

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DELLA TUSCIA DI VITERBO
DIPARTIMENTO DI SCIENZE ECOLOGICHE E BIOLOGICHE

Corso di Dottorato di Ricerca in
Ecologia e Gestione delle Risorse Biologiche - XXV Ciclo

**SIMULAZIONE DELLA DINAMICA DEL DETRITO PALATABILE MEDIANTE UN MODELLO
DI COMUNITA' MACRODETRITIVORA**

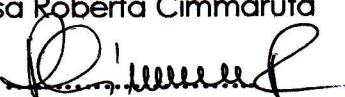
(BIO/07)

Tesi di dottorato di:

Dott. Simone Pesolillo

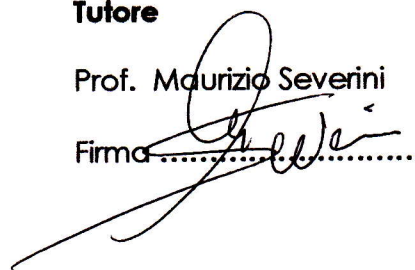

Coordinatore del corso

Prof.ssa Roberta Cimmaruta

Firma 

Tutore

Prof. Maurizio Severini

Firma 

Viterbo, 12 Giugno 2013

A Giulio e Maria

Indice

Introduzione.....	1
Capitolo I – Sistemi, Modelli e Simulazioni	4
1.1 I Sistemi	6
1.2 I Modelli.....	13
1.3 La Simulazione.....	35
Capitolo II - Ecosistema basato sul detrito	43
2.1 Definizione e classificazione del detrito	44
2.2 Interazione tra detrito e ambiente.....	46
2.3 Il detrito nelle reti trofiche	47
2.4 Ontogenesi del detrito	49
2.5 La risorsa detrito	50
2.6 Il condizionamento del detrito.....	52
2.7 I detritivori e i microbivori.....	54
2.8 Le Saline di Tarquinia: dati sperimentali	57
Capitolo III – Modello di Comunità Macrodetritivora (CMD)	63
3.1 Il modello di DeAngelis (1989)	65
3.2 Il primo modello di Moore (1996)	67
3.3 Il secondo modello di Moore (2004).....	69
3.4 Modello di Comunità Macrodetritivora (CMD).....	71
3.5 Funzioni del modello.....	76
3.6 Rappresentazione grafica	79
3.7 Analisi di sensibilità del modello	83
Capitolo IV – Simulazione del detrito palatabile.....	90
4.1 Dati d’ingresso	92
4.2 Stima dei parametri	94
4.3 Discretizzazione delle equazioni	96
4.4 Simulazione con il modello CMD.....	98
Discussione e conclusioni.....	102
Bibliografia.....	106

Introduzione

Argomento di questa tesi è la *simulazione* della dinamica del detrito consumato da una comunità macrodetritivora. A questo scopo è stato elaborato un nuovo *modello matematico* del *sistema* detrito-detritivori basato, da un lato, sulle equazioni di tipo preda-predatore (Lotka, 1925; Volterra, 1927) e dall'altro, sulle indicazioni che emergono dalla letteratura più attenta all'argomento (Pimm, 1982; DeAngelis et al., 1989; Moore et al., 2004). Per verificare le capacità di simulazione del modello, sono stati impiegati dati rilevati durante una campagna di sperimentazione presso le Saline di Tarquinia (Eusepi E., AA 2007-2008).

Il sistema detrito-detritivori si basa sul consumo della materia organica morta da parte degli organismi viventi. Questo sistema, come in generale tutti i sistemi, è costituito da componenti (o sottosistemi) che interagiscono tra loro a diverse scale spazio-temporali che ne rendono *complessa* la rappresentazione. È necessario perciò ricorrere a *semplificazioni*, ossia a formulare ipotesi per scegliere le caratteristiche che si vogliono rappresentare. Queste scelte definiscono un processo che dipende dalla conoscenza delle caratteristiche del sistema e dagli strumenti disponibili per rappresentarlo e porta alla formulazione del modello: rappresentazione teorica, semplificata e finalizzata del sistema. Formulando questo attraverso l'uso di equazioni matematiche si arriva a simulare l'andamento temporale del sistema (Capitolo Primo).

I dati sperimentali sono stati rilevati in una campagna di misure effettuata nell'anno 2007 sotto la guida del Prof. Fulvio Cerfolli presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. Questi dati sono stati elaborati per ricavare le due *variabili di stato* del sistema: il peso secco di detrito vegetale e la numerosità della comunità macrodetritivora, espressa in termini di unità tassonomiche e di abbondanze delle singole unità. I valori sperimentali per la prima variabile sono i più complicati da elaborare perché sul detrito agiscono sia fenomeni fisico/chimici (lisciviazione) sia biologici (organismi) che possono modificarne qualità e quantità disponibile in maniera dinamica. Il *detrito palatabile* è *qualitativamente* quello che viene assimilato dagli organismi detritivori che, consumandolo, ne diminuiscono la quantità. Così facendo i

detritivori espongono nuove porzioni di materia organica morta all'azione dei microorganismi e lo rendono appetibile ad altre specie di macrodetritivori. Il risultato di questo meccanismo definisce la *quantità* di detrito palatabile e quindi la sua dinamica nel tempo. Questa quantità è stata determinata partendo dall'analisi dei dati disponibili vista la difficoltà di distinguere il peso dei microorganismi che colonizzano il detrito dalla materia organica morta condizionata. Per quanto riguarda la comunità macrodetritivora, i dati sperimentali a disposizione evidenziano la presenza di individui distinguibili in nove unità tassonomiche ognuna delle quali presenta una dinamica temporale propria (Capitolo Secondo).

Per utilizzare l'informazione derivante dai dati sperimentali della comunità macrodetritivora e ridurre il numero di variabili da trattare nella simulazione è stato introdotto l'indice di Shannon-Wiener (S-W). Con l'uso di questo indice, dalla dinamica di nove variabili (gli individui di ogni unità tassonomica) si passa alla dinamica di una sola variabile. Il valore dell'indice infatti sintetizza le variazioni del numero di unità tassonomiche e quelle degli individui per unità tassonomica. Le due funzioni di stato del sistema di cui si vuole simulare la dinamica sono quindi: il detrito palatabile e la struttura della comunità macrodetritivora descritta con l'indice S-W.

Partendo dall'analisi dei modelli matematici presenti in letteratura (DeAngelis et al., 1989, Moore et al., 1996, Moore et al., 2004) si è sviluppato un nuovo modello per rappresentare l'interazione tra queste *due nuove funzioni di stato*. Il modello di Comunità Macrodetritivora (CMD) proposto in questa tesi si basa su un sistema di due equazioni differenziali del primo ordine che può essere ricondotto alla struttura tipica dei sistemi di tipo preda-predatore (così come proposto da Volterra, 1927). Il modello CMD è in grado di distinguere tra le caratteristiche della materia organica morta e quelle degli organismi viventi. In particolare, nel modello CMD si tiene conto che il detrito palatabile consumato non è in grado di aumentare anche se cessa l'azione svolta dai detritivori e quindi tende a diminuire nel tempo. La seconda variabile di stato del modello, invece può sia aumentare che diminuire: questo dipenderà dalla disponibilità di detrito palatabile e dalle caratteristiche della comunità macrodetritivora. Le relazioni tra le due variabili di stato del modello vengono definite attraverso l'introduzione dei parametri (quattro): di lisciviazione del detrito palatabile, di consumo di detrito per unità di indice di Shannon-Wiener (che definisce la struttura della comunità

macrodetritivora presente in termini informativi), di diminuzione (destrutturazione) della comunità macrodetritivora in assenza di detrito e di crescita (strutturazione) della comunità macrodetritivora per unità di detrito consumato (Capitolo Terzo).

Il modello CMD è stato risolto numericamente per procedere con la simulazione della dinamica del detrito palatabile. I suoi quattro parametri sono stati stimati a partire dai dati sperimentali raccolti presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. In particolare, i loro valori sono stati computati confrontando l'indice S-W calcolato dal modello con quello ottenuto dai dati sperimentali, utilizzando il comando "FindFit" nel pacchetto software "*Mathematica*". La quaterna di valori trovata, essendo valida per entrambe le equazioni del modello CMD, permette di procedere con la simulazione della dinamica del detrito palatabile. Il risultato così ottenuto è stato messo a confronto con i dati sperimentali di detrito palatabile (Capitolo Quarto).

Capitolo I – Sistemi, Modelli e Simulazioni

Un *sistema* è definito come l'insieme dei componenti (o subsistemi) che interagiscono con l'ambiente come un unico elemento in un intervallo spazio-temporale di nostro interesse. Ad esempio, consideriamo cinque oggetti (elementi): una lampada, un filo elettrico, una spina, un interruttore. Se si considerano come oggetti separati questi rappresentano un insieme, ma se vengono collegati in maniera opportuna, formano un sistema in grado di emettere luce quando viene inserito nella rete elettrica (ambiente esterno). Questo sistema interagisce con l'esterno come se fosse un unico elemento, il cui funzionamento dipende dalla sua struttura e dalla relazione fra le singole parti che lo compongono. Ogni singola parte del sistema appena descritto può essere trattata a sua volta come un sistema, anch'esso costituito da diverse parti collegate tra loro. Così, la lampadina può essere considerata un sistema formato da tre elementi: un filo di tungsteno posto in un bulbo di vetro sotto vuoto e collegato ad un terminale a vite per ricevere la corrente elettrica. Un sistema è quindi costituito da più *parti* (subsistemi) collegate tra loro in modo da formare un unico elemento in grado di funzionare seguendo delle regole proprie. Ognuna di queste parti è a sua volta un sistema con i propri subsistemi che possono interagire con le altre parti interne del sistema e con l'ambiente esterno: la dinamica (cioè la variazione nel tempo) del sistema dipende da tutte queste interazioni. La numerosità di queste parti, delle interazioni interne e di quelle con l'ambiente esterno, rendono un sistema un oggetto troppo *complesso* per essere descritto nella sua interezza. La sua rappresentazione può essere effettuata solo dopo averlo semplificato e quindi procedendo con la costruzione di un modello.

Un *modello* è definito come una rappresentazione semplificata e finalizzata di un sistema (deWit e Arnold, 1976). La semplificazione consiste nel formulare delle ipotesi per ridurre la complessità del sistema che si vuole rappresentare in funzione degli interessi del modellista. Infatti, non essendo possibile rappresentare *tutto* il sistema è necessario scegliere quale processo, fenomeno, aspetto, o *parte* studiare. Ad esempio, un costruttore che mostra al potenziale acquirente il plastico in scala dell'edificio da lui costruito: seppur in dimensioni ridotte, il plastico è comunque una rappresentazione

semplificata della realtà che può essere mostrata nel proprio ufficio e che descrive le caratteristiche esteriori del sistema oggetto di interesse. Un modello è quindi sempre un modello di un sistema costruito per un determinato scopo, e a causa della complessità del sistema, possono esistere diversi modelli dello stesso sistema elaborati per scopi diversi e con diversi gradi di semplificazione. Ad esempio, nel voler costruire il modello del sistema solare, se si intende studiare l'orbita terrestre è possibile trascurare l'effetto dei corpi celesti più piccoli come gli asteroidi e considerare significativi solo i pianeti che costituiscono il sistema solare per raggiungere il nostro obiettivo. Se invece lo scopo del modello è studiare la traiettoria di una sonda da inviare su Marte, l'ipotesi fatta precedentemente risulterebbe errata, visto che la massa della sonda è confrontabile con quella degli asteroidi, che vanno quindi considerati. Le ipotesi valide in un certo contesto e rispetto a certi obiettivi, non lo sono più in altri casi. L'abilità del modellista sta nel saper analizzare il sistema e cogliere i fenomeni che lo rappresentano facendo delle ipotesi per semplificare la complessità del sistema senza snaturarlo. Ciò che guida il modellista nella scelta delle parti del sistema che più di altre influenzano la risposta del sistema al quale è interessato è la sua conoscenza scientifica. Questa dipende sia dalla preparazione del modellista sia dalle scoperte scientifiche del suo tempo. Il modello è quindi un operazione *teorica*, che partendo dalla conoscenza della fenomenologia del sistema considerato arriva alla definizione delle *leggi generali* per quella porzione di realtà che vuole rappresentare.

Per verificare la validità delle ipotesi e delle semplificazioni apportate al sistema nella definizione delle leggi generali, è necessario confrontare i risultati ottenuti con il modello con le misure corrispondenti effettuate nell'intervallo spazio-temporale del mondo reale nel quale si trova il sistema modellato. L'applicazione del modello per descrivere un'evoluzione particolare di un sistema reale prende il nome di *simulazione*. In questo caso, il modello perde la caratteristica di rappresentazione generale del sistema a favore della capacità di descriverne un caso particolare dovuto alla combinazione di ingressi e uscite che possono essere misurate nella realtà. Se ad esempio, si vuole sapere quanti individui di una popolazione di *Artemia salina* (*Crustacea*) è possibile prelevare in una vasca di allevamento, senza minacciare la futura sopravvivenza della popolazione, sarà necessario scegliere il modello adatto per rappresentare tale sistema e i dati necessari per calibrare il modello rispetto al caso

particolare che si vuole simulare. Il risultato della simulazione darà l'andamento temporale della funzione di stato del modello che verrà verificata tramite il confronto con i dati osservati nel sistema.

1.1 I Sistemi

Il sistema è una porzione della realtà oggetto di studio che, pur essendo costituita da diversi elementi reciprocamente interconnessi e interagenti tra loro e con l'ambiente esterno, reagisce o evolve come un tutto, con leggi proprie. Un sistema è costituito da: la *frontiera*, che distingue cosa è sistema da cosa non lo è, quindi dall'ambiente esterno ad esso; i *componenti interni* (o *parti*, o *subsistemi*), considerati come l'insieme delle parti che sono interconnesse tra loro e formano il sistema; i *flussi* (o *interconnessioni*), che rappresentano i collegamenti e le interazioni tra i componenti interni (struttura del sistema) e le dinamiche con l'ambiente esterno. Tutti i flussi provenienti dall'ambiente esterno passano attraverso la frontiera per raggiungere le componenti interne del sistema. Ad esempio, in una cellula, la membrana può rappresentare la frontiera del sistema: attraverso di essa passano i flussi di nutrienti e composti chimici provenienti dall'ambiente esterno e che raggiungono le parti interne del sistema (nucleo, citoplasma, organi). La classificazione di un sistema dipende dalla sintesi delle caratteristiche che questo presenta in funzione del tipo di interazioni che ha con l'ambiente circostante, della sua natura, della sua struttura interna, e della sua evoluzione nel tempo. Rispetto alle connessioni interne i sistemi possono essere definiti come *sistemi legati*, se i componenti sono collegati tra loro attraverso l'energia di legame che rende stabile il sistema e non richiede ulteriore energia per mantenersi, oppure come *sistemi coerenti*, i cui componenti interni sono collegati dall'ordine della loro dinamica. Questi ultimi sono molto più instabili e per mantenere la coerenza dei processi interni richiedono energia dall'ambiente esterno. A seconda del tipo di flussi che un sistema scambia con l'ambiente esterno i sistemi si distinguono in sistemi chiusi, aperti o isolati. Un sistema si dice *chiuso* se la sua frontiera risulta impermeabile ai flussi di materia ma permette il passaggio dei flussi di energia. Ad esempio, un televisore è un sistema chiuso, che per funzionare acquisisce energia dall'esterno (corrente elettrica) e la usa in funzione delle proprie caratteristiche interne per produrre suoni ed immagini. Un sistema *aperto* è un

sistema che interagisce con l'ambiente che lo circonda e con il quale scambia sia flussi di materia, ed energia. Ad esempio, una pianta è un sistema aperto, che per svilupparsi acquisisce energia (radiazione solare) e materia (nutrienti e acqua) dall'esterno. Infine un sistema si dice *isolato* se non scambia nessun tipo di flusso con l'ambiente esterno: né materia, né energia, né informazione. Questi sono sistemi ideali che non esistono in natura ma sono costruzioni pensate utilizzate soprattutto in fisica per facilitare lo studio dei fenomeni naturali.

Lo stato di un sistema può essere definito come l'insieme dei valori delle grandezze caratteristiche del sistema che ne riassumono la condizione in qualsiasi istante. Se si analizza lo stato del sistema in funzione del tempo, possiamo considerare *statico* quel sistema la cui condizione rimane invariata nel tempo. Come per i sistemi chiusi, quelli statici sono sistemi che non esistono in assoluto, ma possono essere riconosciuti nei casi in cui almeno apparentemente la loro condizione rimane invariata nel tempo. Ad esempio, i continenti possono essere definiti come un sistema statico se si analizzano i loro spostamenti rispetto ad un intervallo di tempo dell'ordine di grandezza paragonabile alla durata della vita umana. Al concetto di statico si contrappone il concetto di sistema *dinamico*, ossia un sistema che evolve nel tempo rispetto ad alcuni parametri: i sistemi fisici che si trasformano al variare della temperatura e della pressione, quelli dei prezzi che si equilibrano al variare del costo dei combustibili o delle materie prime, ecc.

Tutti i sistemi coerenti possono essere classificati come sistemi aperti e dinamici, cioè che interagiscono con l'ambiente e che a causa della variazione nel tempo di queste interazioni variano lo stato in cui si trovano. A seconda della tipologia di variazione temporale delle caratteristiche del sistema è possibile riconoscere i sistemi *continui*, quando la condizione in un certo istante di tempo è diversa da quella nell'istante precedente, per quanto piccolo possa essere l'intervallo di tempo che separa questi due istanti. Un esempio è quello di un aereo in volo che durante il viaggio si sposta con continuità dal luogo di partenza al luogo di destinazione. Se invece consideriamo un sistema dotato di interruttore, questo potrà assumere solo un numero finito di condizioni, diverse una dall'altra, che rimangono stabili per un certo intervallo di tempo, finché non viene imposta una nuova sollecitazione: il sistema in questo caso si definisce *discreto*.

Studio dei sistemi

Lo studio di un sistema ha come obiettivo la comprensione delle caratteristiche e delle regole che ne determinano la dinamica. Secondo il filosofo greco Aristotele, questa conoscenza si può raggiungere attraverso due processi mentali opposti: partendo dall'analisi del singolo caso particolare cerca di stabilire le leggi universali che governano il sistema (*processo induttivo*), partendo da postulati e principi generali attraverso una serie di rigorose concatenazioni logiche, procede verso determinazioni più particolari attinenti alla realtà (*processo deduttivo*). Un esempio di applicazione del metodo deduttivo è riportata in questi tre passaggi logici: tutti gli uomini sono mortali, Socrate è un uomo, Socrate è mortale. La conclusione particolare che riguarda Socrate deriva da due affermazioni più generali, che vengono guidate da un ragionamento esatto per coerenza logica ma che non sono in grado di verificare la validità dei postulati generali. Per Aristotele, il compito di stabilire la validità e l'universalità delle premesse è riservata all'intuizione intellettuale dello studioso, che può avvalersi in un primo momento dell'induzione empirica. Il metodo induttivo basato sulla raccolta dei dati empirici del sistema con la finalità di individuare i fattori che determinano il verificarsi di un particolare fenomeno venne riproposto dal filosofo inglese Francesco Bacone. A questa corrente del metodo induttivo seguì l'empirismo di Locke e ancora lo scetticismo di David Hume, che mise in dubbio la validità delle leggi scientifiche ritenute induttivamente giustificate sulla base dell'esperienza personale a causa della loro formulazione soggettiva e non universale. Il metodo deduttivo è stato rielaborato e rivalutato da Karl Popper (XX secolo), il quale ha ritenuto che da singoli casi particolari non si potesse mai ricavare una legge valida sempre e in ogni luogo, proprio perché non è possibile fare esperienza sull'universale. L'universalità è qualcosa che può solo essere definita a priori e successivamente adattata alla realtà, tanto che ogni conoscenza scientifica ricavata per via empirica è dedotta dai nostri schemi mentali.

L'approccio allo studio dei sistemi viene definito *analitico* se si suddivide il sistema nei diversi sottosistemi che lo compongono e si studiano le singole parti per giungere ai risultati di carattere generale che riguardano l'intero sistema. Il successo della procedura analitica dipende da due condizioni: la prima è che le interazioni tra le parti non esistano, o siano talmente deboli da essere trascurate, la seconda condizione è che le relazioni siano lineari. Facciamo l'esempio di un sistema costituito da tre

resistenze elettriche collegate in serie attraverso le quali passa corrente: se si vuole stimare la tensione ai capi del circuito è sufficiente sommare la differenza di potenziale ai capi delle tre componenti in cui è stato suddiviso il sistema. Secondo la teoria analitica, il sistema si considera scomponibile in parti (le tre resistenze) e la legge che si applica ai tre addendi (la legge di Ohm) è applicabile anche alla somma dei tre elementi collegati in serie. Prendiamo ora in considerazione un gruppo di persone e supponiamo di voler studiare il comportamento dei componenti all'interno del gruppo. Se volessimo applicare il metodo analitico dovremmo definire il carattere di ogni individuo per giungere a conclusioni sulle caratteristiche del gruppo sommando i risultati ottenuti per i singoli individui. In questo caso, le conclusioni formulate con il metodo analitico sarebbero distanti dal comportamento del sistema, in quanto ogni individuo reagisce alle sollecitazioni esterne in maniera differente se inserito in un gruppo o se isolato. Il metodo analitico non tiene conto del condizionamento reciproco (*interazione*) tra gli elementi che lo compongono, cioè del fatto che le persone in gruppo si comportano in maniera differente che da sole. Una nuova metodologia di studio dei sistemi, che tiene conto non solo del comportamento dei singoli elementi che li compongono, ma soprattutto dei condizionamenti che derivano dall'interazione tra di essi prende il nome di approccio *sistemico*. L'interesse è rivolto al funzionamento dell'intero piuttosto che alla descrizione e alla conoscenza delle singole parti. Questo approccio è stato introdotto con la *teoria generale dei sistemi* proposta dal biologo austriaco-americano Ludwig von Bertalanffy e sviluppato grazie alla nascita di nuove teorie come la cibernetica (Wiener, 1948) e la teoria dell'informazione (Shannon, 1948) che hanno come scopo quello di fornire gli strumenti matematico-concettuali per rappresentare il funzionamento organizzato dei sistemi. La teoria dell'approccio sistemico si basa sull'individuazione delle caratteristiche comuni tra i sistemi in quanto tali, delle corrispondenze, degli *isomorfismi* che sono presenti in tutti i sistemi e che possono essere trattati con le stesse tipologie di metodi; lo sforzo è diretto verso la ricerca di questi parallelismi in sistemi che, sotto altri aspetti, sono tra di loro completamente diversi. L'obiettivo della formulazione di una teoria generale dei sistemi risiede nel tentativo di elaborare delle interpretazioni scientifiche e di raggiungere un grado di generalità maggiore di quello relativo alle scienze particolari, promuovendo lo scambio di informazioni tra un settore scientifico e l'altro.

L'Ecosistema e i flussi di energia e materia

Un ecosistema è una porzione di biosfera costituita dagli organismi viventi che interagiscono tra loro e con l'ambiente fisico che li circonda. Per definire un ecosistema e per studiarlo, gli ecologi hanno seguito i due approcci analizzati precedentemente: il concetto di grande sistema avente proprietà che derivano dalle interazioni tra i suoi componenti interni e quello di espressione delle proprietà di organizzazione e regolazione che non possono essere dedotte dallo studio delle singole parti. Così, l'ecologo Clemens all'inizio del XX secolo utilizzò l'approccio sistemico per descrivere le associazioni di piante che si trovano in un ecosistema, mentre Gleson definì le stesse associazioni attraverso la somma delle proprietà delle singole parti. Successivamente, l'ecologo inglese Charles Elton (1926) ipotizzò che l'intera struttura e tutte le attività delle comunità degli ecosistemi dipendano dalla disponibilità di cibo e che esistano catene di organismi legati fra loro dalle risorse trofiche disponibili. In funzione di questo legame vengono distinti gli organismi in produttori primari (piante), consumatori (erbivori), predatori (carnivori) e detritivori. Lo stesso Elton propose la teoria della "piramide dei numeri" come principio organizzatore dominante nella struttura delle comunità, dove si assumeva che salendo la gerarchia dei livelli trofici aumentano in maniera più o meno regolare le dimensioni corporee degli organismi ma diminuisce il numero degli individui. Il fisico Lotka, nel 1925, presentò una concezione termodinamica del funzionamento dell'ecosistema, dove le trasformazioni di massa ed energia ne seguono i principi fondamentali e dimostrò che il comportamento di interi sistemi poteva essere descritto per mezzo delle interazioni dei loro componenti. Il termine "ecosistema" venne coniato dall'ecologo inglese Arthur Tansley (1935) che scrisse: «Il concetto fondamentale è l'intero sistema (nel senso della fisica), comprendente non soltanto il complesso degli organismi, ma anche l'intero complesso dei fattori fisici che formano ciò che chiamiamo ambiente [...] Sebbene gli organismi possano richiedere il nostro interesse principale, quando cerchiamo di pensare a livello fondamentale non possiamo distinguerli dal loro ambiente particolare, con cui formano un unico sistema fisico». Successivamente, Raymond Lindeman (1942) studiò l'ecosistema in funzione della capacità di convertire l'energia, analizzandone il flusso nei livelli trofici e il rendimento ecologico degli organismi che li compongono. Sotto la

spinta della teoria proposta da Lindeman, l'ecologo Eugene Odum (1969) sviluppò una teoria sull'ecosistema basata sull'approccio sistemico, nella quale poneva l'accento sulle proprietà generali dell'ecosistema senza la necessità di documentarne tutti i meccanismi e le interazioni interne. Vennero utilizzati dei traccianti radioattivi per seguire i percorsi dei flussi di energia e materiali nelle barriere coralline, ed analizzando i risultati di questi esperimenti è stato possibile definire il percorso dei flussi di energia e materia in molti ecosistemi, suggerendone il funzionamento generale.

