0,158	0,444	0,334	0,000	0,169
Ch	0,042	0,000	0,088	0,013	0,068	0,000	0,020	0,000	0,045
DI	0,167	0,000	0,147	0,185	0,158	0,008	0,087	0,000	0,162

Tab A2.14 Indici di centralità, vasca 4

VASCA 5	Dc	Bc	Cc	Ec	Ic	Ecw	Dcw	Bcw	Ccw
Hy	0,167	0,058	0,155	0,182	0,155	0,350	0,326	0,244	0,155
Ao	0,167	0,058	0,155	0,182	0,155	0,278	0,245	0,000	0,150
Cg	0,083	0,050	0,112	0,061	0,105	0,010	0,053	0,000	0,068
Pc	0,167	0,325	0,155	0,164	0,164	0,080	0,117	0,000	0,142
Id	0,125	0,000	0,124	0,148	0,134	0,242	0,181	0,000	0,093
Ch	0,083	0,075	0,124	0,068	0,107	0,001	0,025	0,195	0,191
DI	0,208	0,433	0,177	0,196	0,179	0,039	0,053	0,561	0,200

Tab A2.15 Indici di centralità, vasca 5

Metriche di centralità utilizzate

Dc	<i>degree centrality</i>
Bc	<i>betweenness centrality</i>
Cc	<i>closeness centrality</i>
Ec	<i>eigenvector centrality</i>
Ic	<i>information centrality</i>
Dcw	<i>degree centrality weighted</i>
Bcw	<i>betweenness centrality weighted</i>
Ccw	<i>closeness centrality weighted</i>
Ecw	<i>eigenvector centrality weighted</i>

APPENDICE B: Valori di centralità ottenuti per i 5 network indagati (capitolo 5).

vasca 1	Ecw	CDw	CBw	Cewc
Ch	0,115	0,126	0,000	0,119
Gm	0,153	0,142	0,105	0,109
Pc	0,053	0,061	0,342	0,069
Gd	0,002	0,003	0,263	0,053
Hy	0,137	0,139	0,000	0,121
Cg	0,010	0,011	0,000	0,081
Cr	0,204	0,191	0,000	0,173
Cl	0,179	0,150	0,000	0,142
Nd	0,146	0,176	0,289	0,133

Tabelle B.1 Misure di centralità, vasca 1

vasca 2	Ecw	CDw	CBw	Cewc
Ch	0,007	0,023	0,404	0,066
Gm	0,150	0,158	0,000	0,116
Pc	0,238	0,243	0,262	0,178
Hy	0,000	0,003	0,113	0,043
Cg	0,000	0,000	0,000	0,041
Nd	0,034	0,060	0,000	0,092
DI	0,044	0,050	0,000	0,086
Ci	0,051	0,050	0,220	0,049
Id	0,240	0,214	0,000	0,169
Po	0,235	0,200	0,000	0,159

Tabelle B.2 Misure di centralità, vasca 2

vasca 3	Ecw	CDw	CBw	Cewc
Ch	0,379	0,371	0,000	0,371
Hy	0,365	0,343	0,000	0,343
Cg	0,077	0,093	1,000	0,093
Hh	0,180	0,192	0,000	0,192

Tabelle B.3 Misure di centralità, vasca 3

vasca 4	Ecw	CDw	CBw	Cewc
Ch	0,392	0,436	0,000	0,412
Cg	0,239	0,214	0,000	0,206
Hy	0,015	0,014	0,500	0,064
Hh	0,354	0,337	0,500	0,318

Tabelle B.4 Misure di centralità, vasca 4

vasca 5	Ecwi	CDw	CBw	Cewc
Ch	0,463	0,500	1,000	0,400
Hyd	0,497	0,462	0,000	0,385
Hh	0,040	0,038	0,000	0,215