Ogni ecosistema è costituito da una comunità di organismi e fattori fisico-chimici con i quali si vengono a creare delle interazioni reciproche, come in un sistema aperto, dinamico e continuo, che si basano sui flussi di energia e sulla circolazione di materia tra componente abiotica e biotica. L'*energia* che fluisce attraverso gli ecosistemi è fornita dalla radiazione solare che arriva sulla Terra. Il bilancio tra la radiazione solare in entrata e radiazione in uscita dal sistema determina l'energia disponibile per guidare i fenomeni climatici e per la formazione di materia organica. Il clima, infatti, è uno dei fattori che influenzano fortemente la distribuzione globale dei diversi ecosistemi (Chapin et al., 2002). Ad esempio, la temperatura e l'acqua disponibile in un ecosistema sono due variabili che determinano il tasso con cui molte reazioni biologiche e chimiche possono avvenire. Questi tassi controllano alcuni dei processi critici degli ecosistemi, come la produzione di materia organica da parte di piante e la decomposizione da parte dei microbi. Inoltre, gli altri parametri meteorologici sono in grado di agire sulla trasformazione delle rocce e la formazione del suolo, che a loro volta influenzano la struttura dell'ecosistema. L'energia della radiazione solare permette lo sviluppo della componente biologica dell'ecosistema attraverso il processo di fotosintesi, che la sfrutta per fissare il carbonio in composti organici e racchiudere in questi legami l'energia assimilata. La formazione di glucosio ed altri composti organici permette di accumulare l'energia nei tessuti degli organismi e di liberarla successivamente attraverso i processi metabolici.

La componente biotica è costituita da organismi vegetali ed animali che tendono a formare tra loro associazioni naturali (comunità biologiche) e sono legati in unità funzionali per mezzo delle relazioni alimentari che determinano i flussi di *materia* all'interno dell'ecosistema. Queste relazioni hanno una *struttura* nella quale è possibile distinguere diversi livelli che si susseguono in quella che prende il nome di catena

trofica. Ogni anello (o livello) della catena è collegato al precedente e al successivo in funzione degli organismi che lo popolano. Negli ecosistemi si distinguono due catene principali che vengono percorse dai flussi di materia: la catena del pascolo e quella del detrito. La catena del *pascolo* si basa sull'assorbimento dei minerali e dei nutrienti da parte degli organismi fotosintetici (definiti produttori primari). Questi, a loro volta, vengono consumati, in un'accezione semplificata, dagli erbivori (ovvero i consumatori primari o produttori secondari), che sono in grado di metabolizzare la materia vegetale e assimilare l'energia in essa raccolta. Il livello successivo è occupato dai carnivori, ossia i consumatori secondari (o produttori terziari). Il passaggio di materia attraverso i diversi livelli segue la struttura che prende il nome di catena alimentare. Più complessa è l'analisi del reticolo trofico che considera singolarmente l'insieme delle unità tassonomiche presenti in un ecosistema, non oggetto del presente lavoro. Ad ogni trasferimento tra un livello e il successivo della catena trofica, parte dell'energia viene persa dall'ecosistema attraverso i meccanismi di respirazione e canalizzata lungo la catena del *detrito*. Quest'ultima si basa sul processo di decomposizione della materia organica morta, sia di origine vegetale che animale, attraverso il quale, elementi come anidride carbonica e nutrienti, vengono estratti dal detrito e rimessi a disposizione dell'ecosistema. Senza questo processo, infatti, si accumulerebbero grandi quantità di materia organica morta, e la gran parte dei nutrienti in essa presenti non sarebbe disponibile per le piante e non verrebbe reintegrata l'anidride carbonica nell'atmosfera. La decomposizione del detrito organico è data dall'interazione tra fenomeni fisici e chimici che avvengono all'interno o all'esterno degli organismi viventi ed è il risultato di tre tipi di processi che hanno controlli e conseguenze diverse. La *lisciviazione* è il processo attraverso il quale la porzione di materia organica morta solubile viene separata (grazie all'azione dell'acqua) e reimpressa nell'ambiente. Questa soluzione può percorrere tre strade: essere assorbita dagli organismi, reagire con i minerali presenti nel suolo o andare persa uscendo dal sistema. La *frammentazione* meccanica del detrito da parte degli animali (ma anche da agenti fisici come la corrente dei fiumi che agisce sul detrito fogliare) è il processo che determina la riduzione delle dimensioni delle particelle di materia organica morta e permette di esporre una porzione maggiore di superficie alla colonizzazione microbica (batterica e fungina). Il terzo processo di decomposizione della materia organica morta è l'*alterazione chimica* dovuta

principalmente all'azione di batteri e funghi che sono in grado di assimilarla e produrre composti metabolici di scarto che ne permettono la rielaborazione. I funghi, con i loro enzimi, sono in grado di decomporre la maggior parte dei composti organici delle piante e risultano competitivi rispetto all'azione dei batteri per quei tessuti che sono poveri di nutrienti in quanto sono in grado di utilizzare l'azoto e il fosforo che sono presenti nell'ambiente esterno. I batteri, grazie alle dimensioni ridotte e ad un maggiore rapporto superficie-volume, sono capaci di assorbire i substrati solubili e crescere molto rapidamente. Il livello immediatamente superiore della catena trofica basata sul detrito è composto da organismi che sono in grado di nutrirsi di funghi, batteri e detrito condizionato per assimilarne l'energia e la materia in essi contenuta.

1.2 I Modelli

I modelli sono strumenti sviluppati dall'uomo per rappresentare un sistema in maniera semplificata. Il grado di semplificazione, gli elementi e le caratteristiche del sistema che si vogliono rappresentare, gli strumenti che si utilizzano per formularli, sono scelte soggettive fatte dal modellista e dipendono sia dalle finalità per la quali si vuole rappresentare il sistema, sia dalle conoscenze e dagli strumenti disponibili al momento dello sviluppo del modello. La rappresentazione può riguardare i fenomeni del sistema, oppure riassumere ed organizzare un insieme di dati. Questo obiettivo può essere raggiunto utilizzando diversi modi e metodi: ad esempio, alcuni modelli sono repliche *in scala* ridotta (o allargata) del sistema e vengono definiti “modelli veri” (Achinstein, 1968). Nella realtà non esistono modelli perfettamente fedeli al sistema, la fedeltà è sempre limitata ad alcuni degli aspetti del sistema e non a tutti. Così, ad esempio un modello in scala ridotta di un palazzo (plastico) ne può riprodurre le caratteristiche formali, ma non i materiali di cui è costituito e il funzionamento degli impianti interni. Altri sono *modelli ideali*, ossia che rappresentano dei sistemi in cui vengono modificate alcune caratteristiche con l'obiettivo di renderne più semplice la trattazione. Tra questi modelli si distinguono i modelli aristotelici, che prevedono l'eliminazione di proprietà che non sono necessarie per capire il sistema oggetto di studio e permettono di focalizzare l'attenzione su altri aspetti che vengono isolati nel sistema, e quelli galileiani che propongono la distorsione di alcune caratteristiche del

sistema per semplificarne la struttura complessa. Secondo Hughes (1997) l'apprendimento attraverso l'uso dei modelli si svolge in tre fasi: la prima prevede la *definizione* delle analogie tra gli elementi del modello ed il sistema che si vuole studiare; la seconda è la *dimostrazione* delle conclusioni teoriche alle quali si può arrivare attraverso lo sviluppo dei risultati del modello; la terza permette di prevedere l'andamento del sistema attraverso l'*interpretazione* dei risultati e della struttura del modello. La comprensione del modello avviene in due momenti: durante la costruzione ed con la sua manipolazione (Morgan, 1999). Una volta esplorate le sue caratteristiche attraverso queste due fasi è possibile sfruttare le corrispondenze tra le proprietà del sistema e quelle rappresentate dal modello.

La costruzione di un modello si basa sull'assunzione che lo *stato* di ogni sistema in ogni momento può essere caratterizzato attraverso la descrizione dei suoi cambiamenti nel tempo. Lo stato di un sistema è definito come la condizione in cui esso (o una sua caratteristica) si trova in un determinato istante ed è esprimibile quantitativamente attraverso un numero. La scelta della caratteristica (o delle caratteristiche) da utilizzare come indicatore dello stato del sistema è soggettiva e dipende dalle conoscenze e dagli obiettivi che si pone il modellista nella costruzione della sua rappresentazione semplificata della realtà. Ad esempio, se il sistema di nostro interesse è un albero, è necessario indicare quale caratteristica verrà utilizzata per indicarne lo stato: l'altezza del fusto, la lunghezza delle radici, lo stadio del ciclo vitale in cui si trova in un determinato istante, la produzione di biomassa giornaliera ecc. Le caratteristiche che vengono utilizzate per indicare lo stato del sistema prendono il nome di *variabili di stato* e costituiscono le incognite dei modelli. Le variabili di stato sono la risposta del sistema alle sollecitazioni che provengono dall'ambiente esterno: tali sollecitazioni si definiscono in linguaggio modellistico *variabili forzanti*. Ad esempio, per le popolazioni di insetti, i tempi di sviluppo degli individui per il passaggio da uno stadio all'altro del ciclo vitale sono guidati dalla temperatura alla quale gli individui vivono e che quindi rappresenta la variabile forzante del modello.

Se si considera l'andamento nel tempo delle variabili di stato si individuano due categorie di modelli: quelli *statici*, dove lo stato non varia nel tempo, e quelli *dinamici*, che rispondono alle sollecitazioni esterne variando nel tempo. In questa seconda categoria, è possibile distinguere i modelli *discreti*, quando la variabile tempo viene

suddivisa in intervalli regolari, da quelli *continui*, dove la variabile tempo viene considerata senza suddivisioni. La rappresentazione di un sistema attraverso un modello richiede l'*identificazione* delle parti del sistema di nostro interesse e delle caratteristiche dell'ambiente esterno. Un modello che permette di rappresentare graficamente il sistema distinguendo il ruolo che svolgono le sollecitazioni esterne su di esso è il modello grafico detto *schema a blocchi* (Figura 1.1).

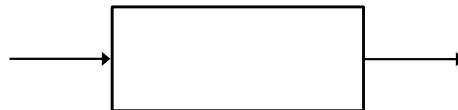


Figura 1.1 – Rappresentazione grafica del modello *schema a blocchi*: il rettangolo definisce la frontiera del sistema che si vuole rappresentare, le frecce in ingresso e le frecce in uscita descrivono direzione e verso degli scambi di energia, materia, informazione tra sistema ed ambiente esterno.

Il rettangolo vuoto rappresenta il sistema, la linea nera ne definisce la *frontiera*, esternamente ad essa c'è l'ambiente con il quale il sistema interagisce. Le frecce in entrata sono gli *ingressi* (di materia, o energia, o informazione, ecc.) che provengono dall'ambiente ed entrano nel sistema, ovvero le sollecitazioni esterne alle quali il sistema è sensibile. Le frecce in uscita rappresentano le *uscite* dalla frontiera, cioè le risposte del sistema alle sollecitazioni esterne in funzione delle caratteristiche interne. Questo tipo di rappresentazione è ancora semplicemente descrittiva, serve al modellista per ordinare le idee, dichiarare quali sono le caratteristiche del sistema che si vogliono trattare e quindi supportare la costruzione del modello matematico.

Il modello matematico

Il modello matematico organizzato sotto forma di equazioni, definisce le caratteristiche che determinano il funzionamento del sistema attraverso: i parametri, le variabili forzanti, le variabili di stato, gli ingressi e le uscite dalla frontiera. La matematica ha un linguaggio proprio e conciso fatto di simboli ed operazioni che è molto diverso dal linguaggio parlato. Nei linguaggi comuni le parole sono sovrabbondanti: una parola indica più cose ed una stessa cosa è indicata da più parole ed i connettivi tra parole (verbi, congiunzioni, ecc.) hanno spesso significati differenti. Ciò fa sì che un ragionamento fatto tramite un linguaggio comune non risulti stringente ed

univoco. In matematica, le cui parole sono quantità, ad ogni quantità corrisponde un *simbolo* (spesso una lettera dell'alfabeto) ed i connettivi tra simboli (*operazioni*, anch'esse espresse con simboli) portano ad una sola conclusione (*risultato*). La matematica è una branca della logica e la logica tratta delle relazioni formali tra affermazioni (o proposizioni) e deduzioni. Per la logica, ciò che è vero o falso dipende solo dalla forma con cui due o più proposizioni sono legate tra loro, ne segue che una verità logica è vera indipendentemente dalla materia trattata (Whitehead and Russel, 1910). I modelli matematici sono i più adatti a descrivere la dinamica dei sistemi perché in natura non esiste cosa più variabile del pensiero e la matematica è pensiero logico puro. Il modello matematico è il modello concettuale più rigoroso che può essere formulato usando gli strumenti della logica.

Nella costruzione di un modello matematico, la criticità iniziale consiste nel valutare le ipotesi che vengono formulate per descrivere il sistema. Ad esempio, le assunzioni fatte dal modellista nella scelta del posizionamento della frontiera del sistema che si vuole riprodurre, distinguono di fatto quali sono i processi da includere nel modello e quali eventi rappresentare come variabili forzanti esterne che agiscono su di esso. Le equazioni del modello matematico rappresentano quantitativamente le assunzioni e le ipotesi che semplificano il sistema reale. I sistemi di equazioni sono definiti tramite *parametri* e *variabili* che possono essere stimati, i primi, attraverso il confronto con i dati raccolti nel sistema reale (*stima dei parametri*), le seconde, in funzione dell'interazione tra il comportamento del sistema di equazioni del modello e i risultati che il modello produce (*calibrazione*). I risultati di queste procedure permettono di stabilire l'efficienza del modello nel rappresentare il sistema e di assicurare che tutti i dettagli siano giustificati dai dati disponibili. Dopo la calibrazione del nuovo modello matematico, attraverso la procedura di *analisi di sensibilità*, si studiano le soluzioni del modello in funzione della variazione dei valori dei parametri. L'analisi di sensibilità è uno strumento utile per approfondire la conoscenza del modello, il significato dei parametri e del loro effetto sul risultato ottenuto. A seconda della modalità in cui viene definita la soluzione del modello è possibile distinguere i modelli matematici in *deterministici*, quando il risultato viene espresso con le unità di misura delle grandezze rappresentate nel modello, e in *stocastici*, se le variabili del sistema vengono descritte in funzione di probabilità. Entrambi i modelli sono da

considerare dinamici, e descrivono l'evoluzione temporale dello stato del sistema e delle sue grandezze.

L'approccio per la formulazione di un modello matematico può essere distinto in due categorie: *meccanicista* ed *empirico* (Thornley, 1976). Nel primo approccio, il modello rappresenta la struttura del sistema attraverso la suddivisione in più sottosistemi e descrive il comportamento dell'intero in relazione al funzionamento delle singole parti che lo compongono e delle loro interrelazioni. Del sistema vengono quindi studiate le parti di cui è composto, analizzate individualmente e successivamente collegate tra loro per descrivere il fenomeno nella sua interezza. L'approccio *empirico* consiste invece nello sviluppare un modello matematico senza cercare di riprodurre la struttura e le connessioni tra gli elementi che lo costituiscono, bensì analizzando i dati sperimentali e ipotizzando una funzione che sia in grado di descriverne l'andamento. L'interesse primario è di rappresentare la risposta del sistema alle sollecitazioni esterne, dando minore importanza ai meccanismi che la determinano. Spesso viene utilizzato per riassumere grandi quantità di dati che provengono da esperimenti riguardanti i sistemi più complessi, in cui la conoscenza dei fenomeni che li costituiscono è carente e non è possibile rappresentarli con l'approccio *meccanicista*. Anche se l'approccio *empirico* può sembrare meno rigoroso rispetto a quello *meccanicista*, spesso viene utilizzato nella fase preliminare dello studio del sistema: nel caso in cui i risultati ottenuti con il modello *empirico* siano coerenti con i dati sperimentali potrebbe essere giustificato lo sforzo per ottenere un modello che guardi più ai meccanismi e alla struttura del sistema piuttosto che alla descrizione della distribuzione dei dati sperimentali.

Modelli matematici algebrici e dinamici

Consideriamo un sistema (Figura 1.2) sul quale agisce una sollecitazione esterna indicata con una freccia rivolta verso la frontiera col simbolo $x(t)$: la risposta del sistema a questa sollecitazione è descritta con una freccia in uscita rispetto alla frontiera con il simbolo $y(t)$ e la sua entità dipende dall'azione del sistema sulla sollecitazione che prende il nome di *funzione di trasferimento* (indicata con la lettera f). Nella costruzione del modello matematico del sistema di Figura 1.2, si considera che la sollecitazione in ingresso e la risposta in uscita variano nel tempo, la funzione f agisce sulla variabile $x(t)$ e solo dalla sua azione dipende la risposta $y(t)$, tanto che è possibile scrivere:

$$y(t) = f[x(t)] \quad (1.1)$$

Che rappresenta l'equazione generale dei *modelli algebrici*. La caratteristica comune di questi modelli è che l'azione esercitata sulla sollecitazione in ingresso non dipende dal tempo, in quanto la funzione di trasferimento resta sempre la stessa e si mantiene costante: non è influenzata né dal tipo o dall'entità della sollecitazione, né da cambiamenti del sistema, né dall'ambiente esterno. Un esempio di sistema che può essere rappresentato con un modello algebrico è lo specchio che agisce sulla luce in arrivo (sollecitazione) respingendola indietro (reazione) rispetto al verso di provenienza.

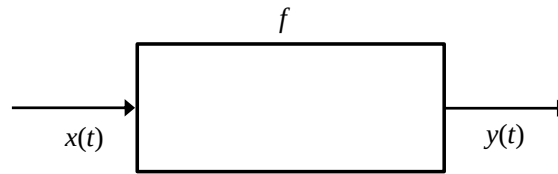


Figura 1.2. Schema grafico di un modello algebrico. Il rettangolo indica la frontiera che definisce il sistema, la freccia in ingresso (con il simbolo $x(t)$) rappresenta la sollecitazione che agisce sul sistema mentre quella in uscita (con $y(t)$) è la risposta del sistema in relazione alla funzione di trasferimento f .

Ogni modello algebrico è caratterizzato da una propria funzione di trasferimento che è diversa da quella degli altri sistemi ed ogni funzione per agire sulla sollecitazione deve essere tradotta in un'operazione matematica. Spesso, l'ingresso del sistema coincide con la causa e l'uscita con l'effetto e spesso è noto l'effetto e si vuole risalire alla causa che l'ha generato. In questo caso, il modello matematico (1.1) può essere presentato nella forma:

$$x(t) = f'[y(t)] \quad (1.2)$$

dove f' sarebbe la funzione di trasferimento dall'uscita all'ingresso. La (1.2) mostra che se è noto l'andamento temporale della risposta di un sistema algebrico, si può risalire all'andamento temporale della sollecitazione che l'ha causata e quindi al valore che essa aveva in un tempo passato o avrà in un tempo futuro.

I modelli algebrici possono descrivere quei sistemi le cui caratteristiche non variano nel tempo e le cui uscite sono determinate dai contemporanei valori degli ingressi. Esiste invece, una vasta categoria di sistemi naturali le cui caratteristiche sono modificate dai flussi in ingresso in maniera variabile nel tempo: questi sistemi vengono rappresentati attraverso i *modelli dinamici*. La caratteristica principale di questi modelli

è data dalla *funzione di stato* $G(t)$ variabile istante per istante (Figura 1.3). Nei modelli dinamici la funzione di stato descrive matematicamente la caratteristica del sistema come fa la funzione di trasferimento nei modelli algebrici, con la differenza che nel primo caso la caratteristica varia nel tempo mentre nel secondo rimane costante. Inoltre, essendo i modelli algebrici un caso particolare (e più semplice) dei modelli dinamici, mentre i primi possono essere descritti attraverso una sola equazione, per i secondi devono essere formulate almeno due equazioni, che messe a sistema danno:

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = x(t) - y(t) \\ y(t) = f[G(t)] \end{cases} \quad (1.3)$$

dove la prima equazione è detta *equazione differenziale* e presenta la derivata temporale della funzione di stato, ossia definisce la variazione nel tempo della $G(t)$ come differenza tra ciò che entra e ciò che esce dal sistema (*equazione di conservazione*).

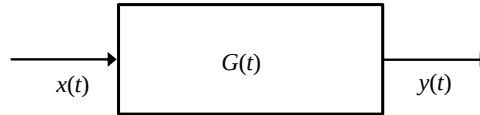


Figura 1.3. Schema grafico di un modello dinamico. Il rettangolo indica la frontiera che definisce il sistema, la funzione di trasferimento è variabile nel tempo, $G(t)$, così come i flussi in ingresso $x(t)$ ed in uscita $y(t)$.

La seconda equazione prende il nome di *equazione dinamica* e stabilisce in che modo ciò che esce dal sistema dipende dalla funzione di stato in quell'istante. Se consideriamo questa relazione di tipo lineare la (1.3) può essere riscritta come:

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = x(t) - y(t) \\ y(t) = a \cdot G(t) + b \end{cases} \quad (1.4)$$

E nel caso particolare in cui $b=0$ e $x(t)=0$, ossia il flusso in ingresso è nullo tanto che il sistema non riceve sollecitazioni dall'esterno la (2.4) diventa:

$$\begin{cases} \frac{dG(t)}{dt} = -y(t) \\ y(t) = a \cdot G(t) \end{cases} \quad (1.5)$$

Sostituendo la seconda equazione nella prima il sistema (1.5) si riduce in:

$$\frac{dG(t)}{dt} = -a \cdot G(t) \quad (1.6)$$

il risultato finale del modello dinamico lineare:

$$G(t) = G(0) \cdot e^{-at} \quad (1.7)$$

ossia l'andamento temporale della funzione di stato $G(t)$ se sono noti il valore iniziale $G(0)$ e il valore della costante a che indica la velocità con cui il sistema si svuota. L'andamento grafico della funzione (1.7) è riportato in Figura 1.4 dove le tre curve esponenziali partono dallo stesso valore iniziale $G(0)$, ma sono ottenute con tre valori differenti delle costanti ($a_1 < a_2 < a_3$).

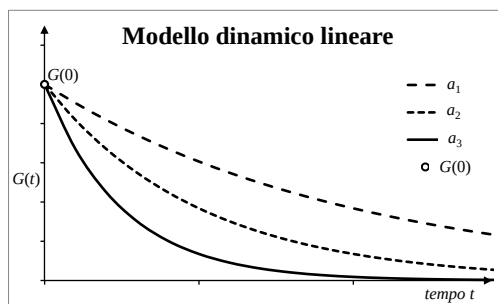


Figura 1.4. Soluzione grafica del modello dinamico lineare. Le linee del grafico tracciano la traiettoria nel tempo della funzione di stato $G(t)$ del modello dinamico definito con il sistema (1.5). Il valore iniziale, $G(0)$, è uguale per tutti e tre i risultati, mentre per i parametri vale la relazione $a_1 < a_2 < a_3$.

Modelli matematici in Ecologia

Come in tutti i sistemi anche gli ecosistemi naturali contengono un numero troppo elevato di sottosistemi e una varietà troppo vasta di interazioni che sia traducibile con un modello. Gli studi in ecologia fanno largo uso di modelli biologici, ossia di organismi viventi semplici e profondamente studiati (*Daphnia*, *Drosophila*, *Tribolium*, ecc.) che costituiscono utili intermediari fra i modelli matematici e gli ecosistemi naturali. L'associazione tra modello biologico e matematico è un passaggio importante per la comprensione e la formulazione di una teoria degli ecosistemi. Ad esempio, gli studi sperimentali hanno dimostrato l'esistenza di interazioni e correlazioni tra specie, e di un equilibrio dinamico che dipende dalle condizioni esterne e interne alle specie stesse. L'applicazione di strumenti matematici a tali problemi ha svolto un ruolo importante nello sviluppo di teorie innovative e nella comprensione dei fenomeni, fornendo modelli in grado di essere modificati in funzione delle nuove conoscenze biologiche raggiunte. Nel definire il rapporto tra biologia e matematica, il ricercatore russo Gause mette in

evidenza come sia fondamentale per risolvere un problema biologico l'uso della procedura sperimentale. Tuttavia, per studiare a fondo la natura di questi fenomeni è necessario combinare tale metodo con quello qualitativo e descrittivo del modello matematico al fine di costruire uno dei più potenti strumenti di indagine della scienza contemporanea. Lo studio matematico dei problemi riguardanti l'ecologia e la biologia ha avuto inizio intorno al diciottesimo secolo con i contributi isolati di Bernoulli, Eulero, Malthus e Verhulst, ma è solo all'inizio del ventesimo secolo, sotto la spinta di ricercatori come Lotka, Volterra e McKendrick, che tali problemi iniziarono ad essere affrontati sistematicamente con l'obiettivo di costruire una teoria dei fenomeni biologici analoga a quella dei fenomeni fisici. In questo periodo vengono formulati i modelli degli ecosistemi e delle popolazioni che verranno utilizzati come prototipo della teoria biologica.

Il modello dinamico di Malthus (1798)

La popolazione è definita come l'insieme di individui della stessa specie che vivono nello stesso posto e nello stesso tempo. Per descrivere l'evoluzione nel tempo di una popolazione, ossia la variazione del numero di individui di cui è composta, l'economista Thomas Robert Malthus (1798) sviluppa un modello matematico lineare. Questo è il modello più semplice che si può applicare alla crescita di una singola popolazione, si basa su ipotesi che si applicano ad una situazione ideale, riproducibile in laboratorio per le specie di organismi semplici e in natura in periodi di tempo sufficientemente limitati. Per essere descritta con il modello di Malthus la popolazione deve essere: *omogenea*, gli individui che la compongono si possono considerare identici; *isolata*, non soggetta ad immigrazione ed emigrazione; vivere in un *habitat invariante*, le risorse a disposizione non sono influenzate da fattori esterni e non risultano limitanti per la sua sopravvivenza.

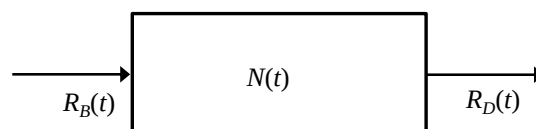


Figura 1.5. Rappresentazione grafica del modello di Malthus: $N(t)$ è la funzione di stato descritta dal numero di individui della popolazione, $R_B(t)$ il numero di individui nati mentre $R_D(t)$ il numero di individui morti al tempo t .

Il modello è presentato graficamente con lo schema a blocchi di Figura 1.5, dove con $N(t)$ si indica la funzione di stato incognita del modello (numero di individui della popolazione) e con $R_B(t)$ e $R_D(t)$ rispettivamente il flusso in ingresso espresso come numero di individui nati ed il flusso in uscita, ovvero il numero di individui morti. Matematicamente il modello viene descritto dal sistema di equazioni:

$$\begin{cases} \frac{dN(t)}{dt} = R_B(t) - R_D(t) \\ R_B(t) = B \cdot N(t) \\ R_D(t) = D \cdot N(t) \end{cases} \quad (1.8)$$

Dove le equazioni di dinamica sono due e descrivono la relazione tra i nuovi nati e i morti della popolazione rispetto al numero di individui presenti in base al tasso giornaliero di natalità B ed il tasso giornaliero di mortalità D . Sostituendo le due equazioni dinamiche in quella di conservazione, e si ha:

$$\frac{dN(t)}{dt} = (B - D) \cdot N(t) \quad (1.9)$$

E considerando $(B - D) = a$ la (1.9) risulta uguale alla (1.6) a meno del segno, da cui si deduce che la soluzione analitica del modello è:

$$N(t) = N(0) \cdot e^{(B-D)t} \quad (1.10)$$

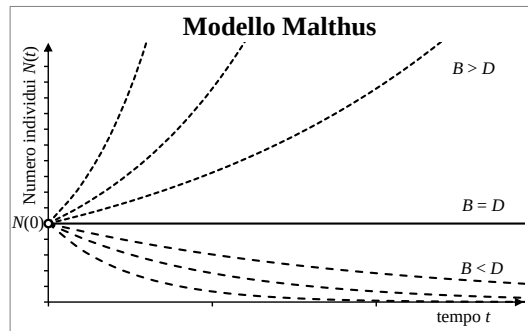


Figura 1.6. Soluzione grafica del modello di Malthus: $N(0)$ è il numero di individui iniziale della popolazione, le linee punteggiate sono le traiettorie del modello nel caso in cui il tasso di natalità è maggiore del tasso di mortalità ($B > D$); la linea continua si ha per $B = D$; le linee tratteggiate sono ottenute per $B < D$.

Il modello di Malthus permette tre tipi di soluzioni diverse a seconda del risultato del coefficiente dell'esponenziale $(B - D)$ e quindi della relazione tra il tasso di natalità e

quello di mortalità: se il primo è maggiore del secondo la popolazione crescerà in maniera esponenziale, se è minore invece diminuirà in maniera esponenziale ed infine se le nascite equivalgono i morti la numerosità della popolazione rimarrà invariata nel tempo.

L'esperienza di Vito Volterra

Nello sviluppo dei modelli matematici in ecologia, un grande contributo è stato apportato dal matematico italiano Vito Volterra. Nella prefazione del suo libro del 1927 “Variazioni e fluttuazioni del numero d’individui in specie animali conviventi”, esprime le idee sul trattamento matematico dei problemi di ecologia delle popolazioni. In particolare suggerisce la procedura attraverso la quale impostare lo sviluppo di un modello di popolazione e i vantaggi portati dall’uso della matematica. Per poter trattare il sistema, Volterra suggerisce di partire da ipotesi che, pur essendo lontane dalla realtà, siano in grado di darne un’immagine approssimata. Dalla prima descrizione a parole del sistema, si passa alla traduzione in linguaggio matematico. Questa traduzione conduce all’utilizzo di equazioni differenziali alle quali è possibile applicare i metodi dell’analisi matematica e che porteranno a formulare ipotesi molto più avanzate di quelle raggiungibili seguendo il semplice ragionamento. Anche se la rappresentazione matematica potrà sembrare in un primo momento grossolana, o troppo semplificata, si ha il vantaggio di poter applicare il calcolo e verificare quantitativamente, o qualitativamente, se i risultati ottenuti con il modello corrispondano ai dati sperimentali e quindi misurare la rappresentatività delle ipotesi formulate. Per facilitare il compito del calcolo, inoltre, è necessario schematizzare il fenomeno isolando le azioni che si vogliono esaminare, supponendole funzionare da sole e trascurando le altre. Ad esempio, se il sistema riguarda l’andamento del numero di individui di una popolazione, questo dipende sia dalle condizioni degli individui che la compongono che da quelle ambientali: una prima approssimazione considera solo quelle degli individui, come voracità e riproduttività, ponendosi nelle condizioni ideali in cui queste cause agiscono e tutte le altre vengono trascurate. Solo dopo un primo riscontro della validità di queste ipotesi è possibile sviluppare nuovi modelli che siano in grado di tenere conto anche delle altre condizioni.

L'esperienza di Volterra fa riferimento alla formulazione di un modello matematico in grado di analizzare le fluttuazioni delle quantità pescate di pesci prima, durante e dopo il periodo di guerra. La spiegazione matematica di tali fluttuazioni era stata richiesta dal biologo Umberto D'Ancona, che era in possesso dei dati sperimentali. Entrambi i ricercatori lavorarono in maniera indipendente, ognuno con i propri strumenti (matematici e sperimentali), ed arrivarono a risultati concordanti: la pesca perturba il sistema naturale di variazione di due specie, una delle quali si nutre dell'altra, facendo diminuire il numero di individui della specie mangiante ed aumentare quella mangiata. Mentre D'Ancona osservò questo fenomeno raccogliendo dati sperimentali, Volterra formulò un modello matematico che potesse rappresentarlo. Il primo passo fu quello di scegliere di descrivere la relazione fra una specie mangiata e l'altra che mangia, senza prendere in considerazione l'effetto di altri fattori esterni (ad esempio la guerra). Per iniziare con la formulazione del modello matematico, Volterra ipotizzò due casi particolari: *i*) due specie che si trovano da sole in uno stesso ambiente e si contendono il medesimo nutrimento, *ii*) due specie in cui una si accresce continuamente perché trova sufficiente nutrimento e l'altra si esaurirebbe per mancanza di esso, ma che unita alla prima vive a spese di questa. Il primo caso viene risolto formulando un sistema di equazioni differenziali per le quali è possibile calcolare le soluzioni che indicano le leggi con le quali le due specie si accrescono o diminuiscono con andamento asintotico. Nel secondo caso il calcolo prevede il formarsi di fluttuazioni ciclico-periodiche delle due specie delle quali è possibile determinare il periodo. Queste fluttuazioni e i loro periodi dipendono da tre leggi generali alle quali Volterra arriva attraverso l'analisi matematica del sistema di equazioni differenziali formulato: *i*) le fluttuazioni delle due specie sono periodiche e il periodo dipende dai coefficienti di accrescimento, di esaurimento e dalle condizioni iniziali; *ii*) le medie dei numeri di individui delle due specie sono costanti qualunque siano i valori iniziali dei numeri di individui delle due specie finché si mantengono costanti i coefficienti caratteristici delle due specie; *iii*) la perturbazione prodotta nelle quantità medie delle due specie da un'azione esterna fa prevedere un accrescimento della specie mangiata e una diminuzione dell'altra. Queste tre leggi sono state calcolate e successivamente confermate dall'analisi dei dati sperimentali sulla pesca proposti da D'Ancona: la traduzione della descrizione del sistema in linguaggio matematico e l'applicazione dei

metodi di analisi ha permesso a Volterra di formulare le leggi che spiegano il comportamento del sistema osservato sperimentalmente e di arrivare a conclusioni che non sarebbe stato possibile ottenere con l'analisi statistica dei dati.

Modello di due specie una delle quali si nutre dell'altra (Volterra, 1927)

Lo sviluppo del modello matematico segue il percorso indicato da Volterra (1927). Il sistema che si vuole rappresentare con il modello è costituito da due specie: una ha risorse illimitate di nutrimento mentre l'altra si nutre esclusivamente della prima. Si considerano le due specie con numerosità variabili con continuità nel tempo (Figura 1.7) e si indicano con N_1 e N_2 (il simbolismo per esteso delle due numerosità ha la forma: $N_1(t)$ e $N_2(t)$ in quanto entrambe indicano il numero di individui in funzione del tempo).

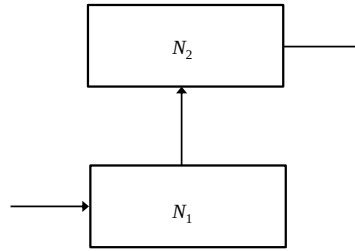


Figura 1.7. Rappresentazione grafica del modello di Volterra (1927). La freccia in ingresso al rettangolo contrassegnato con N_1 rappresenta il flusso di individui della prima popolazione che nascono grazie alla presenza di risorse illimitate, quella in uscita descrive il numero di individui N_1 che viene consumato da N_2 ed individua il flusso in ingresso alla popolazione N_2 . Infine, la freccia in uscita dal rettangolo contrassegnato con N_2 rappresenta il flusso di individui che muoiono.

La prima specie in condizioni di isolamento ha coefficiente di accrescimento positivo ($\varepsilon_1 > 0$), mentre la seconda, nelle stesse condizioni si esaurirebbe per mancanza di nutrimento e quindi il suo coefficiente di accrescimento viene considerato con segno negativo ($-\varepsilon_2$). In forma matematica, se ognuna delle due specie fosse isolata, si possono scrivere le due equazioni:

$$\frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 N_1 \quad ; \quad \frac{dN_2}{dt} = -\varepsilon_2 N_2 \quad (1.11)$$

che possono essere risolte singolarmente seguendo la procedura adottata per il modello di Malthus. Se invece consideriamo che la seconda si nutre della prima, ε_1 diminuirà tanto più quanto più saranno numerosi gli individui della seconda specie, mentre $-\varepsilon_2$

crecerà tanto più quanto più numerosi saranno gli individui della prima specie. Per rappresentare questo fenomeno in maniera più semplice si suppone che ε_1 diminuisca proporzionalmente ad N_2 nella misura $\rho_1 N_2$, mentre $-\varepsilon_2$ cresca proporzionalmente ad N_1 nella misura $\rho_2 N_1$. La dipendenza lineare dei coefficienti di accrescimento e di esaurimento rispetto alle numerosità si giustifica mediante il calcolo delle probabilità di incontro degli individui delle due specie. Introducendo queste modifiche nelle due equazioni (1.11) e riunendo a sistema si ottiene:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \rho_1 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (-\varepsilon_2 + \rho_2 N_1) N_2 \end{cases} \quad (1.12)$$

dove ε_1 ed ε_2 sono i *coefficienti di natalità e di mortalità* rispettivamente della prima e della seconda specie; ρ_1 e ρ_2 dipendono sia dalla capacità degli individui della prima specie di difendersi dalla seconda (*coefficiente di difesa*), che di quelli della seconda di attaccare (*coefficiente di voracità* o di offesa). Se la capacità offensiva della seconda specie sarà in progresso, i valori di questi due coefficienti aumenteranno, al contrario, se ad aumentare è la capacità difensiva della prima allora i coefficienti diminuiranno. La dinamica del sistema (1.12) si ottiene se le due equazioni sono soddisfatte *contemporaneamente*. Per facilitare lo sviluppo del sistema, si considerano tutti i coefficienti positivi (verranno cambiati nuovamente alla fine dei calcoli in funzione delle ipotesi formulate per arrivare alla definizione del sistema (1.12)) e si ottiene:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 N_1 + \rho_1 N_2 N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_2 N_2 + \rho_2 N_1 N_2 \end{cases} \quad (1.13)$$

Moltiplicando entrambi i membri delle due equazioni per ρ_2 la prima e ρ_1 la seconda, e lasciando al secondo membro solo l'addendo con il prodotto $N_1 N_2$ si ha:

$$\begin{cases} \rho_2 \frac{dN_1}{dt} - \rho_2 \varepsilon_1 N_1 = \rho_2 \rho_1 N_2 N_1 \\ \rho_1 \frac{dN_2}{dt} - \rho_1 \varepsilon_2 N_2 = \rho_1 \rho_2 N_1 N_2 \end{cases} \quad (1.14)$$

dove i primi membri possono essere eguagliati tra loro per ottenere:

$$\rho_2 \frac{dN_1}{dt} - \rho_1 \frac{dN_2}{dt} = \rho_2 \varepsilon_1 N_1 - \rho_1 \varepsilon_2 N_2 \quad (1.15)$$

Moltiplicando entrambi i membri delle due equazioni (1.15) per ε_2/N_1 la prima e per ε_1/N_2 la seconda, si ha:

$$\begin{cases} \frac{\varepsilon_2}{N_1} \frac{dN_1}{dt} - \varepsilon_2 \rho_1 N_2 = \varepsilon_2 \varepsilon_1 \\ \frac{\varepsilon_1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} - \varepsilon_1 \rho_2 N_2 = \varepsilon_1 \varepsilon_2 \end{cases} \quad (1.16)$$

Anche in questo caso è possibile eguagliare i primi membri delle due equazioni e si ottiene:

$$\frac{\varepsilon_2}{N_1} \frac{dN_1}{dt} - \frac{\varepsilon_1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_2 \rho_1 N_2 - \varepsilon_1 \rho_2 N_2 \quad (1.17)$$

Il secondo membro della (1.17) differisce da quello dell'equazione (1.15) per il segno dei due addendi, moltiplicando per meno uno la (1.17) è possibile eguagliare i primi membri delle due equazioni, e separando le variabili di stato, si ha:

$$\gamma_2 \frac{dN_1}{dt} + \frac{\varepsilon_2}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = \gamma_1 \frac{dN_2}{dt} + \frac{\varepsilon_1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} \quad (1.18)$$

Se si moltiplica la (1.18) per dt e si procede con l'operazione di quadratura si ottiene:

$$\rho_2 \int dN_1 + \varepsilon_2 \int \frac{1}{N_1} dN_1 = \rho_1 \int dN_2 + \varepsilon_1 \int \frac{1}{N_2} dN_2 \quad (1.19)$$

Applicando le regole degli integrali immediati ed accorpare le costanti di integrazione in unica costante K , si ha:

$$\rho_2 N_1 + \varepsilon_2 \ln N_1 = \rho_1 N_2 + \varepsilon_1 \ln N_2 + K \quad (1.20)$$

Facendo l'esponenziale ad ogni membro si trova l'equazione equivalente della (1.20):

$$e^{\rho_2 N_1} N_1^{\varepsilon_2} = e^{\rho_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1} e^K \quad (1.21)$$

che rappresenta la soluzione del sistema (1.13), con i coefficienti tutti positivi e l'esponenziale della costante di integrazione e^K , che successivamente sarà indicata con la lettera C . Inserendo nuovamente i segni dei coefficienti come definiti nel sistema (1.12), dove una specie ha risorse illimitate mentre l'altra si nutre esclusivamente della prima, la (1.21) diventa:

$$e^{\rho_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2} = e^{-\rho_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1} C \quad (1.22)$$

Questa è l'equazione implicita indipendente dal tempo che lega le numerosità delle due specie che si verificano *contemporaneamente* e ne descrive la *traiettoria* in un grafico definito da un piano cartesiano, detto *piano delle fasi*, i cui punti hanno coordinate (N_1, N_2) . Il fattore costante C dipende dalle condizioni iniziali, ossia dalle numerosità delle due specie al tempo zero e dal valore dei parametri del sistema. Per studiare il risultato del sistema (1.22) si definiscono le due equazioni ausiliarie

$$Y[N_1] = e^{\rho_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2} \quad ; \quad X[N_2] = e^{-\rho_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1} \quad (1.23)$$

E quindi la relazione:

$$Y[N_1] = X[N_2] \cdot C \quad (1.24)$$

L'andamento semi-qualitativo delle due funzioni ausiliarie viene determinato analizzando i loro estremi (massimi o minimi) e i loro andamenti a zero e ad infinito. Si considera $Y[N_1]$ quando N_1 tende a zero, e si ha:

$$\lim_{N_1 \rightarrow 0} Y[N_1] = \lim_{N_1 \rightarrow 0} e^{\rho_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2} = \lim_{N_1 \rightarrow 0} e^{\rho_2 \cdot 0} 0^{-\varepsilon_2} = \lim_{N_1 \rightarrow 0} \frac{1}{0} = \infty \quad (1.25)$$

E se N_1 tende ad infinito, si ha:

$$\lim_{N_1 \rightarrow \infty} Y[N_1] = \lim_{N_1 \rightarrow \infty} e^{\rho_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2} = \lim_{N_1 \rightarrow \infty} e^{\rho_2 \cdot \infty} \infty^{-\varepsilon_2} = \lim_{N_1 \rightarrow \infty} e^{\infty} \frac{1}{\infty} = \infty \quad (1.26)$$

Dove il limite del prodotto $(\infty \cdot 0)$ è indeterminato, ma si osserva che l'esponenziale tende ad infinito più rapidamente del tendere a zero del rapporto $(1/\infty)$ e quindi si può considerare il risultato del limite ∞ . In conclusione, la funzione $Y[N_1]$ tende ad infinito sia quando N_1 tende a zero sia quando tende ad infinito e presenta un minimo che si può calcolare ponendo uguale a zero la derivata prima della funzione, tale che:

$$\frac{dY[N_1]}{dN_1} = \left(e^{\rho_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2} \right) \frac{d}{dN_1} = e^{\rho_2 N_1} \frac{d}{dN_1} N_1^{-\varepsilon_2} + N_1^{-\varepsilon_2} \frac{d}{dN_1} e^{\rho_2 N_1} = 0 \quad (1.27)$$

Dalla quale risulta che la derivata di $Y[N_1]$ è nulla se:

$$N_1^{-\varepsilon_2} e^{\rho_2 N_1} \left(\gamma_2 - \frac{\varepsilon_2}{N_1} \right) = 0 \quad \rightarrow \quad N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \quad (1.28)$$

La stessa procedura è applicabile all'altra funzione ausiliaria, $X[N_2]$, dove il limite per N_2 che tende a zero è:

$$\lim_{N_2 \rightarrow 0} X[N_2] = \lim_{N_2 \rightarrow 0} e^{-\rho_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1} = \lim_{N_2 \rightarrow 0} e^{-\rho_1 \cdot 0} 0^{\varepsilon_1} = \lim_{N_2 \rightarrow 0} 1 \cdot 0 = 0 \quad (1.29)$$

E per N_2 che tende ad infinito:

$$\lim_{N_2 \rightarrow \infty} X[N_2] = \lim_{N_2 \rightarrow \infty} e^{-\rho_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1} = \lim_{N_2 \rightarrow \infty} e^{-\rho_1 \infty} \infty^{\varepsilon_1} = \lim_{N_2 \rightarrow \infty} 0 \cdot \infty = 0 \quad (1.30)$$

Anche in questo caso il limite del prodotto ($\infty \cdot 0$) è indeterminato, ma si osserva che l'esponenziale tende a zero più rapidamente del tendere a infinito della potenza e quindi si può considerare il risultato del limite 0. La funzione $X[N_2]$ tende a zero sia quando N_2 tende a zero sia quando tende ad infinito e presenta un massimo che si può calcolare ponendo uguale a zero la derivata prima della funzione, tale che:

$$\frac{dX[N_2]}{dN_2} = \left(e^{-\rho_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1} \right) \frac{d}{dN_2} = e^{-\rho_1 N_2} \frac{d}{dN_2} N_2^{\varepsilon_1} + N_2^{\varepsilon_1} \frac{d}{dN_2} e^{-\rho_1 N_2} = 0 \quad (1.31)$$

Dalla quale risulta che la derivata di $X[N_2]$ è nulla se:

$$N_2^{\varepsilon_1} e^{-\rho_1 N_2} \left(\frac{\varepsilon_1}{N_2} - \rho_1 \right) = 0 \rightarrow N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\rho_1} \quad (1.32)$$

Sostituendo i risultati della (1.28) e della (1.32) nel sistema (1.12) si ottiene che:

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{dN_2}{dt} = 0 \quad (1.34)$$

Ossia se le variabili N_1 ed N_2 assumono contemporaneamente il valore espresso rispettivamente in (1.28) e (1.32) allora le due specie sono in uno stato stazionario e la loro numerosità non varia nel tempo. In queste condizioni è possibile calcolare il valore dei coefficienti di difesa e aggressività con le due relazioni:

$$\rho_1 = \frac{\varepsilon_1}{N_2} \quad ; \quad \rho_2 = \frac{\varepsilon_2}{N_1} \quad (1.35)$$

Per valutare i coefficienti di natalità e mortalità si considerano le soluzioni delle equazioni (1.11) in condizioni di isolamento:

$$N_1 = C_1 \cdot e^{\varepsilon_1 t} \quad ; \quad N_2 = C_2 \cdot e^{-\varepsilon_2 t} \quad (1.36)$$

Dove C_1 ed C_2 sono le numerosità N_1 ed N_2 al tempo zero delle due specie. Nelle condizioni in cui la prima specie raddoppia il numero dei propri individui e la seconda si dimezza, si può scrivere:

$$N_1 = 2C_1 \quad ; \quad N_2 = \frac{C_2}{2} \quad (1.37)$$

Che sostituite nelle (1.36) e risolvendo rispetto ai coefficienti danno:

$$\varepsilon_1 = \frac{\ln 2}{t_1} \quad ; \quad \varepsilon_2 = -\frac{\ln 0.5}{t_2} \quad (1.38)$$

Dove si indica con t_1 il tempo impiegato dalla prima specie per raddoppiare il numero di individui iniziali e con t_2 quello per dimezzare la seconda.

Rappresentazione grafica del modello di Volterra

La soluzione (1.22) soddisfa *contemporaneamente* le equazioni presentate nel sistema (1.12), quindi associa ad un valore di numerosità della specie N_1 uno della specie N_2 in funzione dei parametri e delle condizioni iniziali definiti per il sistema. L'associazione di queste numerosità descrive una *traiettoria* caratteristica in un piano cartesiano dove gli assi cardinali rappresentano le numerosità delle due specie (*piano delle fasi*) ed i punti sulla traiettoria hanno coordinate (N_1, N_2) . La traiettoria può essere costruita graficamente seguendo la procedura proposta da Volterra. Si considerano due rette che si incrociano normalmente e costituiscono quattro riferimenti cartesiani positivi, Figura 1.8, dove il primo ha per assi N_1, N_2 , il secondo $N_2, X[N_2]$, il terzo $X[N_2], Y[N_1]$ ed il quarto $N_1, Y[N_1]$. In questi riferimenti cartesiani sono disegnate le funzioni (1.23), la retta (1.24) e la traiettoria del sistema nel piano delle fasi (1.22).

In Figura 1.8(a) sono riportate nel secondo e quarto quadrante un esempio delle due funzioni ausiliarie tracciate ricordando che $X[N_2]$ (curva in rosso) presenta un punto di massimo, mentre $Y[N_1]$ (curva in blu) presenta un punto di minimo. Gli altri punti sulla curva rossa hanno coordinate $(X[N_2], N_2)$ mentre quelli sulla linea blu hanno coordinate $(N_1, Y[N_1])$. Nel terzo quadrante sono rappresentate un fascio di rette (linee tratteggiate in verde) descritte dall'equazione definita nella (1.24). Queste sono distinte dalle diverse condizioni iniziali del sistema, ovvero dalle numerosità delle due specie che si realizzano contemporaneamente, e i punti di tali rette hanno coordinate $(X[N_2], Y[N_1])$. Il primo quadrante è definito piano delle fasi ed è quello in cui si costruisce la traiettoria della soluzione (1.12) composta dai punti (N_1, N_2) . La procedura sviluppata da Volterra svela i passaggi per poter disegnare la traiettoria del sistema in questo piano sfruttando le linee tracciate negli altri quadranti.

In Figura 1.8(b) viene presentato il caso in cui le condizioni iniziali coincidono con le numerosità delle due specie per cui si verifica il massimo e il minimo delle funzioni ausiliarie, ossia:

$$C_1 = \frac{\varepsilon_2}{\rho_2} \quad ; \quad C_2 = \frac{\varepsilon_1}{\rho_1} \quad (1.39)$$

E quindi il caso in cui il sistema risulta stazionario in un punto: Ω (in nero). Partendo dal secondo quadrante si tracciano due rette (rosse punteggiate) parallele agli assi cartesiani che si incontrano nel punto (cerchio rosso) in cui la funzione ausiliaria $X[N_2]$ ha il massimo e si prolungano negli altri quadranti. La stessa procedura (linee blu punteggiate) si applica per il punto (cerchio blu) in cui la funzione $Y[N_1]$ ha il minimo. La retta rossa e blu si incontrano in un punto nel terzo quadrante, che insieme a quello posto all'origine degli assi individua una retta passante (tratteggiata in verde) corrispondente a quella definita nella (1.24). Nel primo quadrante invece, l'incontro delle due rette colorate individua un unico punto, Ω , che si verifica nel caso particolare in cui il sistema è stabile e assume i valori delle condizioni iniziali espresse nelle (1.39).

In Figura 1.8(c) viene riportato un esempio in cui le condizioni iniziali non coincidono con le numerosità delle specie che rendono stazionario il risultato del sistema, ossia:

$$C_1 \neq \frac{\varepsilon_2}{\rho_2} \quad ; \quad C_2 \neq \frac{\varepsilon_1}{\rho_1} \quad (1.40)$$

E tali che la retta verde assume la pendenza rappresentata nel terzo quadrante. Si ripete la procedura eseguita per determinare la posizione del cerchio nero in figura 1.8 (b), ossia si tracciano le rette perpendicolari tra loro che si incontrano nel punto di massimo e di minimo delle due funzioni ausiliarie. I prolungamenti di queste rette nel terzo quadrante intersecano la linea verde in due punti (blu per il minimo della funzione $Y[N_1]$, e rosso per il massimo di $X[N_2]$). Da questi si tracciano due nuove rette parallele agli assi cartesiani e si prolungano nel secondo e quarto quadrante, fino ad intersecare le curve colorate per individuare quattro nuovi punti: i due cerchi blu nel secondo quadrante e i due cerchi rossi nel quarto. Ancora una volta vengono tracciate le rette parallele agli assi che passano per questi ultimi quattro punti e se ne prolungano le traiettorie fino al primo quadrante. Insieme al prolungamento delle rette tratteggiate passanti per il massimo di $X[N_2]$ ed il minimo di $Y[N_1]$ nel primo quadrante le rette dello stesso colore si intersecano in quattro punti (due cerchi rossi e due cerchi blu) che delimitano la traiettoria della soluzione nel piano delle fasi. Nel caso portato ad esempio nella figura, per la prima specie sono ammesse numerosità di N_1 comprese tra i valori delle ascisse dei cerchi rossi del primo quadrante, mentre per la seconda specie le numerosità N_2 devono essere comprese tra i valori delle ordinate dei cerchi blu.