Tabelle B.5 Misure di centralità, vasca 5

Legenda dei taxa

<i>Chironomus</i> spp (larvae)	Ch
<i>Gammarus aequicauda</i>	Gm
<i>Perinereis cultrifera</i>	Pc
<i>Gordiidae</i>	Gd
<i>Htrobia acuta</i>	Hy
<i>Cerastoderma glaucum</i>	Cg
<i>Cerithium rupestre</i>	Cr
other Diptera larvae	Dl
<i>Corophium insidiosum</i>	Cl
<i>Idotea baltica</i>	Id
Hydrophilidae	Hyd
Other Coleoptera larvae	Cl
Nereidae	Nd
Polichaeta	Po
<i>Haliphus</i> sp	Hh

APPENDICE C: Studio degli stati stazionari del modello dinamico detrito-detritivori (capitolo 6)

Per trovare gli stati stazionari del modello (6.8) si risolve il sistema seguente:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = 0 \\ \dot{x}_2 = 0 \end{cases} \quad (C.1)$$

e si cercano le soluzioni del sistema così ottenuto:

$$\begin{cases} I_0 - d \cdot x_1 - \frac{a \cdot x_2}{b + x_2} \cdot x_1 = 0 \\ \left(\frac{c \cdot x_1}{e + x_1} - k \cdot x_2 \right) \cdot x_2 = 0 \end{cases} \quad (C.2)$$

La prima soluzione si ottiene ponendo $x_2=0$ nella seconda equazione, ottenendo, così, l'equilibrio triviale E_I (6.13).

La seconda soluzione si ottiene risolvendo il seguente sistema:

$$\begin{cases} I_0 - d \cdot x_1 - \frac{a \cdot x_2}{b + x_2} \cdot x_1 = 0 \\ \frac{c \cdot x_1}{e + x_1} - k \cdot x_2 = 0 \end{cases} \quad (C.3)$$

Dalla seconda equazione si ricava lo stato stazionario x_2^* in funzione di x_1^* :

$$x_2^* = \frac{c \cdot x_1^*}{k(e + x_1^*)} \quad (C.4)$$

Sostituendo questa quantità nella prima equazione si può ricavare il valore dello stato stazionario di x_1^*

Si ottiene un'equazione di secondo grado in x_1^* :

$$(d \cdot k \cdot b + d \cdot c + a \cdot c)x_1^{*2} + (d \cdot k \cdot b \cdot e - I_0 \cdot k \cdot b - I_0 \cdot c)x_1^* - I_0 \cdot k \cdot b \cdot e = 0 \quad (C.5)$$

questa equazione si può riscrivere nel modo seguente:

$$\alpha \cdot x_1^{*2} + \beta \cdot x_1^* + \gamma = 0 \quad (C.6)$$

dove:

$$\begin{aligned} \alpha &= d \cdot b \cdot k + d \cdot c + a \cdot c \\ \beta &= d \cdot e \cdot b \cdot k - I_0 \cdot b \cdot k - I_0 \cdot c \\ \gamma &= -I_0 \cdot b \cdot k \cdot e \end{aligned} \quad (C.7)$$

Si può dire che sicuramente $\alpha > 0$ e $\gamma < 0$ mentre non si possono trarre conclusioni circa il segno di β : esso può essere positivo o negativo al variare dei parametri.

In particolare:

$$\beta \begin{cases} > 0 \text{ se } I_0 < \frac{d \cdot e \cdot b \cdot k}{b \cdot k + c} \\ < 0 \text{ altrimenti} \end{cases} \quad (\text{C.8})$$

In entrambi i casi (sulla base della regola di Cartesio) la soluzione positiva è unica ed è la seguente:

$$x_1^* = \frac{-\beta + \sqrt{\beta^2 - 4 \cdot \alpha \cdot \gamma}}{2 \cdot \alpha} \quad (\text{C.9})$$

Occorre precisare che se $\beta > 0$ la soluzione è, tra le due possibili, quella con valore assoluto minore, mentre se $\beta < 0$ lo stato stazionario si attesta a valori maggiori. Dunque esiste una soglia di input di risorsa I_0 al di sotto della quale l'equilibrio di detrito e comunità detritivora si attesta a valori inferiori.