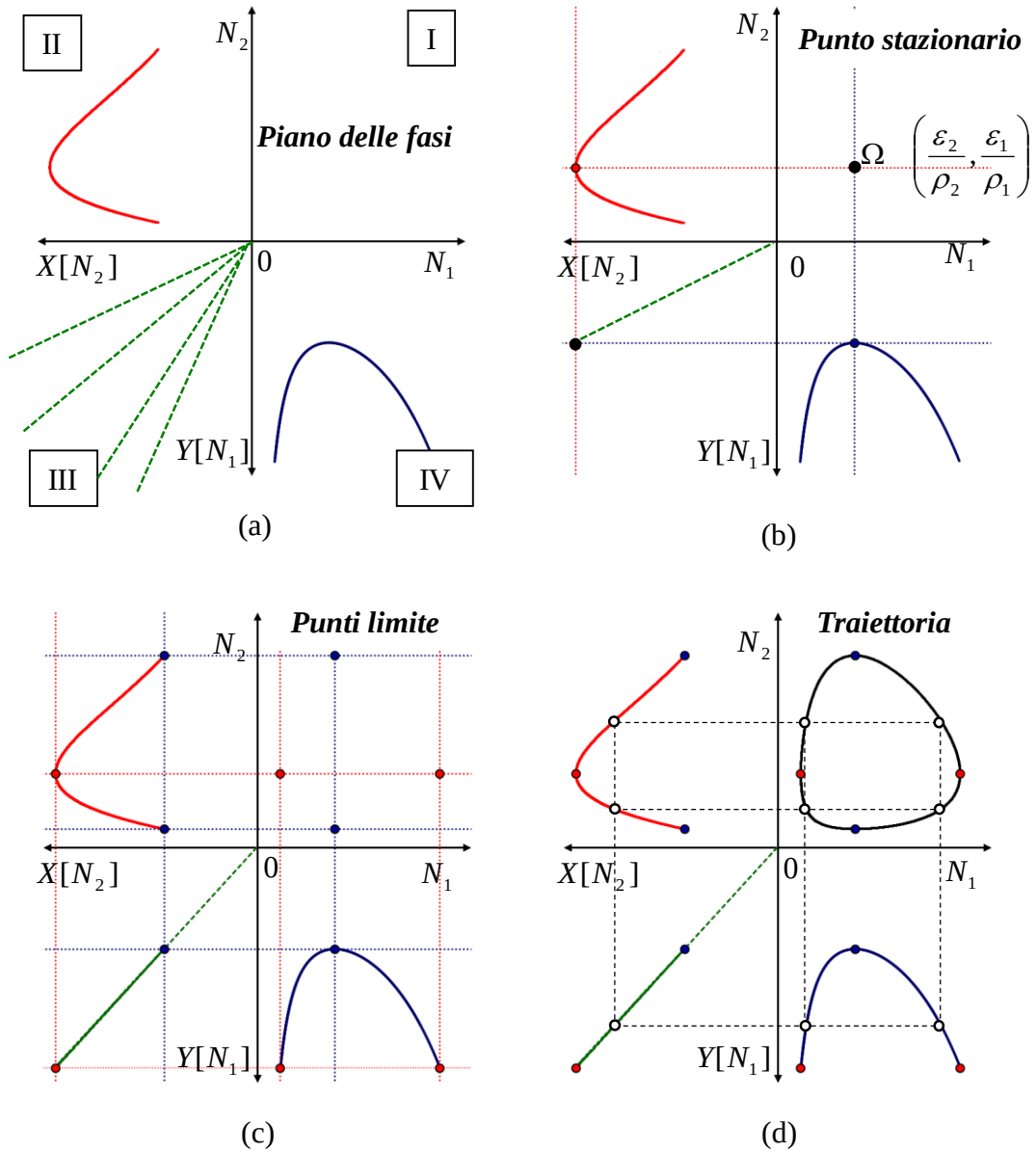


Figura 1.8. Costruzione grafica della soluzione del modello di Volterra. **(a)** I quattro riferimenti cartesiani utilizzati per determinare la traiettoria nello spazio delle fasi: il primo ha per assi N_1 $0N_2$, il secondo N_2 $0X[N_2]$, il terzo $X[N_2]$ $0Y[N_1]$ ed il quarto N_1 $0Y[N_1]$. Nel I si costruisce la *traiettoria* del sistema nel *piano delle fasi*; nel II la linea rossa descrive la funzione ausiliaria $X[N_2]$; nel III le linee in verde esprimono la relazione lineare tra le due funzioni ausiliarie in base ai parametri e alle condizioni iniziali; nel IV la linea continua in blu rappresenta la funzione $Y[N_1]$. **(b)** definizione del punto stazionario Ω attraverso la proiezione delle coordinate dei punti di massimo e minimo delle funzioni ausiliarie (cerchio rosso e blu). **(c)** individuazione di quattro punti nel piano delle fasi corrispondenti ai valori di massimo e minimo delle funzioni ausiliarie in condizioni di non stazionarietà. **(d)** rappresentazione della traiettoria completa nel piano delle fasi: ad esempio viene riportata la proiezione di un punto (cerchio vuoto) che giace sulla rette verde tra i punti limite (cerchio rosso e blu) nella traiettoria. Tale procedura ripetuta per tutti i punti della retta verde nell'intervallo definito permette di disegnare la traiettoria completa descritta dalla linea nera.

In Figura 1.8(d) viene riportato un esempio del posizionamento dei punti per la definizione della traiettoria nel piano delle fasi. La procedura è analoga a quella presentata per i casi precedenti: in questo caso si sceglie un punto (cerchio vuoto) che giace sulla retta verde tra i due estremi segnati dai punti rosso e blu. Da questo punto si tracciano le due rette parallele agli assi e si prolungano nel secondo e quarto quadrante del disegno fino ad intersecare le curve ognuna in due punti. Si ripete l'operazione di proiezione delle coordinate per i nuovi punti individuati: le rette tratteggiate si incontrano nel primo quadrante e definiscono quattro punti della traiettoria del sistema. Ripetendo tale operazione per gli infiniti punti della retta verde nel campo di esistenza si traccia la traiettoria completa nel piano delle fasi (linea nera continua) così come viene presentata in Figura 1.8(d).

Il verso di percorrenza della traiettoria si determina seguendo la costruzione grafica di Figura 1.9(a). Sull'asse delle ordinate viene riportato il valore di y dato dal risultato delle due funzioni:

$$y = e^{\rho_2 N_1} N_1^{-\varepsilon_2} = e^{-\rho_1 N_2} N_2^{\varepsilon_1} C \quad (1.41)$$

Sull'asse delle ascisse ci sono le numerosità delle due specie riportate di seguito una all'altra. Si tracciano le due rette parallele all'asse delle ascisse che passano per il punto di minimo Ω_1 (con ascissa ω_1) e di massimo Ω_2 (ascissa ω_2) e dall'incontro con la curve si definiscono i punti A_1 , B_1 , A_2 e B_2 con i rispettivi valori di numerosità a_1 , b_1 , a_2 e b_2 .

In Figura 1.9(b) si riporta la traiettoria del sistema nel piano delle fasi (linea tratteggiata) e sugli assi si segnano con delle rette le ascisse dei punti selezionati in Figura 1.9(a). Partendo dal punto (ω_1, a_2) si suppone che entrambe le specie aumentino la loro numerosità (la funzione blu viene percorsa da Ω_1 a B_1 e contemporaneamente quella rossa da A_2 a Ω_2) e considerando i valori delle ascisse, questi varieranno da ω_1 a b_1 nel primo caso e da a_2 a ω_2 nel secondo. In corrispondenza del punto di partenza si traccia una freccia rossa parallela all'asse N_2 e una parallela ad N_1 entrambe con verso concorde a quello degli assi cartesiani. Proseguendo al punto successivo (secondo grafico di Figura 1.9(b)) di coordinate (b_1, ω_2) la specie N_1 varia la sua numerosità da b_1 a ω_1 , ossia diminuisce, mentre la specie N_2 varia da ω_2 a b_2 (continua ad aumentare): in questo punto la freccia rossa ha verso concorde con quello dell'asse parallelo mentre quella blu ha verso contrario. La freccia verde indica il verso risultante da quelli delle

due frecce ortogonali rossa e blu al fine di definire il verso di percorrenza della traiettoria nel piano delle fasi. Eseguendo la stessa procedura per gli altri punti risulta che la traiettoria viene percorsa sempre nello stesso verso, indicato dalle frecce in verde nel terzo grafico di Figura 1.9(b): ne consegue che gli andamenti di N_1 ed N_2 nel tempo avranno carattere *periodico*.

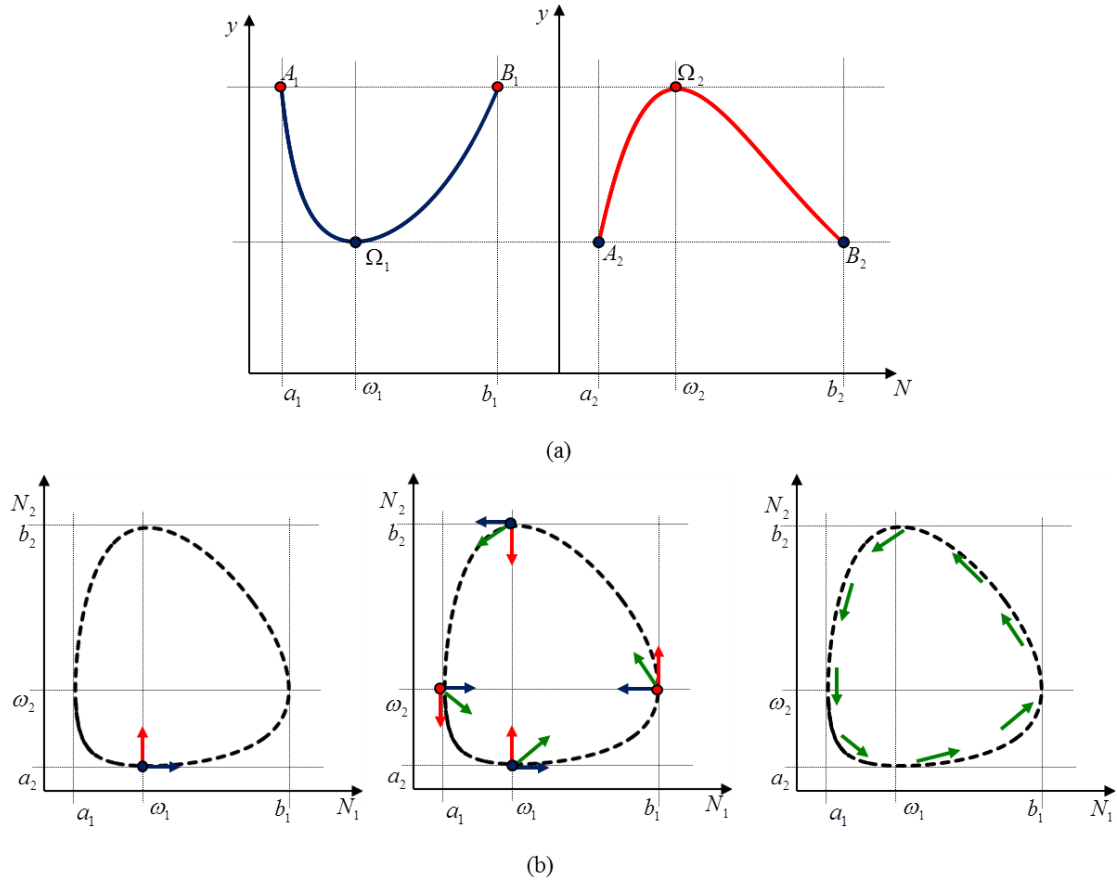


Figura 1.9. Determinazione verso percorrenza della traiettoria nello spazio delle fasi. **(a)** Sull'asse y vengono riportati i valori ottenuti con la (1.41): la linea blu descrive l'andamento della funzione ausiliaria $Y[N_1]$, mentre la linea rossa è data dal prodotto $X[N_2] \cdot C$. Sull'asse delle ascisse sono riportati i valori di numerosità per le due specie e segnate con le lettere in minuscolo quelle corrispondenti ai punti sulle due curve. Ω_1 è il punto di minimo della prima funzione mentre Ω_2 quello di massimo della seconda. **(b)** Verso di percorrenza della traiettoria nel piano delle fasi: sugli assi sono riportate le ascisse dei punti selezionati precedentemente. Le frecce blu indicano il verso in cui varia N_1 mentre quelle rosse danno la variazione di N_2 . Le frecce verdi indicano il verso di percorrenza della traiettoria ottenuto come risultante tra la freccia rossa e quella blu.

1.3 La Simulazione

La simulazione è la rappresentazione di un particolare comportamento dinamico del sistema attraverso l'impiego di un modello che consente di valutare e prevedere lo svolgersi nel tempo di una serie di eventi conseguenti all'impostazione di alcune condizioni particolari. Una simulazione quindi riproduce un comportamento particolare di un sistema e ne fornisce una rappresentazione dinamica della porzione della realtà di nostro interesse. Si consideri un modello in scala di un ponte costruito per testare la resistenza di alcuni materiali agli agenti atmosferici: il modello da solo non è in grado di verificarne la resistenza, deve essere posto in un ambiente fisico controllato. Questo ambiente permette di sviluppare le condizioni di cui si vogliono verificare gli effetti, e l'uso del modello in scala non è più una rappresentazione del ponte ma un'esecuzione di esso ovvero una simulazione. Nel caso di un modello fisico (ossia di una rappresentazione materiale del sistema) quindi l'esecuzione del modello avviene sottoponendo il sistema agli agenti naturali, nel caso di un modello matematico l'esecuzione avviene risolvendo le equazioni che lo costituiscono. In particolare, il processo di simulazione tramite modello matematico si sviluppa in tre passaggi: i) la scelta di un modello in grado di rappresentare il sistema e le sue variabili di stato; ii) l'analisi dei dati in ingresso per la simulazione necessari per la *stima dei parametri* del modello e delle *condizioni iniziali*; iii) l'analisi dei risultati numerici ottenuti attraverso il confronto con i dati provenienti dalle osservazioni del sistema che si è voluto simulare (*validazione*). Mentre il modello ha come obiettivo quello di rappresentare il sistema a livello teorico e quindi descrivere tutte le risposte che quest'ultimo può fornire a seconda delle sollecitazioni che riceve, la simulazione porta a quantificare una particolare risposta del sistema in seguito ad una sollecitazione subita. Una volta inseriti i valori numerici dei parametri, il modello perde la sua caratteristica di rappresentazione generale di un sistema a favore della capacità di simularne lo stato come risposta ad una particolare sollecitazione.

Le simulazioni possono essere definite *parametriche*, ossia basate su una serie di coefficienti sui quali agire allo scopo di modificare i risultati delle variabili che si vogliono rappresentare. Il significato dei parametri utilizzati nella simulazione può essere esclusivamente matematico, quando non rappresentano nessun fenomeno del

sistema, oppure avere un significato fisico, se esiste una corrispondenza con gli elementi del sistema che si vogliono simulare. In questo caso, il valore dei parametri rappresenta una misura indiretta di quelli analoghi del sistema. Ai parametri viene associato un valore numerico in modo da minimizzare le differenze tra comportamento simulato e comportamento osservato, seguendo una procedura che prende il nome di *stima dei parametri*. A seconda della complessità della simulazione e del numero di parametri coinvolti, la procedura di stima dei parametri può richiedere l'utilizzo di algoritmi complessi che vengono risolti tramite l'uso dei computer. In questo caso, in cui si ricade più frequentemente, la qualità dei valori dei parametri dipende dalla numerosità e dall'affidabilità dei dati raccolti durante le osservazioni sul sistema. Per procedere con la simulazione è necessario distinguere i dati del sistema che servono come ingresso per la simulazione e quelli che invece servono per valutarne la qualità. I primi sono utilizzati nella procedura di stima dei parametri e per definire i valori numerici delle funzioni di stato che servono per inizializzare il modello e procedere con la simulazione. I secondi, pur riferendosi allo stesso sistema e alle stesse condizioni alle quali è sottoposto, devono essere differenti dai dati utilizzati per la stima dei parametri, al fine di procedere con il confronto dei risultati della simulazione con i dati raccolti (*validazione*).

L'uso delle simulazioni si è sviluppato negli ultimi anni grazie all'impiego delle enormi potenzialità di calcolo offerte dall'informatica e dai computer. Questo tipo di simulazioni rappresenta uno strumento di indagine del sistema, che permette di analizzarne le risposte anche quando non è possibile riprodurre fisicamente in laboratorio le condizioni in cui si trova il sistema. La simulazione effettuata tramite computer consente di sviluppare degli *esperimenti virtuali*, ossia delle esperienze controllate, un insieme di osservazioni ed azioni che si svolgono in un contesto controllato e che servono per indagare le ipotesi formulate su un sistema. Uno dei principali vantaggi dell'uso delle simulazioni come esperimenti virtuali consiste nella possibilità di fare esperimenti numerosi e accelerati che possono essere ripetuti con la garanzia di un grado di precisione non sempre possibile nei casi empirici. In secondo luogo, le simulazioni possono essere usate per fare degli esperimenti che sono difficili da realizzare nella realtà, essendo le simulazioni svincolate dalle molte limitazioni pratiche degli esperimenti reali, come la possibilità di cambiare le condizioni al

contorno o le condizioni iniziali. Infine, le simulazioni possono essere usate per fare esperimenti che sono impossibili da eseguire nella realtà, come ad esempio lo studio di sistemi non accessibili fisicamente nella realtà. In pratica permettono di sviluppare esperimenti anche se non possono essere eseguiti in un laboratorio reale.

La rappresentazione del tempo nella simulazione

Lo scopo della simulazione è quello di fornire il valore istantaneo delle variabili di stato del sistema e la sua evoluzione può essere descritta come la sequenza degli stati in cui viene a trovarsi in istanti di tempo successivi. Tale sequenza è detta *traiettoria*, ossia il comportamento della funzione di stato nel *tempo*. A seconda di come viene considerato il tempo, la traiettoria può essere definita *continua* o *discreta*: nel primo caso, un intervallo di tempo, per quanto piccolo, è suddiviso in infiniti istanti e lo stato del sistema evolve assumendo un valore in ogni istante; nel secondo caso, nell'intervallo di tempo considerato lo stato cambia solo in un insieme finito di istanti e si mantiene costante tra un istante e il successivo. I sistemi naturali sono intrinsecamente continui, mentre le simulazioni sono discrete. La suddivisione della variabile tempo nelle simulazioni può essere determinata seguendo due tecniche diverse: quella degli *eventi discreti*, quando l'intervallo di tempo viene determinato in corrispondenza del verificarsi di evento particolare e quella degli *intervalli regolari*, quando lo stato del sistema viene calcolato ad intervalli di tempo che sono equidistanti tra loro. In entrambi i casi, il passaggio da continuo a discreto implica una semplificazione e quindi una perdita di informazioni del risultato nella simulazione.

La simulazione ad eventi discreti, si basa sul concetto di evento, ossia la variazione istantanea di una grandezza del sistema, e sul principio di causalità, in base al quale gli eventi vengono determinati dalla sequenza causa-effetto. Gli intervalli temporali in cui viene suddivisa la simulazione sono quindi programmati in funzione dell'avvenimento dell'evento causale. Una volta valutato il valore della variabile di stato del sistema, la programmazione della simulazione passa all'istante successivo: in questo modo il *passo* di simulazione (distanza tra due istanti successivi) dipende solo dagli eventi programmati e si adatta di fatto alle esigenze della simulazione senza imporre discretizzazioni a priori. Al contrario, la simulazione a intervalli regolari aggiorna lo stato del sistema in corrispondenza degli istanti finali di ogni intervallo

definito a priori. L'aggiornamento è ciclico, in quanto i valori delle variabili di stato calcolati per un istante precedente, diventano attuali per procedere al calcolo successivo.

Metodo di integrazione di Eulero

I modelli continui sono descritti attraverso equazioni differenziali ordinarie, le quali possono essere risolte analiticamente e mantenere la continuità temporale propria del sistema che si vuole descrivere. In pratica, molti modelli basati sulle equazioni differenziali non permettono una soluzione analitica, e per procedere con la simulazione è necessario ricorrere ai metodi di integrazione numerica. Questa procedura permette di simulare l'evoluzione del sistema continuo attraverso la discretizzazione del tempo. Uno degli algoritmi più semplici usati come metodo di integrazione è quello introdotto da Eulero nel XVII secolo (Atkinson, 1985). Questo si basa sull'assunzione che la funzione rimane costante durante gli intervalli di tempo stabiliti e viene utilizzato per risolvere numericamente i modelli continui e trasformarli così in simulazioni discrete.

Il metodo di Eulero permette di risolvere un'equazione differenziale di primo grado attraverso l'approssimazione della derivata con le differenze finite. Considerando l'equazione nella forma

$$y' = \frac{dy}{dx} = f(x, y) \quad (1.42)$$

Dove x rappresenta l'intervallo di tempo continuo ed y la variabile dipendente. La condizione iniziale della (1.42) è data da $y(x = x_0) = y_0$ ed è definita nel dominio $x \in [a, b]$. Dividendo il dominio in h intervalli regolari di ampiezza Δh , si discretizza la variabile temporale, tale che $x = \{x_0, x_1, \dots, x_N\}$, dove $x_n = x_0 + n \cdot \Delta h$ e in particolare $x_0 = a$ e $x_N = b$. Approssimando la derivata con il rapporto incrementale si ha:

$$\frac{dy}{dx} \approx \frac{y_{n+1} - y_n}{\Delta h} \quad (1.43)$$

che sostituito all'equazione differenziale (1.42) da:

$$\frac{y_{n+1} - y_n}{\Delta h} = f(x_n, y_n) \quad (1.44)$$

Il risultato dell'applicazione del metodo di Eulero è quindi:

$$y_{n+1} = y_n + \Delta h \cdot f(x_n, y_n) \quad (1.45)$$

Tramite la (1.45) è possibile calcolare il valore della variabile y in un intervallo successivo partendo da quello calcolato per l'istante precedente. Il limite del metodo di Eulero è l'introduzione dell'errore dovuto alla scelta di un intervallo di tempo non sufficientemente breve. La diminuzione dell'intervallo di tempo impiegato porta all'aumento della quantità di calcoli che devono essere effettuati per coprire l'andamento dello stato del sistema in un determinato periodo: per far fronte a questa difficoltà spesso si fa ricorso all'uso dei calcolatori.

Simulazione con il modello di Volterra

Nel paragrafo precedente è stata esposta la struttura del modello proposto da Volterra per rappresentare un sistema in cui una specie ha risorse illimitate e un'altra si nutre di essa. L'esposizione ha riguardato gli aspetti teorici che possono essere esplorati attraverso l'utilizzo del modello e l'applicazione delle regole dell'analisi matematica per risolvere il sistema (1.16). Seguendo il procedimento grafico-analitico proposto da Volterra, si è potuto concludere che la variazione della numerosità di una specie rispetto all'altra (piano delle fasi) è descritta da una traiettoria di tipo circolare (Figura 1.8), che se sviluppata rispetto al tempo, presenta per ogni specie un andamento oscillatorio periodico (Figura 1.10). Mentre la procedura semi-qualitativa proposta da Volterra permette di analizzare gli andamenti delle funzioni in termini teorici, la simulazione richiede di risolvere numericamente il modello (1.16) al fine di poter confrontare i risultati delle simulazioni con i dati raccolti. A seconda della complessità dei calcoli e dello scopo per il quale si vuole effettuare la simulazione, si hanno a disposizione diversi strumenti informatici che si possono utilizzare: da quello più semplice (come il foglio di calcolo), ai linguaggi di programmazione sviluppati per risolvere problemi specifici attraverso l'utilizzo di metodologie avanzate.

Il *foglio di calcolo* (esempio in Figura 1.10) è un programma organizzato in righe e colonne (struttura matriciale) che individuano *celle* nelle quali è possibile inserire sia valori numerici sia funzioni ed operazioni algebriche da eseguire. Uno dei punti di forza del foglio di calcolo è che, una volta impostato, è sufficiente cambiare i dati in ingrosso per ottenere in maniera istantanea i nuovi risultati e visualizzarli in forma grafica. Per implementare il modello descritto dalla (1.16) su foglio di calcolo prima di tutto è necessario *discretizzare* il sistema equazioni. Inoltre, le funzioni di stato delle equazioni

devono essere *esplicitate*, ossia deve essere possibile calcolarne il valore in un certo istante partendo dal valore che assumono negli istanti precedenti.

Applicando il metodo di Eulero alle equazioni (1.16) si riscrive la prima come:

$$N_{1(n+1)} = N_{1(n)} + \Delta h \cdot ((\varepsilon_1 - \rho_1 N_{2(n)}) N_{1(n)}) \quad (1.46)$$

Dove il pedice tra parentesi n indica l'istante a cui si riferisce il valore della variabile del sistema, mentre Δh è il passo temporale con cui è stato discretizzato il dominio del tempo. L'equazione (1.46) è esplicitata rispetto ad N_1 in quanto il calcolo del valore della variabile al tempo $n+1$ dipende esclusivamente dai valori negli istanti precedenti sia di N_1 che di N_2 . Applicando la stessa procedura per l'equazione di N_2 si ottiene:

$$N_{2(n+1)} = N_{2(n)} + \Delta h \cdot ((-\varepsilon_2 + \rho_2 N_{1(n)}) N_{2(n)}) \quad (1.47)$$

Gli algoritmi sopra descritti possono essere agevolmente implementati su foglio di calcolo impostato come riportato in Figura 1.10.

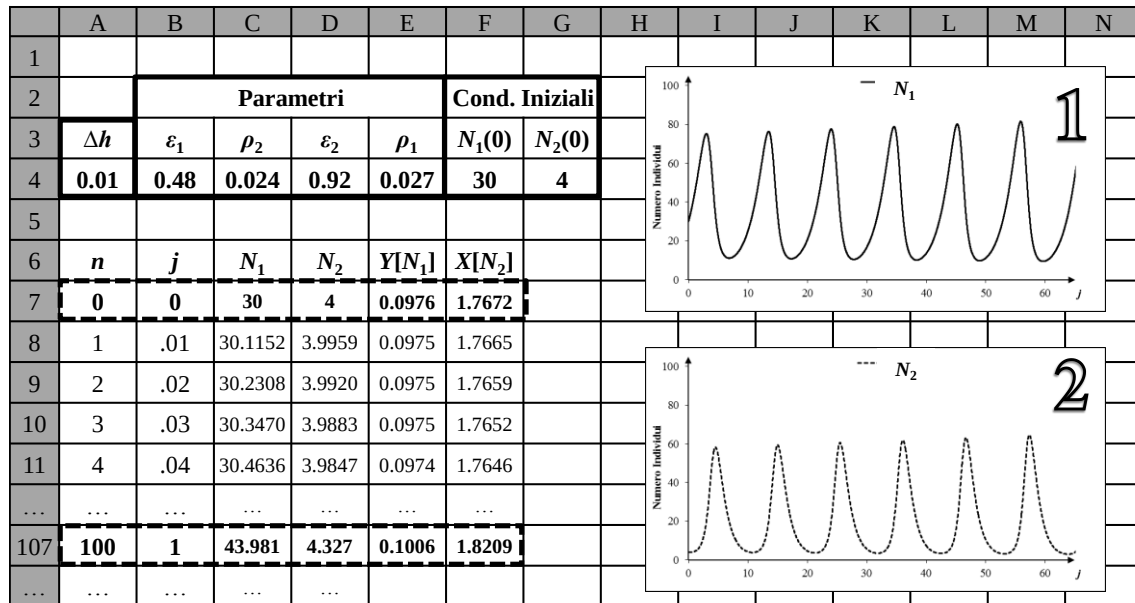


Figura 1.10 Impostazione foglio di calcolo per la risoluzione numerica del modello di Volterra (1.16). Le celle in grigio sono i riferimenti del foglio di calcolo, nella quarta riga si inseriscono i valori numerici del passo temporale, dei quattro parametri e delle due condizioni iniziali delle funzioni di stato del modello. Nelle colonne "D" ed "E" vengono impostati gli algoritmi per la soluzione numerica delle due funzioni di stato. I grafici contrassegnati con i numeri rappresentano l'andamento nel tempo della soluzione numerica per N_1 ed N_2 . I rettangoli tratteggiati evidenziano i valori delle due variabili di stato riferiti agli intervalli di tempo interi.

I rettangoli in grigio riportano i riferimenti di righe (numeri) e colonne (lettere) che servono per identificare le celle all'interno del foglio. Nella quarta riga vengono inseriti i valori numerici del passo temporale Δh , dei parametri del modello e delle condizioni iniziali delle due variabili di stato $N_1(0)$ ed $N_2(0)$. Dall'ottava riga in poi, nelle colonne "D" ed "E" vengono impostate le formule per risolvere numericamente il sistema di equazioni. Seguendo le impostazioni del foglio riportate in Figura 1.10, l'equazione (1.46) da inserire a partire dalla cella "D8" diventa:

$$=D7+\$A\$4*((\$B\$4-\$C\$4*E7)*D7) \quad (1.48)$$

Questa, trascinata nella riga successiva diventa automaticamente:

$$=D8+\$A\$4*((\$B\$4-\$C\$4*E8)*D8)$$

mentre a partire dalla cella "E8", l'equazione (1.47) si traduce in:

$$=E7+\$A\$4*((\$D\$4-\$E\$4*D7)*E7) \quad (1.49)$$

Anche la (1.52) trascinata nelle righe successive si trasforma automaticamente in:

$$=E8+\$A\$4*((\$D\$4-\$E\$4*D8)*E8)$$

Dopo aver impostato gli algoritmi (1.48) e (1.49) sul foglio di calcolo si ottiene la soluzione numerica del modello (1.16) per entrambe le funzioni di stato così come mostrano i grafici 1 e 2 di Figura 1.10. Si riporta di seguito un esempio dell'applicazione del modello proposto da Volterra ad un caso reale. Il risultato della simulazione viene confrontata con i dati osservati nelle foreste canadesi del nord sulle popolazioni di linci e lepri dal 1900 al 1920 (Tabella 1.1). Questa serie di dati storici è stata largamente utilizzata proprio per verificare la qualità del modello preda predatore nel rappresentare l'andamento nel tempo delle numerosità di due specie. I valori dei parametri e delle condizioni iniziali utilizzati sono riportati in Tabella 1.2.

Tabella 1.1 Valori numerici espressi in migliaia delle popolazioni di linci e lepri registrati nelle foreste canadesi del nord dal 1900 al 1920.

	1900	1901	1902	1903	1904	1905	1906	1907	1908	1909	1910
Lepri	30	47.2	70.2	77.4	36.3	20.6	18.1	21.4	22	25.4	27.1
Linci	4	6.1	9.8	35.2	59.4	41.7	19	13	8.3	9.1	7.4
	1911	1912	1913	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	
Lepri	40.3	57	76.6	52.3	19.5	11.2	7.6	14.6	16.2	24.7	
Linci	8	12.3	19.5	45.7	51.1	29.7	15.8	9.7	10.1	8.6	

Tabella 1.2 Valore dei parametri e delle condizioni iniziali utilizzate per simulare l'andamento delle linci e delle lepri nelle foreste canadesi del nord dal 1900 al 1920.

<i>Parametri</i>				<i>Cond. Iniziali</i>	
ε_1	ρ_1	ε_2	ρ_2	$N_1(0)$	$N_2(0)$
0.48	0.024	0.92	0.027	30	4

I risultati del confronto vengono presentati in Figura 1.11, dove i cerchi pieni indicano le numerosità delle lepri osservate mentre quelli vuoti le numerosità (in migliaia) delle linci. Le linee sono invece i risultati della simulazione e in particolare, la linea continua rappresenta l'andamento delle prede (lepri) e quella tratteggiata dei predatori (linci) ottenuti con la simulazione.

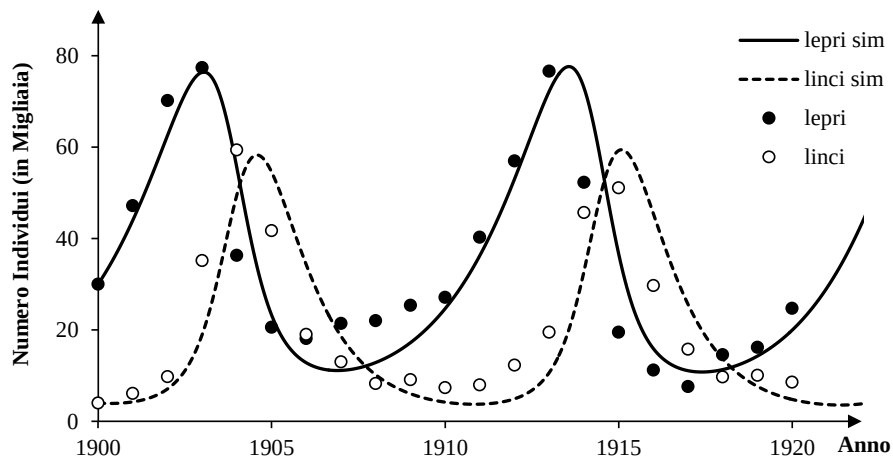


Figura 1.11 Rappresentazione grafica del confronto fra simulazione ottenuta con il modello di Volterra e i dati sperimentali delle popolazioni di lepri (cerchi pieni) e linci (cerchi vuoti) nelle foreste canadesi tra il 1900 e il 1920. La linea continua rappresenta il risultato della simulazione delle numerosità delle lepri mentre la linea tratteggiata rappresenta quella delle linci.

Capitolo II - Ecosistema basato sul detrito

In tutti gli ecosistemi, specialmente in quelli acquatici, gran parte della biomassa fissata dai produttori primari non viene consumata direttamente dagli organismi predatori che costituiscono la *catena trofica del pascolo*, bensì alimenta un altro sistema, nel quale entra come materia organica morta (*detrito*), dando origine a quella che è definita *catena trofica del detrito*. Nel lungo periodo, la distribuzione, l'accumulo e la decomposizione della materia organica morta influenza la natura dei cicli biogeochimici e la costituzione degli organismi viventi. Nel breve periodo, invece, la presenza di detrito in un ambiente può: influenzare la struttura e la dinamica delle catene e delle reti trofiche, il numero di specie che le costituiscono e la loro lunghezza; stabilizzare il flusso di energia e la dinamica delle popolazioni di consumatori; modificare fisicamente l'ambiente e facilitare o inibire la sopravvivenza di alcune specie rispetto ad altre (Moore et al., 2004). Lo studio del detrito e del suo ruolo centrale negli ecosistemi si è sviluppato solo a partire dalla seconda metà del ventesimo secolo, e non perché precedentemente non se ne conoscesse l'esistenza, ma perché in ecologia, sotto la spinta delle nuove teorie sulla dinamica di popolazione proposte da Volterra e Lotka, hanno prevalso gli studi riguardanti la materia organica viva. Nel 1887, il biologo Stephen Forbes, nella pubblicazione degli studi effettuati sulle caratteristiche dei laghi, intuisce l'importanza che ricopre la disponibilità di materia organica morta per questi specchi d'acqua e per lo sviluppo degli organismi al loro interno. Più tardi, nel 1942, Lindeman inserisce la materia organica morta (che definisce "melma") nello schema teorico della catena alimentare di un ecosistema lacustre, anche se ne mette in evidenza solo un ruolo marginale rispetto a quello principale svolto dalla produzione primaria per il sostentamento della comunità degli organismi viventi. Successivamente, sia Teal (1962) che Odum (1969), enfatizzano l'importanza del detrito dividendo in due grandi strutture le interazioni tra gli organismi, e distinguendo la catena del pascolo basata sui produttori primari, da quella del detrito, dove i flussi di energia dipendono dalla disponibilità di materia organica morta. Infine, i lavori di Wetzel (1983) e Odum e Biever (1984) hanno dimostrato che la maggior parte dell'energia che fluisce in un ecosistema passa attraverso la catena trofica basata sulla

materia organica morta. Il detrito non è omogeneo, piuttosto è molto variabile sia nella forma che nella sua distribuzione spaziale e temporale: questa variabilità ha implicazioni sia sulla presenza dei singoli organismi che per la struttura delle reti trofiche e degli ecosistemi.

2.1 Definizione e classificazione del detrito

Nella sua definizione più generale per *detrito* si intende tutta la materia organica morta, comprendente: differenti tipi di tessuti vegetali (foglie, arbusti, residui legnosi, macrofite acquatiche, alghe) e animali (carcasse), microbi morti, feci (escrementi, guano, letame) e prodotti secreti ed escreti dagli organismi (polimeri extra-cellulari, nettari, percolati radicali, materiale organico dissolto, mucillagini). Una delle classificazioni più complete per il detrito è quella proposta da Swift e colleghi (1979) che lo suddivide in funzione delle dimensioni, delle caratteristiche chimiche e delle interazione con gli organismi. In base alle *dimensioni* delle particelle che lo compongono, il detrito prende il nome di: *disciolto*, se di diametro inferiore a $0.45\ \mu\text{m}$ (Dissolved Organic Matter, DOM) o *particellato*, (Particulate Organic Matter, POM), se maggiore di $0.45\ \mu\text{m}$. Sempre in funzione del diametro delle sue particelle nel POM si distinguono tre categorie: *ultrafine*, tra 0.45 e $50\ \mu\text{m}$ (UFPOM, Ultra Fine Particulate Organic Matter); *fine*, tra 50 e $1000\ \mu\text{m}$ (FPOM, Fine Particulate Organic Matter); *grossolano*, maggiore di $1000\ \mu\text{m}$ (CPOM, Coarse Particulate Organic Matter). Le dimensioni del detrito variano nel tempo: il particolato più grossolano viene convertito in particolato fine dall'interazione con gli organismi o per processi meccanici, quali correnti o venti, mentre da tutti i comparti una porzione di detrito viene dissolta continuamente a causa della lisciviazione. Tuttavia, grazie ai processi di aggregazione, il DOM può essere nuovamente sintetizzato per formare nuove frazioni di particolato di diverse dimensioni. Negli ambienti terrestri, dove è difficile separare il detrito dalla matrice del suolo, la distinzione avviene in funzione della densità e si riconoscono detriti più labili da quelli meno degradabili e che sono incorporati in aggregati, associati ad argille e limo, e trasformati in molecole recalcitranti (Six et al., 2002). Negli ambienti acquatici si tende a distinguere il detrito tra particolato fine e grossolano. In questi ambienti, ad esempio, il CPOM è costituito principalmente da materiale di

origine terrestre che deriva dalla vegetazione ripariale (Cummins e Klug, 1979) e che costituisce il 90% del materiale organico in ingresso nei sistemi fluviali (Scorgie, 1974).

Il detrito di origine vegetale costituisce la porzione considerevole del bilancio energetico dell'ecosistema acquatico (Cummins, 1973; Rau, 1976) tanto da arrivare a rappresentare anche il 99% del bilancio totale (Fisher & Likens, 1973). Quando il materiale vegetale inizia a decomporsi, la porzione di materia organica morta solubile viene persa velocemente per *lisciviazione*: in questa fase il detrito immerso può arrivare a perdere fino al 30% del suo peso iniziale dopo due giorni (Suberkropp et al., 1976, Webster & Benfield, 1986), mentre risulta più lento nel caso in cui il materiale fogliare è fresco piuttosto che secco (Gessner & Schwoerbel, 1989). Come risultato del processo di lisciviazione, si ha l'immissione nell'ambiente di materiale detritico DOM: una porzione di questo materiale è assimilabile direttamente dai batteri, un'altra viene particolata attraverso processi fisico-chimici che avvengono all'interno del corpo d'acqua. Il materiale organico morto grossolano, CPOM, viene colonizzato dai microrganismi, in particolare funghi e batteri e in minor misura dai protozoi (Suberkropp & Klug, 1976). La colonizzazione fungina sul detrito vegetale fresco risulta più lenta (Bärlocher, 1991) poiché le sostanze solubili nei tessuti freschi inibiscono l'accrescimento dei funghi (Sridhar & Bärlocher, 1993). La parte significativa della colonizzazione avviene nel primo periodo di immersione ed è funzione del preconditionamento del substrato e dalle temperature: ad esempio in estate, le spore e le ife dei funghi terrestri presenti sul CPOM che entra nell'acqua, giocano un ruolo fondamentale nel processo iniziale di decomposizione del materiale detritico. Questo processo porta alla frammentazione del CPOM e alla formazione di materiale fine FPOM. La produzione di questo materiale viene incrementata dall'azione degli organismi invertebrati, che sminuzzando il substrato vegetale grossolano lo trasformano in materiale particolato fine FPOM. Questo è costituito sia dai frammenti di materiale non digerito, sia da quello espulso nelle feci (Cummins, 1973).

Il detrito di origine vegetale contiene l'energia nei legami dei composti organici che costituiscono più del 50% delle foglie e del legno: la cellulosa e la lignina. La maggior parte delle specie animali non sono in grado di utilizzare direttamente questi composti per usufruire dell'energia in essi immagazzinata (Monk, 1976), bensì molte specie di funghi e batteri sono coinvolti nella loro degradazione e alla produzione di

sostanze di scarto che diventano disponibili per gli organismi che risiedono nei livelli trofici superiori. Il detrito può essere distinto in funzione della sua composizione chimica, che dipende dalla sua origine e quindi dalla composizione biochimica degli organismi dalla quale proviene. Questi composti includono polimeri associati alle cellule delle pareti vegetali (cellulosa e lignina), dei funghi (chitina e melanina) e una serie di molecole largamente diffuse negli organismi viventi quali ad esempio: grassi, olii, proteine e acidi nucleici.

2.2 Interazione tra detrito e ambiente

Il detrito è in grado di modificare la struttura fisica e le caratteristiche degli ambienti in cui si concentra, influenzandone la granulometria, la luminosità, la temperatura e la velocità di venti e correnti. Inoltre, organismi interi in decomposizione possono fornire essi stessi l'ambiente completo per lo sviluppo di una catena alimentare: tronchi d'albero e carcasse di animali garantiscono il fabbisogno energetico per lo sviluppo di un'intera comunità detritivora. Negli *ambienti terrestri*, durante la formazione del suolo, gli organismi creano e manipolano il detrito in materia organica complessa e stabile, in aggregati e profili litologici caratteristici. Ad esempio, nelle praterie il suolo è invaso da un vasto numero di radici, che si rinnova ciclicamente e che rilascia sostanze che favoriscono l'assimilazione del detrito da parte di microbi, protozoi e invertebrati. Nelle foreste invece il detrito nel suolo è costituito principalmente da corpi vegetali quali foglie e legno, e da acidi organici dissolti e materia organica morta. Generalmente nelle foreste il contenuto di carbonio nella biomassa viva è paragonabile a quello nella materia organica morta: le quantità maggiori di carbonio nel suolo si registrano nelle foreste boreali, mentre diminuiscono in quelle temperate e ancora nelle foreste tropicali, caratterizzate da elevati tassi di decomposizione. Nelle praterie, tundra, deserti e nel terreno coltivato il contenuto di carbonio nel suolo è estremamente variabile, ma resta comunque paragonabile al carbonio contenuto nella biomassa viva. In ogni caso, le caratteristiche chimiche del detrito in ingresso e dei suoi prodotti di decomposizione, combinati con il detrito prodotto dagli organismi, influenzano la disponibilità di nutrienti, la chimica e la struttura del suolo caratteristiche che a loro volta influenzano la diversità delle specie presenti.

Negli *ambienti acquatici*, la presenza di detrito in forma disciolta (DOM) o particellare (POM) influenza la profondità di penetrazione della luce negli strati d'acqua e la temperatura della colonna. In molti estuari, fiumi e laghi le acque sono torbide per l'alta concentrazione di particolato e l'attenuazione della luce, dovuta all'intercettazione da parte del detrito presente in sospensione, riduce drasticamente la produzione primaria nella colonna d'acqua e la visibilità per gli organismi predatori. Per esempio, nei laghi tropicali, l'attenuazione luminosa dovuta alla sospensione di POM influenza la presenza dei pesci predatori e quindi determina la composizione delle specie in essi presenti (Rodriguez & Lewis, 1997). Nei laghi, il materiale organico dissolto diminuisce la radiazione fotosintetica attiva e quindi riduce la produzione primaria, attenua la luce infrarossa, diminuisce il rimescolamento delle acque profonde, riduce la penetrazione dei raggi ultravioletti e altera la profondità del termoclino, alterando di fatto la struttura e la funzionalità delle comunità negli ecosistemi acquatici (Schindler & Curtis, 1997). La differenza principale con la decomposizione in ambiente terrestre è che il particolato organico che precipita verso il fondo viene in grandissima parte degradato nella colonna d'acqua e negli strati superficiali. La ragione è che la colonna d'acqua ospita importanti popolazioni di batteri che mineralizzano il particolato organico, rilasciando anidride carbonica e nutrienti. In media la produzione di batteri nella colonna d'acqua è circa il doppio della produzione dello zooplancton e circa il 40% della produzione primaria netta costituisce la biomassa che è consumata dai batteri (Cole et al., 1988). Il 95% del carbonio presente nel particolato organico viene degradato entro una profondità di 3000 metri e solo piccole quantità raggiungono il fondo degli oceani (Martin et al., 1987). Il processo di decomposizione continua anche nel sedimento di mari e laghi, favorito dalla presenza di una fauna di fondo specializzata nell'utilizzo del detrito (benthos), di funghi e batteri.

2.3 Il detrito nelle reti trofiche

Il detrito è una delle fonti di energia e nutrienti per gli organismi viventi presente nella maggior parte delle reti trofiche. La maggior parte delle comunità contengono sia il detrito che i produttori primari alla base della catena trofica che sono collegati tra loro attraverso l'attività dei consumatori. La struttura delle reti trofiche varia in funzione sia

della provenienza del detrito (*autoctono*, se è costituito da carbonio fissato all'interno del sistema e *alloctono*, se questo proviene dall'esterno) sia della sua forma. Spesso le reti trofiche sono caratterizzate dalla presenza di un alto grado di predazione inter e intra specifica e dalla presenza di specie onnivore, tanto che la maggior parte della quantità di biomassa accumulata dai predatori può essere ricondotta direttamente alla componente detritica. Ad esempio, nelle zone pelagiche il passaggio di energia avviene per la maggior parte tra i batteri (detritivori) e lo zooplancton (e successivamente ai pesci, Stockner & Porter, 1988) mentre in altri ambienti questo percorso è sfavorito rispetto a quello che vede il flusso di energia passare dai produttori primari allo zooplancton (Cole et al., 2000). La quantità di energia che ha origine dalla materia organica morta è confrontabile se non superiore a quella proveniente dall'assimilazione dei produttori primari. In alcuni ambienti, ad esempio cave, piccoli corsi d'acqua in bacini forestali ed ambienti sotterranei spesso l'intero ammontare di energia disponibile è raccolto nel detrito; in altri casi, il detrito ha una forte influenza sulla struttura e la dinamica dei consumatori primari, in quanto fornisce l'energia necessaria per sostenere consumatori ad alte densità che non sarebbe possibile mantenere se fosse presente solamente la biomassa dei produttori primari (Polis et al. 1997). Per esempio, gli ingressi di detrito nella rete trofica delle isole oceaniche fa registrare l'aumento della biomassa di aracnidi e rettili; l'aumento della biomassa dei predatori può essere ascritta alla soppressione dei consumatori secondari, che porta a sua volta all'aumento e alla diversificazione delle specie di produttori primari presenti nell'ambiente. In entrambi i casi, la lunghezza della catena trofica e la relazione tra predatori e produttori primari viene guidata dall'ingresso di detrito alloctono nell'ecosistema. Anche in ambiente acquatico, i pesci detritivori consumano grandi quantità di biomassa proveniente da detrito alloctono e autoctono e rilasciano nell'ambiente prodotti di scarto che possono essere utilizzati dal fitoplancton come nutrienti.

In particolare, in ambiente acquatico, il compartimento detritico è quasi esclusivamente di origine vegetale, e deriva sia dalle catene di pascolo interne al sistema (detrito autoctono) che dagli ambienti terrestri limitrofi (detrito alloctono). Quest'ultimo entra nel sistema acquatico attraverso la caduta della vegetazione ripariale, il trasporto di materiale particolato disciolto nei corsi d'acqua o nelle acque di precipitazione. Negli ambienti acquatici, sia salmastri che di acqua dolce, i flussi di materia ed energia

imputabili alla catena del detrito sono maggiori rispetto a quelli del pascolo. La maggior parte della produzione primaria, infatti, passa ai livelli trofici superiori come tessuti vegetali morti piuttosto che come tessuti vivi assimilati dai consumatori primari. Ad esempio, le macrofite acquatiche, essendo costituite da un alto contenuto di fibre difficilmente digeribile e dal basso contenuto di azoto, non sono consumate direttamente dagli erbivori. I loro tessuti costituiscono, insieme alla vegetazione terrestre ripariale, la principale fonte di materia organica grossolanamente particolata (CPOM) della catena trofica del detrito.

2.4 Ontogenesi del detrito

L'importanza del ruolo ricoperto dal detrito rispetto al flusso di energia interno agli ecosistemi, alle interazioni esistenti tra la catena del detrito e quella del pascolo e all'influenza che esercita sulla struttura delle popolazioni e dei livelli trofici è strettamente legata alla quantità disponibile e alla sua qualità. Nonostante la scoperta delle numerose interconnessioni dinamiche che esistono tra detrito e i fenomeni ambientali, la materia organica morta è stata spesso trattata come risorsa statica e omogenea. Per integrare la concezione di detrito come fattore che guida la funzionalità e la diversità di organismi, popolazioni ed ecosistemi, deve essere approfondito invece lo studio delle relazioni che intercorrono tra sistema detrito e sistema vivente, e dell'ontogenesi della risorsa detrito. Il concetto di *ontogenesi* include sia l'*eterogenea* natura del detrito dovuta all'enorme variabilità delle fonti dalle quali può essere generato, sia dalle modifiche che subisce durante la sua decomposizione. Inoltre, il processo di ontogenesi include sia i cambiamenti che subisce il detrito in relazione alla grandezza delle particelle che lo compongono e alle caratteristiche chimiche, sia ai cambiamenti che possono trasformarlo da risorsa immediatamente *disponibile* per i consumatori, a materiale *recalcitrante* che costituisce una riserva di carbonio che può essere utilizzata solo in tempi molto lunghi. La variabilità delle dimensioni delle particelle e/o delle caratteristiche chimiche del detrito possono esprimere sia un cambiamento da risorsa disponibile a recalcitrante, sia il grado di qualità e di colonizzazione da parte degli organismi. Ad esempio, i microbi sono in grado di nutrirsi di particelle di diverse dimensioni anche se sono più rapidi nell'assimilare le particelle

di dimensioni più piccole. Nei corsi d'acqua, ad esempio, si distinguono organismi (triturator, shredders) che aggrediscono e riducono il detrito in particelle più piccole (tramite azioni meccaniche): questi si alimentano sul CPOM convertendo circa il 40% del materiale ingerito nei loro tessuti e in anidride carbonica, mentre la parte restante viene eliminata come feci in materiale fine FPOM. L'azione di questo gruppo di detritivori aumenta circa del 20% il processo di riduzione del detrito grossolano in detrito fine (Petersen & Cummins, 1974, Boling et al., 1975). Il detrito FPOM così formato, costituisce una risorsa alimentare fondamentale per gli organismi invertebrati definiti collettori, collectors (Wallace et al., 1982; Cuffney et al., 1990; Malmqvist, 1993; Heard & Richardson, 1995). Questi utilizzano diversi meccanismi, grazie anche a caratteristiche morfologiche e comportamentali, che permettono loro di filtrare piccole particelle sospese nella colonna d'acqua, o di raccoglierle dai sedimenti o dalle superfici (Cummins & Wiltzbach, 1985). L'azione degli invertebrati collettori non modifica le dimensioni del detrito consumato, che viene restituito nell'ambiente spesso sotto forma di particolato fine.

L'esistenza di questa relazione tra gli organismi è una caratteristica fondamentale della catena trofica basata sul detrito. Il processo di ontogenesi del detrito mostra quindi una forte interdipendenza fra la tipologia di fonte di carbonio disponibile e le interazioni con la componente microbica e quella degli organismi detritivori più complessi. Spesso l'interazione tra i microrganismi e le particelle di detrito è talmente forte che una volta avvenuta la colonizzazione microbica risulta molto complesso poter distinguere nuovamente le due componenti: questa associazione viene considerata come una nuova risorsa per la catena del detrito, più complessa e allo stesso tempo più apprezzata dai detritivori.

2.5 La risorsa detrito

Gli organismi che compongono la catena del detrito vengono distinti principalmente in due categorie: i *decompositori* (batteri e funghi) e i *detritivori* (organismi che consumano materia organica morta). Pimm (1982) definisce la relazione tra queste due componenti e la loro risorsa alimentare come *donor controlled*: la disponibilità detrito (risorsa) controlla direttamente la densità degli organismi che se ne

nutrono (detritivori), ma non viceversa. Questa relazione si distingue da quella conosciuta come relazione preda e predatore, dove la densità dell'una influenza ed è influenzata da quella dell'altra. Come nel caso delle catene trofiche basate sul pascolo, la catena del detrito è costituita da livelli trofici, che includono organismi predatori dei decompositori, i detritivori, e i consumatori di questi predatori, esibendo diverse tipologie di interazioni (non solo donor controlled).

Mentre il processo di *immobilizzazione* avviene quando un nutriente inorganico è incorporato nella materia organica (principalmente durante la crescita dei produttori primari), la decomposizione permette di acquisire energia attraverso il processo di *mineralizzazione*, ossia la conversione della materia organica morta in nutrienti. L'intero processo di decomposizione è definito come la graduale disintegrazione della materia organica morta effettuata sia da agenti fisici che biologici. Il processo culmina con la riduzione di molecole complesse (e altamente energetiche) in anidride carbonica, acqua e nutrienti attraverso l'intervento di decompositori e detritivori. In definitiva, l'energia incorporata attraverso la fotosintesi e il processo di immobilizzazione dei nutrienti vengono bilanciati dalla perdita di energia sotto forma di calore da parte degli organismi e dalla formazione di nutrienti dovuti alla mineralizzazione. La materia organica morta viene continuamente prodotta durante tutta la vita degli organismi sia animali che vegetali senza necessariamente portarli alla morte. Questi crescendo e sviluppandosi rilasciano nell'ambiente porzioni di materia organica morta: esoscheletri negli artropodi, mute epiteliali nei rettili, piume e peli nei vertebrati. Molte piante, ad esempio, rilasciano nell'ambiente foglie morte e le sostituiscono con delle nuove: queste, raggiungendo il terreno, rappresentano la risorsa alimentare principale per decompositori e detritivori terrestri. Infine, anche le feci prodotte da detritivori, erbivori, carnivori, parassiti e detritivori vanno ad alimentare la riserva di materia organica morta disponibile per decompositori e detritivori. Ad ognuna di queste tipologie di risorse detritiche sono associati organismi specialisti che sono in grado di consumarli.

Il detrito alloctono di origine vegetale costituisce la sostanziale porzione di carbonio e di energia necessari per sostenere le catene trofiche a base detrito in molti ambienti acquatici. Questo materiale è costituito principalmente da componenti strutturali che sono ricchi di energia ma difficilmente degradabili dagli organismi detritivori. L'energia del substrato vegetale è intrappolata infatti in sostanze come

cellulosa e lignina che non sono assimilate dai detritivori vista la mancanza di enzimi necessari alla completa degradazione di tali componenti strutturali (Monk, 1976; Bjarnov, 1972; Chamier & Willoughby, 1986). Al contrario, un gran numero di funghi e batteri sono in grado di sfruttare questa fonte di energia, in quanto producono enzimi idrolizzanti che decompongono il materiale vegetale e rilasciano composti solubili e particellati.

2.6 Il condizionamento del detrito

Il processo di decomposizione del detrito ha inizio con la colonizzazione da parte di *batteri* e *funghi*, fenomeno che prende il nome di *condizionamento* (Boling et al, 1975). Questo può avvenire contemporaneamente ad altri fenomeni fisici come: la degradazione degli enzimi nei tessuti morti, la riduzione dei carboidrati e delle proteine in composti più semplici e in forme solubili, il processo di lisciviazione che prevede la perdita dei composti solidi in soluzione e che può essere causato dalle precipitazioni o, negli ambienti acquatici, dalla soluzione in acqua. I batteri e i funghi sono organismi presenti in qualsiasi ambiente (acquatico, terrestre, aereo) e di conseguenza si trovano sulla materia organica morta anche prima che questa muoia: sono i primi organismi ad avere accesso a tale risorsa. La maggior parte di funghi e batteri che colonizzano il detrito sono in grado di assimilare i composti più semplici che si rendono disponibili, come minerali solubili, aminoacidi e zuccheri, mentre non sono in grado di utilizzare materiali complessi come cellulosa e lignina. Dopo aver consumato tutte le risorse disponibili, le popolazioni di funghi e batteri collassano rilasciando sul substrato in cui si sono sviluppate alte concentrazioni di organismi in forme resistenti (spore o cisti) che si attiveranno e saranno in grado di colonizzare nuove entrate di detrito nel sistema.

A seconda dell'abbondanza di ossigeno disponibile, i microbi sono in grado di metabolizzare gli zuccheri seguendo processi aerobici (più efficienti) o anaerobici (meno efficienti). Ambienti anossici sono caratteristici dei suoli acquitrinosi dei fondali oceanici e lacustri. Negli ecosistemi acquatici, i sedimenti ricevono continuamente materia organica morta proveniente dalla colonna d'acqua superiore, ma i processi aerobici esauriscono rapidamente l'ossigeno disponibile perlopiù presente in prossimità della superficie del sedimento. Per questo, già a pochi centimetri di profondità rispetto

alla superficie, il detrito depositato sui fondali marini e lacustri si trasforma in un ambiente completamente anossico che viene colonizzato da batteri in grado di impiegare diverse forme di respirazione anaerobica.

Sebbene la probabilità di colonizzare per primi la risorsa detrito sia legata a fattori casuali, è possibile trovare in alcuni ambienti organismi altamente specializzati e con proprietà che ne aumentano la possibilità di sfruttare la risorsa per primi: è l'esempio dei funghi (ad esempio gli *Hyphomycetes*) che hanno spore in grado di avvolgere in maniera indissolubile le foglie che cadono nei corsi d'acqua e di essere trasportati con esse lungo tutto il percorso. Tali funghi acquatici, sono il gruppo responsabile della fase iniziale della decomposizione delle foglie nei corpi d'acqua (Suberkropp & Klug, 1976) e della modificazione del detrito fogliare nella risorsa alimentare che può essere successivamente consumata dai detritivori (Bärlocher, 1985; Suberkropp, 1992). La loro capacità di produrre enzimi in grado di degradare cellulose, emicellulose e sostanze resistenti dei tessuti vegetali (Chamier & Dixon, 1982; Suberkropp et al., 1983) e la capacità di aumentarne la produzione durante il processo di decomposizione del detrito (Golladay & Sinsabaugh, 1991) fa sì che controllino, di fatto, il tasso di decomposizione del detrito vegetale. Il controllo sulla decomposizione viene esercitato dai microbi sia direttamente sia attraverso il processo di *condizionamento* del detrito che ne favorisce il consumo da parte dei detritivori. Per condizionamento si intendono i cambiamenti qualitativi che il detrito fogliare subisce durante il processo di colonizzazione microbica (Boling et al., 1975). Nella fase iniziale di questo processo, il contenuto di azoto e di fosforo aumenta mentre la concentrazione di sostanze più complesse diminuisce (Rosset et al., 1982, Chauvet, 1987) e contemporaneamente il detrito diventa meno resistente alla frammentazione (Rossi, 1985). La produzione e la catalisi microbica sono due processi che rendono il detrito vegetale alloctono una risorsa alimentare energeticamente conveniente per i detritivori (Lawson et al., 1984). Durante il condizionamento del detrito la biomassa aumenta a causa dell'attività microbica fino ad un valore massimo: in questa fase i funghi rappresentano la maggior parte della biomassa microbica associata al detrito fogliare (Findlay & Arsuffi, 1989). Successivamente, tali parametri subiscono un declino e portano alla riduzione della qualità alimentare del detrito per i detritivori. La stima della biomassa dei funghi che

colonizzano il detrito si basano sul volume delle ife che si trovano sul substrato fogliare e variano dall'1 al 5% della massa detritica (Bärlocher & Kendrick, 1981).

La dinamica del condizionamento da parte dei microbi dipendono dalle caratteristiche chimico-fisiche del detrito vegetale e dai parametri ambientali che ne influenzano i tassi di decomposizione. Ad esempio, il contenuto di lignina nel substrato fogliare può essere considerato come indicatore della degradabilità e quindi un parametro utile per prevedere il tasso di decomposizione dei vari tipi di detrito vegetale in ambienti terrestri e acquatici. Essendo la lignina molto resistente alla degradazione enzimatica, più elevato è il contenuto di tale sostanza, più lento sarà il processo di assimilazione del detrito e minore la quantità di carbonio prontamente disponibile per il consumo. Dopo l'effetto della prima colonizzazione da parte di funghi e batteri e della lisciviazione, la risorsa detritica rimanente è molto resistente agli attacchi di altri organismi e la sua decomposizione procede molto lentamente, coinvolgendo microbi specializzati che riescono ad assimilare materiali tipo cellulosa, lignina e proteine complesse. Questi gruppi di organismi si susseguono temporalmente in maniera organizzata tanto che i prodotti di scarto di uno diventano la risorsa principale per quello successivo. In ambiente terrestre ad esempio, ai funghi che assimilano gli zuccheri seguono famiglie di funghi (*Actinomyceti* e *Ascomyceti*) che crescono più lentamente, ma che hanno un metabolismo più specializzato. Si distinguono quindi specie precoci da specie tardive di microrganismi che attaccano il detrito, proprio perché durante il processo di degradazione della risorsa le caratteristiche della materia che rimane cambiano e necessitano di nuovi metabolismi in grado di elaborare i nuovi composti emersi. Le singole specie di decompositori non sono metabolicamente versatili; ognuna è in grado di sfruttare solo un limitato numero di substrati. È la grande diversità di specie microbiche coinvolte nel processo che permette di portare a termine la decomposizione della materia organica morta.

2.7 I detritivori e i microbivori

I *microbivori* sono un gruppo di organismi animali che operano insieme ai *detritivori* nella catena del detrito e che posso essere spesso confusi con loro. Sono di piccola taglia e specializzati nel nutrirsi di microflora, batteri e funghi, espellendo il

detrito da questi assimilato. Lo sfruttamento delle risorse della microflora richiede l'utilizzo di diverse tecniche di alimentazione da parte dei microbivori che dipendono dalle condizioni e dalle strategie di sviluppo di batteri e funghi. I batteri, ad esempio, colonizzano piccole porzioni di superficie del detrito attraverso la suddivisione unicellulare: di conseguenza i microbivori specializzati per il loro consumo sono molto piccoli e includono *protozoi* (amebe), sia in ambiente terrestre che acquatico, e *nematodi* (*Pelodera*), presenti nel suolo. La maggior parte dei funghi invece tende a formare delle strutture filamentose molto estese e che sono in grado di penetrare all'interno della materia organica. Gli organismi che si nutrono di funghi sono in grado di penetrare all'interno della materia organica e di nutrirsi del singolo filamento fungino o di alimentarsi pascolando sulle strutture tentacolari superficiali. I microbivori consumano quindi materia organica viva e non seguono la dinamica di tipo donor-controlled caratteristica del sistema basato sul detrito (Laakso et al., 2000).

Maggiori sono le dimensioni dei consumatori e più difficile per loro risulta distinguere tra detrito e microflora presente su di esso. Infatti, la maggior parte dei *detritivori* coinvolti nella decomposizione della materia organica morta sono consumatori generalisti, ossia consumano sia il detrito che le specie di funghi e batteri che lo colonizzano. Evidenze sperimentali mostrano che per i detritivori è più vantaggioso alimentarsi su foglie condizionate dai microrganismi: ne risulta infatti un aumento del tasso di sopravvivenza (Bueler, 1984), di fecondità (Graça, 1990) e di accrescimento (Lawson et al., 1984). Gli invertebrati che prendono parte alla decomposizione di materiale vegetale e animale morto appartengono a diversi gruppi tassonomici. Negli *ambienti terrestri* questi vengono classificati in funzione delle loro dimensioni in: *microfauna* (che include anche i microbivori) formata da protozoi, nematodi e rotiferi; *mesofauna* (di dimensioni comprese tra i 100 μm e i 2 mm) costituita principalmente da acari, collemboli e oligocheti; *macrofauna* (maggiori di 2 mm) che comprende diploidi, molluschi, ditteri (in fase larvale) e coleotteri. I detritivori si trovano in tutte le tipologie di ambienti terrestri e spesso presentano un'elevata ricchezza di specie e un alto numero di individui: ad esempio in un metro quadro di suolo di una foresta temperata è possibile trovare fino a mille specie di questi organismi, con popolazioni costituite da milioni di individui appartenenti alla microfauna, da centinaia di migliaia della mesofauna e qualche migliaio della macrofauna (Anderson,

1978). Le caratteristiche del suolo e del detrito modificano la presenza delle diverse categorie di detritivori nel suolo. La temperatura gioca un ruolo fondamentale per il tasso di decomposizione del detrito mentre la presenza o meno dell'acqua nel suolo determina la presenza della microfauna (completamente assente in suoli asciutti).

Gli organismi detritivori in ambiente acquatico si distinguono in quattro grandi categorie in base al metodo con cui viene acquisita la risorsa (Cummins, 1974). I *frantumatori* (*shredders*) sono detritivori che si alimentano principalmente di CPOM e durante questo processo lo frammentano in porzioni più piccole. Di questa categoria fanno parte larve di mosche, gamberi di fiume e isopodi che si nutrono principalmente delle foglie che cadono all'interno dei fiumi o dei laghi. I *collettori* (*collector*) si nutrono invece di FPOM e si distinguono tra gli organismi che usano le particelle di detrito che si trovano nel sedimento (*raccoglitori*) e quelli che filtrano le particelle in sospensione (*filtratori*). I *raschiatori* (*scrapers*) che hanno appropriati apparati boccali per raschiare e consumare lo strato di materia organica morta legata a rocce e pietre. Infine si ha la categoria degli invertebrati *carnivori*, che si nutrono di materiale organico di provenienza animale sia morto che vivo. Spesso negli ambienti acquatici molti detritivori sono onnivori, ossia si nutrono sia di materia di origine vegetale che di origine microbica, fecale o animale. La loro scelta alimentare può essere dovuta a diversi fattori tanto che possono nutrirsi: della microflora che si sviluppa sulla matrice fogliare; dei frammenti di detrito lavorato dagli enzimi prodotti dai funghi che lo condizionano; degli enzimi microbici associati al materiale fogliare ingerito che ne aiutano la digestione. I detritivori, infatti, non sono in grado di acquisire direttamente energia dai tessuti fogliari in quanto sprovvisti degli enzimi necessari alla degradazione di tali materiali (Martin et al., 1980). Nella dieta alimentare dei detritivori, il contributo relativo alle foglie in decomposizione o ai microrganismi associati può variare ed è influenzato dallo stadio di condizionamento, dalle specie fungine che si trovano sul substrato fogliare e dalle caratteristiche digestive degli invertebrati. In molti casi, i detritivori mostrano preferenze per alcuni tipi di foglie (Herst, 1982) e per funghi specifici presenti sulle foglie in decomposizione (Suberkropp et al., 1983; Arsuffi & Suberkropp, 1984). Questo fenomeno è probabilmente dovuto ai diversi valori nutrizionali associati alle tipologie di foglie e funghi, anche se questi ultimi sembrano avere un'influenza maggiore sull'appetibilità del detrito. La preferenza potrebbe essere

dovuta alle sostanze prodotte dai funghi che agiscono come stimolanti o deterrenti per l'alimentazione. Il detrito vegetale in ambiente acquatico presenta un mosaico di aree colonizzate da comunità di funghi che possono differire per composizione e per stadio di decomposizione del detrito. Poiché la composizione in specie della comunità fungina e la durata della colonizzazione influenza la palatabilità delle foglie, le differenze sul detrito portano alla formazione di unità di risorsa qualitativamente variabili per i detritivori che se ne nutrono.

2.8 Le Saline di Tarquinia: dati sperimentali.

I dati sperimentali sono stati raccolti con lo scopo di analizzare il processo di consumo del detrito da parte della comunità macrodetritivora in un particolare ambiente salmastro: la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. Questo è un ecosistema di origine antropica costruito per la produzione industriale di sale tramite l'evaporazione di acqua marina raccolta all'interno di vasche artificiali di diverse profondità (da un metro a pochi centimetri). La costruzione del sito risale ai primi anni del XIX secolo, l'attività di produzione di sale ha avuto inizio nel ventennio successivo ed è durata fino alla fine del XX secolo. Dalla dismissione dell'impianto industriale, nella Salina di Tarquinia è stata istituita una riserva di ripopolamento faunistico, riconoscendole una valenza di zona umida vocata al mantenimento della biodiversità animale alla pari delle lagune costiere di origine naturale. Inoltre, programmi di intervento finanziati dalla Comunità Europea (Progetti Life Natura) destinati al recupero ecologico e ambientale delle Saline di Tarquinia, hanno permesso di ridurre le minacce di degrado del sito dopo la dismissione dell'apparato industriale, proponendo opere di controllo della sedimentazione nelle vasche e nei canali, dell'efficienza delle paratie e delle idrovore, del consolidamento degli argini, ecc. I processi di manutenzione delle caratteristiche naturali della Riserva ad opera del Corpo Forestale dello Stato e dell'Università degli Studi della Tuscia, rende questo un sito di grande valore ambientale e paesaggistico, un ecosistema salmastro complesso di transizione tra l'ambiente marino e quello d'acqua dolce, che con i suoi 170 ettari di estensione, può essere considerato un macrocosmo sperimentale naturale in cui effettuare le ricerche in campo ecologico. In questo ambiente acquatico, la risorsa principale alla base della catena trofica è rappresentata

dalla disponibilità di detrito, principalmente di origine vegetale alloctona, ovvero della flora costiera che morendo precipita all'interno dello specchio d'acqua e va in contro ai processi di decomposizione causati dagli agenti fisici e biologici. Delle 50 vasche originarie ad oggi nella Riserva ne sono state mantenute attive 34, disposte lungo un gradiente di salinità variabile dalle caratteristiche marine (35 grammi/litro) in prossimità del canale a nord che collega l'impianto con il Tirreno (freccia sulla mappa di Figura 2.1) a quelle di iperalinità (anche superiore ai 120 grammi/litro) nelle vasche più a sud. I quattro cerchi numerati in Figura 2.1, indicano i siti in cui sono stati effettuati i sei campionamenti a cadenza mensile, riguardanti la *comunità macrodetritivora* e utilizzati per stimare il *consumo di detrito*.

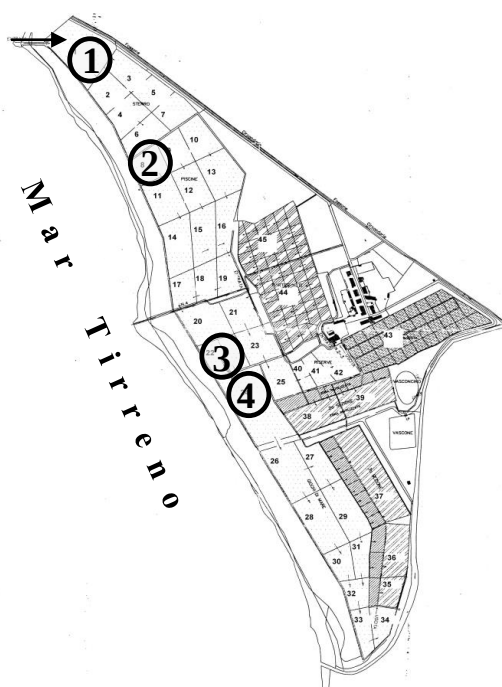


Figura 2.1 Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia: i numeri cerchiati evidenziano i quattro punti dove sono state posizionate le trappole trofiche, la freccia indica il punto in cui la Riserva è collegata con il mare.

Le caratteristiche chimico fisiche registrate nei quattro siti di campionamento si ipotizzano essere confrontabili tra loro, anche se le analogie più marcate si presentano tra le due coppie di siti in funzione della vicinanza spaziale così come mostrano i dati di Tabella 2.1, nella quale sono riportati i valori di salinità [g/l], pH e ossigeno disciolto [$\mu\text{g/l}$] registrati nelle vasche di campionamento nei sei mesi di durata dell'esperimento.

I dati mensili di temperatura media dell'aria e delle precipitazioni riferite al periodo di campionamento provengono dalla Stazione meteorologica di Tarquinia dell'Ufficio Idrografico e Mareografico e sono riportati in Tabella 2.2.

Tabella 2.1 Dati mensili di salinità S [*g/l*], pH e ossigeno disciolto O [*μg/l*] nelle quattro vasche di campionamento presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia.

	mesi <i>j</i>																	
	1			2			3			4			5			6		
	S	pH	O	S	pH	O	S	pH	O	S	pH	O	S	pH	O	S	pH	O
V1	48	8.18	8.36	40	8.02	4.23	40	8.09	5.32	42	8.39	6	41	8.4	1.15	44	8.05	1.65
V2	39.9	8.18	8.36	50	8.49	10.18	50	8.06	3.44	50	7.98	2.78	48	8.43	2.17	50	7.85	3.2
V3	80	8.09	4.03	72	7.97	5.2	100	7.69	2.71	90	8.07	3.84	80	8.45	4.97	74	8.3	3.93
V4	82	8.09	3.4	80	8	4.02	110	7.69	2.71	107.5	8.10	3.65	105	8.5	4.58	90	8.42	6.13
MEDIA	62.5	8.1	6.0	60.5	8.1	5.9	75.0	7.9	3.5	72.4	8.1	4.1	68.5	8.4	3.2	64.5	8.2	3.7

Tabella 2.2 Temperatura media mensile [°C] e precipitazione [*mm*] registrata dalla stazione di Tarquinia del Servizio Idrografico del Lazio.

		mesi					
		1	2	3	4	5	6
T [°C]	media	11.1	14.7	17.8	21.3	23	23.3
	Dev. St.	1.9	1.8	2.3	2.4	1.9	2
	Prec [mm]	53.6	14.2	39.8	6	0.4	29

La risorsa di detrito alloctona scelta per l'esperimento è composta da foglie seccate in stufa (60°C per 72 ore) di *Phragmites australis*. Una volta seccato, il materiale detritico è stato utilizzato per il confezionamento dei pacchi fogliari (Petersen & Cummins, 1974) costituiti da circa 2.00 grammi *P. australis*. Per ogni punto sperimentale sono stati confezionati 36 pacchi fogliari: 24 sono inseriti in altrettanti campionatori, ognuno costituito da un contenitore di forma quadrata 10x10 centimetri, avvolto in una rete di maglia grossolana 5x5 millimetri. Questa maglia permette ai macrodetritivori di entrare nel campionatore attratti dalla presenza della risorsa al suo interno e nutrirsi. Gli altri 12 pacchi fogliari sono stati invece inseriti in altrettanti campionatori che differiscono dai primi per essere avvolti in una rete di maglia più fine (0.5x0.5 millimetri) che non consente l'ingresso dei macrodetritivori al loro interno. I

pacchi fogliari confezionati e suddivisi nelle due tipologie di campionatori sono stati inseriti nelle quattro vasche (per un totale di 144). Nei sei mesi successivi al posizionamento dei campionatori, per ogni punto sperimentale ne sono stati recuperati quattro di maglia grossolana e due di maglia fine e per ognuno sono stati misurati: i) il peso delle foglie di *P. australis* trovato all'interno; ii) il numero di unità tassonomiche di macrodetritivori che hanno colonizzato la risorsa nei campionatori a maglia grossa; iii) il numero di individui per ogni unità tassonomica. Il protocollo sperimentale prevede quindi l'inserimento di un maggior numero di campionatori a maglia grossolana per aumentare l'efficienza del campionamento della comunità macrodetritivora e raccogliere un maggior numero di informazioni sul fenomeno complesso della colonizzazione e del consumo della risorsa detritica.

I dati riguardanti il peso di detrito all'interno dei pacchi fogliari (maglia grossolana *F*, maglia fine *f*) sono stati usati per formare due serie della stessa numerosità di pesi significativi (Tabella 2.3). Infatti, alcuni campionatori a maglia fine sono risultati deteriorati e il peso del detrito residuo considerato non significativo ai fini della prova. Ciò per rendere confrontabili le deviazioni standard dei pesi mensili di detrito misurati nelle due serie di campionatori (Tabella 2.3).

Tabella 2.3 Pesi di detrito [g] usati per il calcolo delle medie mensili e delle deviazioni standard. Pacchi fogliari a maglia fine (*f*) e a maglia grossolana (*F*).

	mesi <i>j</i>											
	1		2		3		4		5		6	
	<i>f</i>	<i>F</i>	<i>f</i>	<i>F</i>	<i>f</i>	<i>F</i>	<i>f</i>	<i>F</i>	<i>f</i>	<i>F</i>	<i>f</i>	<i>F</i>
peso detrito [g]	1.84	1.71	1.78	1.62	1.70	1.40	1.37	1.08	1.30	1.29	1.25	0.93
	1.94	1.75	1.80	1.63	1.58	1.37	1.38	1.12	1.28	0.77	1.28	1.07
	1.84	1.79	1.74	1.61	1.59	1.50	1.47	1.16	1.28	0.89	1.31	1.03
	1.97	1.82	1.91	1.70	1.83	1.57	1.60	1.17	1.30	1.21	1.35	1.05
			1.91	1.68	1.84	1.45			1.57	1.15	1.69	1.20
			1.88	1.66	1.86	1.49			1.66	1.29	1.33	0.96
					1.81	1.36			1.70	1.30	1.57	1.26
											1.65	1.17
MED	1.90	1.77	1.84	1.65	1.75	1.45	1.46	1.13	1.44	1.13	1.43	1.08
D. St.	0.07	0.05	0.07	0.03	0.12	0.08	0.11	0.03	0.19	0.21	0.18	0.12

Partendo dalla media delle pesate si è proceduto con l'elaborazione per la stima del consumo della risorsa detrito (Tabella 2.4). Nelle prime due colonne sono riportate le medie mensili della quantità di *P. australis* rimasta all'interno dei pacchi fogliari,

distinguendo tra quelle calcolate per i campionatori a maglia grossolana ($F(j)$) e quelli a maglia fine ($f(j)$). Considerando che il detrito rimane all'interno della vasca fino a quando non viene prelevato e che il valore iniziale ($F(0)$ e $f(0)$) per entrambe le tipologie di pacchi è di 2.00 grammi, per ogni campionamento mensile è possibile calcolare la quantità di detrito persa facendo la differenza tra il peso iniziale e quello misurato nel mese del prelievo:

$$M(j) = F(0) - F(j) \quad ; \quad m(j) = f(0) - F(j) \quad (2.1)$$

Dove si suppone che $M(j)$ sia dato dalla somma del fenomeno di lisciviazione del detrito e dell'azione dei macrodetritivori che si alimentano durante il periodo in cui i campionatori trofici rimangono immersi, mentre su $m(j)$ agisca solo dall'effetto della lisciviazione sui pacchi fogliari a maglia fine (Colonne 3 e 4, Tabella 2.4). Inoltre si ipotizza che le differenze tra i valori mensili calcolati con la (2.1) diano la quantità di detrito consumato dai macrodetritivori:

$$\Delta(j) = M(j) - m(j) \quad (2.2)$$

tale che, il valore finale $\Delta(6)$ è da considerare come la quantità totale consumata durante i sei mesi di durata dell'esperimento. La differenza mensile tra i valori di $\Delta(j)$ rappresenta invece la quantità istantanea di detrito consumata mensilmente dai macrodetritivori e viene calcolata come:

$$\delta(j) = \Delta(j) - \Delta(j-1) \quad (2.3)$$

Infine, si definisce con $D(0)=\Delta(6)$ la quantità totale iniziale di detrito disponibile all'inizio dell'esperimento, che viene consumata nel corso dei sei mesi dalla comunità di macrodetritivori e con $D(j)$ la porzione di detrito rimasta disponibile per i detritivori ogni mese calcolata con:

$$D(j) = D(j-1) - \delta(j) \quad (2.4)$$

I dati della comunità macrodetritivora sono presentati in Tabella 2.5: si distinguono le unità tassonomiche (nove) alle quali appartengono gli individui ritrovati mensilmente all'interno dei campionatori a maglia grossolana e viene riportato il conteggio totale degli individui (distinti per unità tassonomica) prelevati all'interno dei sedici campionatori (quattro per punto). La dinamica della comunità macrodetritivora presente all'interno della Riserva delle Saline di Tarquinia è molto complessa: durante i

sei mesi di campionamento varia sia il numero di macrodetritivori, sia il numero di unità tassonomiche presenti all'interno dei campionatori.

Tabella 2.4 Dati detrito pesato in grammi. $F(j)$ è il peso medio mensile nel pacco fogliare confezionato in una maglia grossolana mentre $f(j)$ è quello in maglia fine; $M(j)$ è calcolato facendo la differenza tra $F(0)$ ed $F(j)$; $m(j)$ è dato dalla differenza tra $f(0)$ ed $f(j)$; $\Delta(j)$ è la quantità di *detrito consumato* dato dalla differenza tra $M(j)$ e $m(j)$; $\delta(j)$ il consumo *istantaneo* di detrito calcolato dalla differenza tra $\Delta(j)$ e $\Delta(j-1)$; $D(j)$ è il valore di *detrito disponibile* ogni mese per la comunità macrodetritivora ed è dato dalla differenza tra $D(j-1)$ e $\delta(j)$ con $D(0) = \Delta(6)$.

j	$f(j)$	$F(j)$	$m(j)$	$M(j)$	$\Delta(j)$	$\delta(j)$	$D(j)$
0	2.00	2.00					0.35
1	1.90	1.77	0.10	0.23	0.13	0.13	0.21
2	1.84	1.65	0.16	0.35	0.19	0.06	0.16
3	1.75	1.45	0.25	0.55	0.30	0.11	0.05
4	1.46	1.13	0.54	0.87	0.32	0.02	0.02
5	1.44	1.13	0.56	0.87	0.31	-0.01	0.03
6	1.43	1.08	0.57	0.92	0.35	0.03	0.00

Tabella 2.5 Dati della comunità macrodetritivora rilevati presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. Con l si indica il numero di unità tassonomiche; con j i mesi di campionamento; all'interno della tabella sono riportate le numerosità osservate per ogni unità tassonomica.

l	unità tassonomiche	mesi j					
		1	2	3	4	5	6
1	<i>chironomidae (larve)</i>	0	55	177	198	148	184
2	<i>gammarus aequicauda</i>	4	13	22	3	3	0
3	<i>perinereis cultrifera</i>	0	2	1	0	1	0
4	<i>hydrobia spp</i>	0	111	0	4	0	1
5	<i>cerastoderma glaucum</i>	0	1	0	0	0	2
6	<i>corophium insidiosum</i>	0	56	10	0	0	0
7	<i>gordiidae</i>	0	1	0	0	0	0
8	<i>ditteri (larve)</i>	0	0	1	0	0	0
9	<i>idotea baltica</i>	1	3	0	0	0	0

Capitolo III – Modello di Comunità Macrodetrivora (CMD)

Nell'ecosistema acquatico solo una parte della materia organica morta viene consumata e l'energia ad essa associata attraversa la catena trofica: questa porzione prende il nome di *detrito palatabile*. Il detrito ha una dinamica molto complessa (Capitolo II), in quanto diversi organismi si alternano e si susseguono per sfruttare l'energia immagazzinata nella materia organica morta. I fenomeni fisico-chimici agiscono con continuità, come avviene ad esempio con la *lisciviazione*, che sottrae i composti solubili della materia organica morta in presenza di acqua. I fenomeni di origine biologica, invece, sono molto più complessi e agiscono sul detrito in base alle caratteristiche della materia disponibile in un determinato istante e sono favoriti dalla presenza e dall'azione svolta precedentemente da alcuni organismi. Così, il *condizionamento* del detrito da parte di funghi e batteri attira sulla materia organica morta tutti quegli organismi che si nutrono anche della fauna microbica e che favoriscono l'azione dei macrodetrivori sul detrito. Questi ultimi, dopo essersi alimentati sul substrato di detrito (soprattutto i trituratori), espongono nuove porzioni di materia organica morta agli agenti fisici e alla colonizzazione da parte dei microbi, favorendo anche l'intervento successivo di nuove specie di macrodetrivori. Ci sono almeno tre caratteristiche principali del detrito che rendono questa risorsa differente da quella dei produttori primari: i) il detrito non si riproduce e quindi non è in grado di influenzare direttamente l'ingresso di nuovo materiale nel sistema; ii) la sua formazione dipende in parte dall'azione di organismi viventi che consumandolo lo trasformano e lo rendono disponibile; iii) per mantenersi nell'ambiente non richiede uso di energia ed è per questo che costituisce una riserva di energia e materia per tutti i sistemi viventi (Moore et al., 2004).

Nonostante l'importanza del detrito nelle comunità ecologiche sia stata riconosciuta da tempo (si ricorda il lavoro di Forbes, 1887) la sua dinamica complessa e l'interesse rivolto da parte degli ecologi verso lo studio degli organismi viventi e della loro dinamica basata principalmente sulla catena del pascolo, ha fatto sì che i primi modelli matematici di detrito si sviluppassero molto più tardi rispetto a quelli riguardanti le interazioni tra organismi viventi (Pimm, 1982; DeAngelis et al, 1989).

Infatti, a partire dai primi decenni del ventesimo secolo, ebbero un grande seguito le teorie matematiche basate sulle equazioni proposte dai ricercatori Lotka (1925) e Volterra (1927) che riguardavano principalmente le interazioni tra prede e predatori. Queste strutture matematiche furono definite per rappresentare la dinamica di quei sistemi costituiti da organismi (viventi) in grado di riprodursi, di morire, di accrescersi sfruttando la presenza o l'assenza di altri organismi: tutte caratteristiche che differiscono profondamente dalla natura della risorsa principale nei sistemi basati sul detrito.

Il lavoro svolto da DeAngelis e colleghi del 1989 può essere definito come un primo tentativo di adattare le equazioni di tipo preda-predatore per descrivere la dinamica del detrito. Questo modello rappresenta i flussi che ricaricano il comparto del detrito e che provengono dalla materia organica morta di organismi autotrofi, erbivori e carnivori (quindi dalla catena del pascolo) mentre il flusso in uscita è dato dalla perdita di detrito dovuta alla mineralizzazione della sostanza organica morta. Partendo dal modello di DeAngelis, Moore e colleghi (1996) propongono un nuovo modello di detrito nel quale viene introdotta anche l'interazione tra detrito, decompositori e detritivori. Infine, in un lavoro di rassegna sul detrito di Moore e colleghi del 2004, viene proposto un modello di detrito che prende spunto da quelli pubblicati precedentemente e che ha come obiettivo quello di descrivere la dinamica dei microbivori e dei detritivori.

Partendo da quest'ultimo lavoro, nell'ambito di questa tesi di dottorato, è stato sviluppato un *nuovo modello dinamico* basato sulla formulazione matematica di tipo Lotka-Volterra (quindi costituito da un sistema di due equazioni) per rappresentare, in maniera semplificata, l'andamento nel tempo: i) del *detrito palatabile* alloctono fornito al sistema; ii) delle specie di macrodetritivori che, alternandosi, se ne nutrono. L'attenzione rivolta a queste due variabili rende differente il nuovo modello rispetto ai precedenti. In essi, infatti, non viene considerata la dinamica del detrito palatabile, ma di tutta la quantità di detrito che entra nell'ecosistema, unendo in un'unica variabile sia la parte *refrattaria*, sia quella *consumata* che quella *lisciviata* (Olson, 1963). Inoltre, la struttura dei modelli precedenti fa uso di un numero di equazioni del sistema pari a quello delle specie considerate, aumentando la difficoltà di risoluzione del modello (fino a renderla impossibile per ecosistemi con un elevato numero di specie). Nel nostro

modello invece, l'andamento della struttura della comunità di detritivori viene rappresentato attraverso l'uso dell'*Indice di Shannon-Wiener* (1948), un indice che sintetizza sia il numero di specie (unità tassonomiche) presenti nell'ecosistema sia il numero di individui per specie. Il nuovo modello è quindi costituito da un sistema di due equazioni (per questo semplificato): una descrive la dinamica del detrito palatabile calcolata come biomassa in peso secco, l'altra la dinamica della struttura della comunità macrodetritivora calcolata attraverso l'indice di Shannon-Wiener.

3.1 Il modello di DeAngelis (1989)

Il primo modello matematico, a cui abbiamo fatto riferimento, in cui si descrive la dinamica del detrito è quello presentato nel 1989 da DeAngelis e colleghi. In Figura 3.1 è rappresentato lo schema a blocchi del modello: i rettangoli indicano i sistemi di Autotrofi (X), Erbivori (Y), Carnivori (Z), Detrito (D) e basati sui Nutrienti disponibili (N). Le frecce dello schema indicano la direzione dei flussi di materia che collegano i livelli trofici del sistema. Ne risulta un modello in cui il detrito si *accumula* a causa dei flussi di materia provenienti dagli altri subsistemi e non è prevista interazione con gli organismi che lo consumano. I nutrienti disponibili sono assimilati dagli autotrofi (flusso in uscita) la cui dinamica viene definita attraverso due flussi in uscita: uno verso i consumatori primari (erbivori) e l'altro verso il detrito costituito dalla materia organica morta di origine vegetale. Per gli erbivori, lo schema a blocchi di Figura 3.1 prevede un flusso in entrata dovuto allo sfruttamento della risorsa vegetale, e due in uscita dati dalla perdita di biomassa per predazione da parte dei carnivori e dalla produzione di detrito a causa della morte degli individui. La dinamica dei carnivori è costituita da un flusso in ingresso per lo sfruttamento della risorsa dei consumatori primari e uno in uscita diretto verso il comparto del detrito dovuto alla loro mortalità. Infine, il *detrito* presenta tre flussi in entrata e uno in uscita: i primi sono costituiti dalla materia organica morta che deriva dalla morte degli individui appartenenti al sistema (autotrofi, erbivori e carnivori) mentre quello in uscita dipende dai fenomeni che agiscono sul detrito per produrre nutrienti e che vengono immessi nel sistema. La catena trofica rappresentata in Figura 3.1 è basata sul pascolo, quindi sulla disponibilità per i produttori primari dei nutrienti

necessari per la loro crescita. Il detrito viene analizzato come potenziale risorsa di nutrienti che entreranno nuovamente nel ciclo quando saranno assimilati dalle piante.

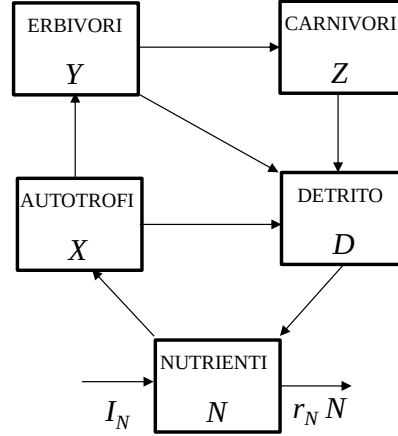


Figura 3.1. Schema grafico del sistema di una catena trofica con disponibilità limitata di nutrienti (tratto da DeAngelis et al., 1989). I_N rappresenta l'input di nutrienti, $r_N N$ la loro perdita. I rettangoli individuano i singoli sottosistemi: Autotrofi (X), Erbivori (Y), Carnivori (Z), Detrito (D) e Nutrienti (N). Le frecce indicano i flussi in ingresso e in uscita della biomassa tra i diversi sottosistemi.

Le equazioni proposte per descrivere la dinamica di questo sistema sono:

$$\begin{aligned}
 \frac{dN}{dt} &= I_N - r_N N - \frac{\gamma_1 NX}{k_1 + N} + \gamma_4 D \\
 \frac{dX}{dt} &= \frac{r_1 NX}{k_1 + N} - \frac{f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} - (d_1 + e_1) X \\
 \frac{dY}{dt} &= \frac{\eta f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} - \frac{f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} - (d_2 + e_2) Y \\
 \frac{dZ}{dt} &= \frac{\eta f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} - (d_3 + e_3) Z \\
 \frac{dD}{dt} &= \frac{(1-\eta) f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} + \frac{(1-\eta) f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} + d_1 X + d_2 Y + d_3 Z - (d_4 + e_4) D
 \end{aligned} \tag{3.1}$$

Dove le variabili di stato del sistema sono: N che indica la massa dei nutrienti nel sistema; X la biomassa dei produttori primari, Y quella degli erbivori, Z dei carnivori, e D quella del detrito. I membri delle equazioni con segno positivo rappresentano le frecce (e quindi i flussi del modello) in ingresso dello schema di Figura 3.1, viceversa, quelli con segno negativo, indicano le frecce che escono dal livello trofico. La prima equazione descrive la dinamica dei nutrienti limitanti alla base della catena trofica ed è

costituita da due flussi in ingresso (uno esterno al sistema I_N ed uno interno dovuto alla trasformazione del detrito in nutrienti) e due flussi in uscita (il primo che dipende dal tasso di perdita di nutrienti $r_N N$ e il secondo dalla capacità delle piante di assimilare i nutrienti presenti nel sistema). La dinamica dell'assimilazione dei nutrienti da parte dei produttori primari è descritto dalla funzione enzimatica di Michaelis-Menten-Monod, dove k è il coefficiente di saturazione ed r_1 è il tasso massimo di crescita delle piante. Il modello cinetico descrive l'aumento della velocità di reazione in funzione della concentrazione del substrato disponibile fino ad un valore soglia, raggiunto il quale, il sistema satura e l'eventuale aumento di substrato disponibile non viene assimilato. Le relazioni tra la seconda, la terza e la quarta equazione del sistema (3.1) sono riconducibili ai modelli preda-predatore: in particolare il consumo delle piante da parte degli erbivori e quello dei carnivori sugli erbivori è descritto con la formulazione matematica della risposta funzionale di tipo III di Holling (1959), con le f_i che rappresentano i tassi di alimentazione. Nell'ultima equazione, i primi due membri riguardano la frazione di biomassa consumata (di piante ed erbivori) che non viene assimilata dai consumatori ma che alimenta il compartimento del detrito. Infine, vengono descritti in tutte le equazioni due fenomeni della dinamica dei componenti biotici: i) la perdita di materia organica morta da tutti i subsistemi verso quello del detrito (quindi i flussi con segno positivo nell'equazione del detrito ma negativo nelle altre equazioni: $d_1 X$, $d_2 Y$ e $d_3 Z$) e la decomposizione del detrito (come flusso di perdita del detrito: $d_4 D$); ii) la rimozione, la raccolta o l'interramento in profondità della massa dal sistema dovuta ai fenomeni fisico-chimici (tutti flussi negativi: $e_1 X$, $e_2 Y$, $e_3 Z$, $e_4 D$).

3.2 Il primo modello di Moore (1996)

Nel lavoro presentato da Moore e colleghi nel 1996 viene presentato lo sviluppo di un modello di comunità basato sulle equazioni di tipo Lotka-Volterra per descrivere la dinamica di popolazione di una rete trofica, i tassi di alimentazione tra le diverse specie e il consumo da parte di microbi e detritivori del detrito. Il modello è costituito da tre equazioni, ognuna delle quali rappresenta la dinamica di una delle tre componenti del sistema. La *dinamica dei produttori primari* i è definita con la formula:

$$\frac{dX_i}{dt} = r_i X_i - \sum_{j=1}^n c_{ij} X_i X_j \quad (3.2)$$

dove X_i e X_j rappresentano la densità di popolazione dei produttori i e dei consumatori j . La popolazione dei produttori primari aumenta al tasso di crescita r_i , mentre diminuisce al tasso c_{ij} ossia proporzionalmente al coefficiente di consumo dei produttori primari i da parte dei consumatori j . In particolare avremo tante sommatorie come addendo della (3.2) in funzione di quanti consumatori vengono inseriti nel modello, e allo stesso tempo il sistema sarà costituito da $j+i$ equazioni.

La *dinamica dei consumatori* i viene descritta con il sistema

$$\frac{dX_i}{dt} = -d_i X_i - \sum_{j=1}^n c_{ij} X_i X_j + \sum_{j=1}^n a_i p_i c_{ij} X_j X_i \quad (3.3)$$

dove X_i rappresenta la densità di popolazione dei consumatori e X_j la densità di popolazione delle prede e dei predatori dei consumatori. Secondo la (3.3) i consumatori diminuiscono per mortalità dovuta a cause naturali (descritta con il tasso d_i) e per l'effetto dei predatori (c_{ij}), mentre aumentano in funzione della presenza di eventuali prede in relazione del coefficiente di efficienza di assimilazione a_i , di efficienza di produzione p_i di nuovi consumatori e di consumo c_{ji} delle prede j da parte dei consumatori i .

L'equazione che descrive la *dinamica del detrito* è stata sviluppata in relazione alle ricerche svolte in DeAngelis et al. 1989, DeAngelis 1992 e Moore et al 1993 ed assume la forma:

$$\frac{dD}{dt} = R_d + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (1-a_i) c_{ij} X_j X_i + \sum_{i=1}^n d_i X_i - \sum_{j=1}^n c_{dj} D X_j \quad (3.4)$$

dove i contributi positivi sono dati da: R_d che rappresenta l'ingresso di detrito alloctono nel sistema, la doppia sommatoria che descrive l'aumento del detrito autoctono dovuto ai residui degli organismi consumati ma non del tutto assimilati ($1-a_i$) e dal terzo addendo che rappresenta la morte dei consumatori in funzione al loro tasso di mortalità specifico d_i . La novità del sistema di equazioni proposta da Moore et al., 1996 è nell'ultimo membro della (3.4) dove compare il consumo di detrito da parte di microbi e detritivori. Questo viene trattato con la sommatoria di j specie che consumano il detrito in funzione del tasso c_{dj} . Riportando ora le equazioni di DeAngelis et al. (1989) del detrito e quelle sviluppate successivamente da Moore et al. (1996) si nota che:

$$\begin{aligned}\frac{dD}{dt} &= \frac{(1-\eta)f_1X^2Y}{k_2+X^2} + \frac{(1-\eta)f_2Y^2Z}{k_3+Y^2} + d_1X + d_2Y + d_3Z - (d_4 + e_4)D \\ \frac{dD}{dt} &= R_d + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (1-a_i)c_{ij}X_jX_i + \sum_{i=1}^n d_iX_i - \sum_{j=1}^n c_{dj}DX_j\end{aligned}\quad (3.5)$$

i primi due addendi della prima equazione (3.5) sono ripresi da Moore attraverso la doppia sommatoria mentre i successivi tre vengono riassunti con la sommatoria del prodotto d_iX_i . La differenza introdotta nella seconda equazione (3.5) è nell'ultimo addendo, ossia nell'inserimento del flusso in uscita del detrito che dipende dall'interazione con le specie (microbi e detritivori) che si nutrono di materia organica morta, mentre nella prima equazione la diminuzione prevista è proporzionale alla quantità di detrito presente. Questo modello prevede l'inserimento di una equazione per ogni specie di detritivori che si vuole rappresentare, il che lo rende inapplicabile a quegli ecosistemi in cui il numero di specie risulta elevato. Inoltre, il modello considera la massa di detrito totale, non distinguendo se questa fa riferimento alla porzione consumata, refrattaria o lisciviata.

3.3 Il secondo modello di Moore (2004)

Questo modello viene proposto per lo studio delle reti trofiche basate sia sulla catena del pascolo che su quella del detrito all'interno degli ecosistemi, al fine di enfatizzare il ruolo del detrito sulla struttura, la dinamica e la composizione delle catene trofiche, sulla stabilità e sulla persistenza dei livelli della catena in relazione alla formazione e al consumo di materia organica morta. Lo schema a blocchi in Figura 3.2 rappresenta il modello completo della rete trofica: con le linee tratteggiate vengono descritti i flussi di materia che hanno origine dall'assimilazione dei nutrienti disponibili nel sistema da parte delle piante, mentre con quelle continue si definiscono le interazioni tra detrito e organismi viventi. In particolare, il detrito raccoglie tutta la materia organica morta proveniente da piante, erbivori, carnivori, decompositori e detritivori, mentre viene assimilato sia dai decompositori (microbi, funghi e batteri che possono a loro volta alimentare il livello superiore), sia direttamente dai detritivori.

Quindi, in Figura 3.2 è possibile distinguere due sistemi che si integrano fra loro: uno è quello del pascolo (linee tratteggiate) e l'altro del detrito (linee continue). Per il primo, le equazioni sono quelle presentate dal modello di Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = r_p P - s_p P^2 - c_{hp} PE \\ \frac{dE}{dt} = -d_h E + e_{hp} a_{hp} c_{hp} PE \end{cases} \quad (3.6)$$

Dove P e E rappresentano la biomassa [g C m^{-2}] di piante ed erbivori, r_p il tasso di crescita delle piante, d_h il tasso di mortalità degli erbivori, s_p il coefficiente di competizione intra-specifica delle piante, c_{hp} il coefficiente di consumo delle piante da parte degli erbivori e infine a_{hp} e e_{hp} rappresentano l'efficienza di assimilazione e produzione di biomassa.

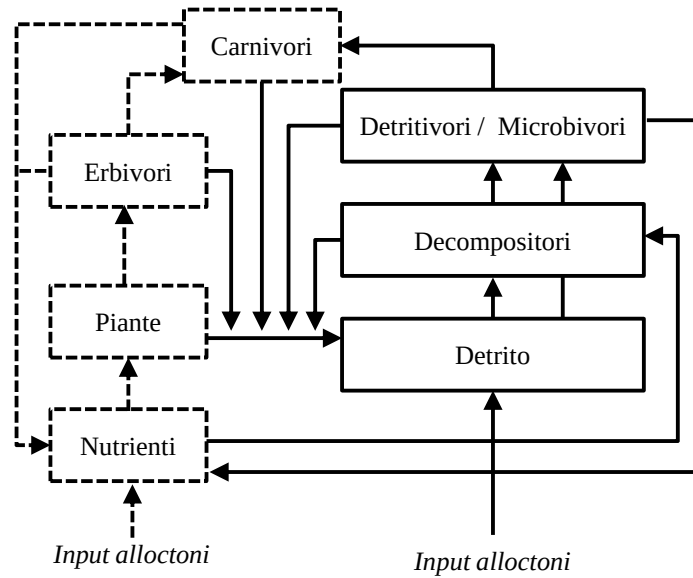


Figura 3.2 - Schema a blocchi della rete trofica su cui si basa il modello di Moore et al., 2004. Le linee tratteggiate rappresentano i flussi della catena basata sui produttori primari, mentre le linee continue rappresentano i flussi che definiscono la dinamica del detrito.

Il modello di detrito ha una struttura analoga a quello basato sui produttori primari:

$$\begin{cases} \frac{dD}{dt} = d_m M - a_{md} c_{md} DM + R \\ \frac{dM}{dt} = e_{md} a_{md} c_{md} MD - d_m M \end{cases} \quad (3.7)$$

Dove D e M sono le variabili di stato che rappresentano la massa di detrito e microrganismi, d_m è il coefficiente di mortalità dipendente dalla densità dei microbi, a_{md} è il tasso di assimilazione di detrito da parte dei microbi, c_{md} è il tasso di consumo di detrito da parte dei microrganismi, e_{md} è il tasso di efficienza di conversione della biomassa di detrito in biomassa dei microrganismi, mentre R è l'apporto di detrito alloctono. La prima equazione della (3.7) è molto simile a quella presentata nella (3.5): anche in questa nuova formulazione non vengono rappresentati i due flussi in uscita dal detrito (Figura 3.2), ossia la possibilità che questo possa essere assimilato sia direttamente dai detritivori sia dai microbi che a loro volta verranno consumati dagli organismi del livello trofico superiore. Inoltre, anche i flussi che collegano i due sistemi, quello del detrito e quello dei produttori primari, non sono esplicitati matematicamente nell'articolo di Moore. Quindi, anche se in questo lavoro si dichiara di voler descrivere la dinamica della rete trofica data dall'interazione tra i produttori primari ed il detrito, il sistema di equazioni proposte non è sufficiente per raggiungere tale l'obiettivo. Un'ultima considerazione riguarda il ruolo del detrito nel modello: anche in questo secondo lavoro di Moore non viene espresso l'effetto della lisciviazione sul detrito e non si distingue la porzione refrattaria dalla quantità di detrito disponibile per il consumo sia per i microbi che per i detritivori. Con la finalità di sviluppare un modello matematico in grado di rappresentare la dinamica della comunità macrodetritivora che si nutre del detrito e di come la sua disponibilità varia nel tempo, è stato elaborato un nuovo sistema di equazioni a partire dalla struttura riportata nel (3.7).

3.4 Modello di Comunità Macrodetritivora (CMD)

La formulazione del nuovo modello di comunità macrodetritivora (CMD) prende spunto dalle teorie proposte nei tre modelli presentati nei paragrafi precedenti. In particolare dal sistema di equazioni di tipo Lotka-Volterra (3.7) che descrivono le relazioni presentate in Figura 3.3 (tratta da Moore et al., 2004). Il detrito alloctono consumato dagli organismi presenti nel sistema è descritta da due flussi: uno che arriva direttamente ai consumatori di detrito e l'altro che passa attraverso la trasformazione del detrito da parte dei microrganismi (batteri e funghi). Nel sistema di equazioni (3.7) per la dinamica del detrito, intesa come variazione nel tempo del peso di detrito disponibile,

non viene considerata la perdita di materia organica morta dovuta al fenomeno della lisciviazione (contributo non marginale soprattutto se si considera l'ecosistema acquatico; Reshi & Tyub, 2007). La prima equazione del sistema (3.7) è stata quindi modificata introducendo l'effetto della lisciviazione sulla porzione di detrito consumato e trascurando l'aumento di detrito disponibile dovuto alla morte dei microrganismi. Inoltre, supponendo che il flusso di detrito alloctono dopo l'ingresso iniziale sia nullo, si ha che:

$$\frac{dD}{dt} = -\mu_1 D - a_{md} c_{md} DM \quad (3.8)$$

Dove μ_1 è il coefficiente di perdita in peso del detrito dovuto alla lisciviazione.

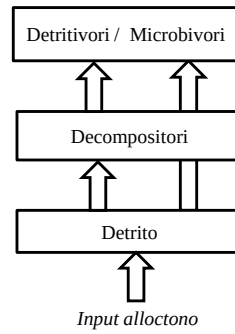


Figura 3.3. Schema grafico del modello di dinamica del detrito proposto da Moore et al., 2004. Il detrito ha un flusso di ingresso, dovuto agli input esterni (alloctoni), e due flussi in uscita: uno verso i decompositori (funghi e batteri) e l'altro direttamente verso i detritivori (macro-invertebrati che si nutrono direttamente del detrito).

Eseguendo l'accorpamento di alcune costanti nella (3.8) e nella seconda equazione del sistema (3.7) si ottiene:

$$\begin{cases} \frac{dD}{dt} = -\mu_1 D - \gamma_2 DM \\ \frac{dM}{dt} = -\mu_2 M + \gamma_1 MD \end{cases} \quad (3.9)$$

dove con γ_2 si indica il tasso di consumo del detrito da parte dei microrganismi (calcolato come prodotto tra a_{md} e c_{md}), μ_2 corrisponde al tasso di mortalità dei microrganismi (d_m), mentre γ_1 rappresenta il coefficiente che definisce la frazione di biomassa di detrito necessaria per creare biomassa microbica (e riassume il prodotto nella (3.7) fra i tassi e_{md} , a_{md} e c_{md}).

Per rendere completa la descrizione dello schema presentato in Figura 3.3, il sistema di equazioni (3.9) deve essere integrato con una equazione in grado di descrivere l'effetto dei detritivori sul consumo diretto di materia organica morta. Nel fare questo è necessario ricordare la complessità della dinamica di questo fenomeno: nel consumare il detrito, sia i microrganismi che i detritivori ne modificano la composizione e le caratteristiche chimico fisiche tanto da renderlo disponibile anche a nuovi di consumatori (Arsuffi & Suberkropp, 1989; Swan & Palmer, 2005). Di conseguenza, la quantità e la qualità di detrito disponibili nel sistema varia nel tempo in funzione del susseguirsi delle specie che lo consumano. Inoltre, mentre nel caso dell'interazione tra detritivori (soprattutto *macrodetritivori*) e detrito è sempre possibile distinguere le due entità, in quella tra detrito e microrganismi (*condizionamento*), viene a formarsi un legame talmente forte da rendere difficile la distinzione dei singoli contributi dal punto di vista della massa coinvolta (Anderson & Sedell, 1979). Inoltre, del detrito disponibile all'interno di un ecosistema, solo una parte viene consumata dai macrodetritivori, la parte restante non viene assimilata (porzione *recalcitrante* o *refrattaria*) oppure viene decomposta grazie all'azione dei fenomeni fisico-chimici ambientali (porzione *lisciviata*). Si distingue quindi la materia organica morta disponibile per essere consumata, comprensiva della parte condizionata da funghi e batteri, con il nome di *detrito palatabile* (Bärlocher & Kendrick, 1975; Valiela & Rietsma, 1984) da quella refrattaria e lisciviata. L'introduzione del concetto di *detrito palatabile* nel modello sviluppato unifica la materia organica morta con i decompositori (Figura 3.4) rappresentando la risorsa disponibile per la *comunità di macrodetritivori*.

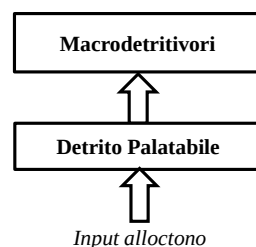


Figura 3.4. Schema grafico del modello di comunità macrodetritivora CMD. Le frecce indicano i flussi tra i due subsistemi. Il detrito palatabile è la quantità di materia organica morta, comprensiva anche degli organismi microscopici (funghi e batteri) che interagiscono con essa, che viene consumata da parte dei macrodetritivori.

Lo schema a blocchi di Figura 3.4 è definito da un nuovo sistema di equazioni: la funzione di stato del detrito nel sistema (3.9), descritta in termini di biomassa, viene utilizzata per rappresentare la dinamica del detrito palatabile, mentre la funzione di stato dei microrganismi deve essere modificata in quanto non adatta a descrivere quella della comunità macrodetritivora.

Se per questa seconda funzione di stato ci si basasse sulle strutture dei modelli analizzati in precedenza, ogni specie di macrodetritivori che si nutre del detrito palatabile dovrebbe essere rappresentata con una sua funzione di stato (e quindi con un'equazione). Questo nuovo subsistema, formato da i equazioni a seconda del numero di specie di detritivori che consumano il detrito, è risultato essere un limite anche per i modelli precedenti in quanto risulterebbe complicato da risolvere matematicamente. A questo proposito è stato introdotto l'*indice di Shannon-Wiener*, S-W, (Shannon, 1948; Spellerberg & Fedor, 2003) come misura della funzione di stato della comunità macrodetritivora. Lo scopo è quello di sintetizzare con un unico valore, sia il numero di specie che si nutrono del detrito palatabile, sia il numero di individui che appartengono ad ogni specie: in pratica definire la *struttura* della comunità (“Community: a general term applied to any grouping of populations of different organisms found living together on a particular environment of an ecosystem”, in accordo con la definizione di Allaby, 1994). L'indice è stato formulato da Claude Shannon (1948) e Norbert Wiener (1948) i due matematici americani che hanno dato origine alla teoria dell'informazione e della cibernetica. L'indice nasce per misurare l'entropia contenuta in un stringa di testo in relazione alla diversità dei simboli utilizzati e delle possibili combinazioni fra questi. La formula per il calcolo dell'indice è:

$$H = -\sum_{i=1}^n p_i \cdot \log p_i \quad (3.10)$$

dove p_i (adimensionale $[\cdot]$) è la probabilità di trovare l' i -esimo simbolo all'interno della stringa di testo. Ne deriva che anche l'indice è adimensionale. A partire dalla seconda metà degli anni cinquanta, la teoria dell'informazione sviluppata da Shannon-Wiener è stata applicata in ecologia come indicatore della biodiversità di un ecosistema (MacArthur, 1955; Margalef, 1958). Per calcolare l'indice H , si deve conoscere il numero di organismi classificati per specie (o comunque per unità tassonomiche) distinte che appartengono all'ecosistema da analizzare secondo la formula:

$$H(L, n_i) = - \sum_{i=1}^L \frac{n_i}{N} \cdot \log \frac{n_i}{N} \quad (3.11)$$

Dove con n_i si indica il numero di individui dell' i -esima specie (con $i = 1, 2, \dots, L$) ed N è dato dalla somma degli n_i di tutte le specie osservate. Il rapporto n_i/N è da considerare come la probabilità p_i di trovare un individuo della specie i -esima in un campionamento casuale all'interno dell'ecosistema. L'indice S-W presenta tre caratteristiche: i) assume valore nullo se tutti gli individui campionati appartengono alla stessa specie, quindi se $p_i=1$; ii) assume il valore massimo quando ognuna delle L specie presenti è costituita dallo stesso numero di individui ($p_1 = p_2 = \dots = p_L = 1/L$), ossia in una situazione di equidistribuzione; iii) il valore massimo dell'indice cresce all'aumentare del numero di specie presenti nell'ecosistema. Avendo assunto che la funzione di stato H si applica a livello di comunità ecologica (per un valore di $L > 1$) si è proceduto a calcolare H in intervalli temporali successivi.

Nel modello CMD, l'indice S-W viene utilizzato per sintetizzare con un unico valore numerico, la struttura della comunità macrodetritivora. Quando questo indice assume valori bassi, il numero di individui per specie e il numero di specie è basso (*comunità poco strutturata*), mentre se i valori di H aumentano, allora ad aumentare è anche il numero di specie e la divisione del numero di individui per specie è più omogenea (*comunità più strutturata*). Il sistema di equazioni del nuovo modello CMD risulta costituito da due funzioni: una che considera la variazione del detrito palatabile nel tempo in relazione alla lisciviazione e al consumo dovuto dalla comunità macrodetritivora, l'altra che definisce la dinamica della comunità macrodetritivora in funzione dell'interazione con il detrito palatabile (schema grafico presentato in Figura 3.5). Il sistema di equazioni diventa:

$$\begin{cases} \frac{dD}{dt} = -\mu_1 D - \gamma_2 DH \\ \frac{dH}{dt} = -\mu_2 H + \gamma_1 HD \end{cases} \quad (3.12)$$

Dove μ_1 è il *tasso di lisciviazione del detrito palatabile* [1/s], μ_2 è il *tasso di semplificazione strutturale della comunità macrodetritivora* [1/s] in assenza di detrito dovuto alla mortalità e/o alla migrazione delle specie di macrodetritivori e dei loro individui, γ_2 è il *tasso di consumo del detrito palatabile* [1/s] per unità della comunità

macrodetritivora, quindi in funzione della sua struttura, mentre γ_1 è il *tasso di incremento strutturale della comunità macrodetritivora* [1/s·g] dovuto alla qualità e alla quantità di detrito palatabile disponibile. Se si considerano le due variabili di stato del sistema (3.12) in condizioni di isolamento si ottiene:

$$\frac{dD}{dt} = -\mu_1 D \quad ; \quad \frac{dH}{dt} = -\mu_2 H \quad (3.13)$$

Queste due equazioni risolte seguendo la procedura adottata per il modello di Malthus (Capitolo 1, Paragrafo 2) esprimono la diminuzione dei valori delle variabili di stato: nella prima per effetto della lisciviazione, nella seconda per assenza della risorsa. Se i due subsistemi non sono isolati, la comunità macrodetritivora agisce sul detrito palatabile diminuendone la disponibilità in maniera proporzionale, $-\gamma_2$, alla struttura della comunità che lo colonizza. Inoltre, la variabile H aumenta in maniera proporzionale, γ_1 , rispetto alla quantità di detrito palatabile disponibile D .

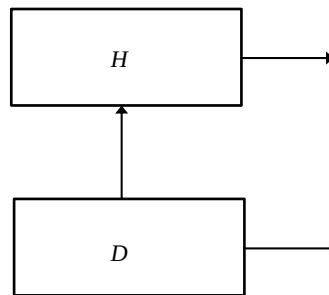


Figura 3.5. Rappresentazione grafica del nuovo modello di comunità macrodetritivora CMD. I due rettangoli rappresentano i due subsistemi: quello del detrito palatabile (D , peso in grammi) e della comunità macrodetritivora (H , indice di Shannon-Wiener, S-W). Le frecce che escono dal primo rettangolo indicano la perdita di detrito per lisciviazione e per assimilazione da parte della comunità macrodetritivora, la freccia in ingresso nel secondo rettangolo rappresenta il flusso di risorsa per la comunità dei macrodetritivori, mentre quella in uscita rappresenta la diminuzione del valore dell'indice di S-W per i macrodetritivori.

3.5 Funzioni del modello

Il sistema di equazioni (3.12) è il nuovo modello matematico sviluppato per rappresentare la dinamica del detrito palatabile in relazione a quella della comunità macrodetritivora: per ottenere questo risultato le due equazioni devono essere soddisfatte *contemporaneamente*. La struttura del (3.12) è molto simile a quella

analizzata per il modello di Volterra (2.16), e coincide con la (2.17) se si considerano tutti i coefficienti positivi. Seguendo questa procedura, la (3.12) diventa:

$$\begin{cases} \frac{dD}{dt} = \mu_1 D + \gamma_2 HD \\ \frac{dH}{dt} = \mu_2 H + \gamma_1 DH \end{cases} \quad (3.14)$$

moltiplicano entrambi i membri della prima equazione per γ_1 e della seconda per γ_2 e lasciando al secondo membro solo l'addendo con il prodotto $H \cdot D$ si ha:

$$\begin{cases} \gamma_1 \frac{dD}{dt} - \gamma_1 \mu_1 D = \gamma_1 \gamma_2 HD \\ \gamma_2 \frac{dH}{dt} - \gamma_2 \mu_2 H = \gamma_1 \gamma_2 DH \end{cases} \quad (3.15)$$

Dove l'uguaglianza tra i secondi membri della (3.14) permette di ricavare:

$$\gamma_1 \frac{dD}{dt} - \gamma_2 \frac{dH}{dt} = \gamma_1 \mu_1 D - \gamma_2 \mu_2 H \quad (3.16)$$

Considerando nuovamente il sistema (3.14) si moltiplicano entrambi i membri della prima equazione per μ_2/D e della seconda per μ_1/H e si ottiene:

$$\begin{cases} \frac{\mu_2}{D} \frac{dD}{dt} - \frac{\mu_2}{D} \mu_1 D = \frac{\mu_2}{N_1} \gamma_1 HD \\ \frac{\mu_1}{H} \frac{dH}{dt} - \frac{\mu_1}{H} \mu_2 H = \frac{\mu_1}{H} \gamma_2 DH \end{cases} \quad (3.17)$$

Anche in questo caso i secondi membri sono uguali, quindi si può scrivere:

$$\frac{\mu_2}{D} \frac{dD}{dt} - \frac{\mu_1}{H} \frac{dH}{dt} = -\gamma_1 \mu_1 D + \gamma_2 \mu_2 H \quad (3.18)$$

Il secondo membro della (3.18) differisce da quello della (3.16) a causa del segno. Moltiplicando la (3.18) per meno uno è possibile uguagliare i primi membri delle due equazioni, e separando le variabili di stato si ha:

$$\gamma_1 \frac{dD}{dt} + \frac{\mu_2}{D} \frac{dD}{dt} = \frac{\mu_1}{H} \frac{dH}{dt} + \gamma_2 \frac{dH}{dt} \quad (3.19)$$

Questa equazione va integrata rispetto alle variabili di stato: si moltiplica per dt e si procede con l'operazione di quadratura:

$$\gamma_1 \int dD + \mu_2 \int \frac{1}{D} dD = \mu_1 \int \frac{1}{H} dH + \gamma_2 \int dH \quad (3.20)$$

E applicando le regole degli integrali immediati e accorpando le costanti di integrazione in un'unica costante K , si ha:

$$\gamma_1 D + \mu_2 \ln D = \mu_1 \ln H + \gamma_2 H + K \quad (3.21)$$

La forma equivalente della (3.21) si ottiene calcolando l'esponenziale ad ogni membro:

$$e^{\gamma_1 D} D^{\mu_2} = e^{\gamma_2 H} H^{\mu_1} e^K \quad (3.22)$$

Questa rappresenta la soluzione del sistema con i coefficienti positivi (3.14): inserendo nuovamente i segni dei coefficienti così come definiti nella (3.12) e sostituendo la costante di integrazione e^K , con una costante C , la (3.22) diventa:

$$e^{\gamma_1 D} D^{-\mu_2} = e^{-\gamma_2 H} H^{-\mu_1} C \quad (3.23)$$

questa è l'equazione implicita indipendente dal tempo che lega la variazione *contemporanea* del detrito palatabile e della comunità macrodetritivora, descrivendone la traiettoria nel piano delle fasi, dove i punti hanno coordinate (D, H) . Per analogia con il lavoro presentato da Volterra, si dimostra che il valore di C dipende dalle condizioni iniziali delle due variabili di stato ed è possibile definire le due equazioni ausiliarie:

$$Y[D] = e^{\gamma_1 D} \cdot D^{-\mu_2} \quad ; \quad X[H] = e^{-\gamma_2 H} \cdot H^{-\mu_1} \quad (3.24)$$

e quindi la relazione lineare:

$$Y[D] = X[H] \cdot C \quad (3.25)$$

Per definire l'andamento semi-qualitativo delle due funzioni ausiliarie (3.24) si analizzano gli estremi delle funzioni e i loro andamenti a zero e infinito. Per l'equazione $Y[D]$ è possibile utilizzare i risultati dei calcoli effettuati per $Y[N_1]$ nelle equazioni (1.25) e (1.26). Per D che tende a zero si ha:

$$\lim_{D \rightarrow 0} Y[D] = \lim_{D \rightarrow 0} \frac{1}{0} = \infty \quad (3.26)$$

e per D che tende ad infinito si ha:

$$\lim_{D \rightarrow \infty} Y[D] = \lim_{D \rightarrow \infty} e^{\infty} \frac{1}{\infty} = \infty \quad (3.27)$$

La funzione ausiliaria $Y[D]$ tende a infinito per valori di D sia che tendono a zero sia che tendono ad infinito: nel punto in cui la derivata della funzione si annulla si ha un valore di minimo. Impostando il calcolo come nella (1.27) per $Y[D]$ si ha:

$$\frac{dY[D]}{dD} = \left(e^{\gamma_1 D} \cdot D^{-\mu_2} \right) \frac{d}{dD} = e^{\gamma_1 D} \frac{d}{dD} D^{-\mu_2} + D^{-\mu_2} \frac{d}{dD} e^{\gamma_1 D} = 0 \quad (3.28)$$

E si annulla per valori di D :

$$D^{-\mu_2} e^{\gamma_1 D} \left(\gamma_1 - \frac{\mu_2}{D} \right) = 0 \rightarrow D = \frac{\mu_2}{\gamma_1} \quad (3.29)$$

Per la seconda funzione ausiliaria $X[H]$, non è possibile applicare i calcoli già effettuati per la $X[N_2]$ del modello di Volterra, in quanto le due funzioni risultano diverse, quindi il suo andamento deve essere determinato. Si imposta il calcolo per H che tende a zero:

$$\lim_{H \rightarrow 0} X[H] = \lim_{H \rightarrow 0} e^{-\gamma_2 H} \cdot H^{-\mu_1} = \lim_{H \rightarrow 0} e^{-\gamma_2 \cdot 0} \cdot 0^{-\mu_1} = \lim_{H \rightarrow 0} 1 \cdot \frac{1}{0} = \infty \quad (3.30)$$

E per H che tende ad infinito si ha:

$$\lim_{H \rightarrow \infty} X[H] = \lim_{H \rightarrow \infty} e^{-\gamma_2 H} \cdot H^{-\mu_1} = \lim_{H \rightarrow \infty} e^{-\gamma_2 \infty} \cdot \infty^{-\mu_1} = \lim_{H \rightarrow \infty} 0 \cdot \frac{1}{\infty} = 0 \quad (3.31)$$

La soluzione dei limiti per la funzione ausiliaria $X[H]$ dimostrano che la funzione tende a zero quando il valore di H tende ad infinito, mentre tende ad infinito quando H tende a zero. Si calcola il valore per cui la derivata di $X[H]$ si annulla:

$$\frac{dX[H]}{dH} = \left(e^{-\gamma_2 H} \cdot H^{-\mu_1} \right) \frac{d}{dH} = e^{-\gamma_2 H} \frac{d}{dH} H^{-\mu_1} + H^{-\mu_1} \frac{d}{dH} e^{-\gamma_2 H} = 0 \quad (3.32)$$

E procedendo con il calcolo delle derivate, si ha che la (3.32) è verificata se:

$$H^{-\mu_1} e^{\gamma_2 H} \left(-\gamma_2 - \frac{\mu_1}{H} \right) = 0 \rightarrow H = -\frac{\mu_1}{\gamma_2} \quad (3.33)$$

Dato che entrambi i coefficienti che esprimono il valore di H nella (3.33) vanno presi in valore assoluto (il segno è già stato inserito all'interno dell'equazione) risulta che la funzione ausiliaria $X[H]$ si annulla per un valore negativo di H che però non è ammesso in quanto tale variabile può assumere solo valori positivi (o al minimo nulli). Questo significa che $X[H]$ non si annulla per valori positivi di H e ricordando i risultati ottenuti con la (3.30) e la (3.31) si può concludere che la funzione ausiliaria è monotona decrescente per H positivo crescente e non presenta né punti di massimo né di minimo.

3.6 Rappresentazione grafica

La soluzione del CMD (3.23) permette di associare ad un valore di risorsa disponibile D , un valore dell'indice S-W relativo ai macrodetritivori presenti in funzione dei parametri e delle condizioni iniziali definiti per il sistema. Le coppie di valori delle variabili di stato del modello descrivono una *traiettoria* caratteristica nel

piano delle fasi con i punti di coordinate (D, H) . Analogamente a quanto presentato nel Capitolo 1 Paragrafo 2, tale traiettoria può essere costruita graficamente seguendo la procedura sviluppata per il modello di Volterra: si considerano due rette perpendicolari che definiscono quattro riferimenti cartesiani positivi dove il primo ha per assi $D0H$, il secondo $H0X[H]$, il terzo $X[H]0Y[D]$ ed il quarto $D0Y[D]$ (Figura 3.6).

Nel secondo e quarto quadrante di Figura 3.6(a) sono tracciate le due funzioni ausiliarie, rispettivamente $X[H]$ (in rosso) e $Y[D]$ (in blu), ricordando che la prima non presenta né massimi né minimi ma ha un andamento asintotico rispetto agli assi cartesiani, mentre la seconda presenta un minimo per il valore di D definito nella (3.29).

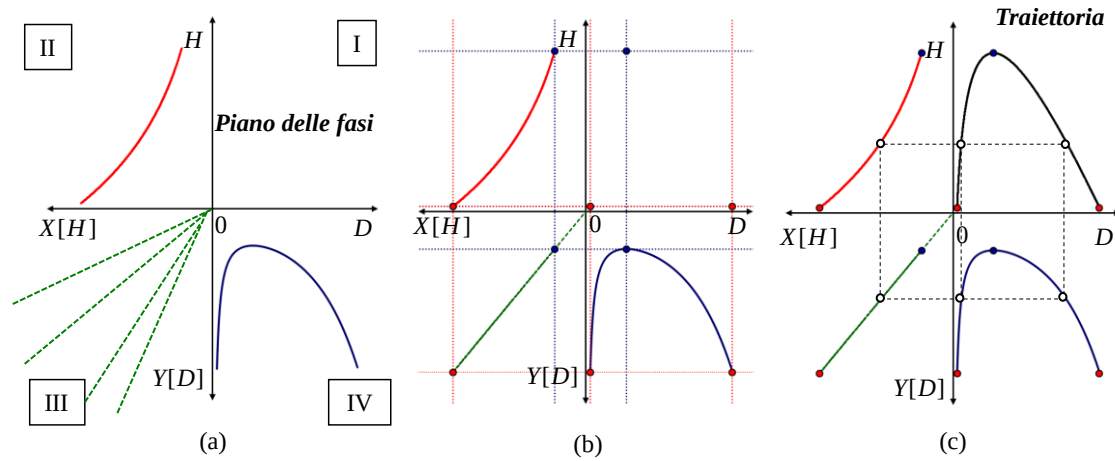


Figura 3.6 Costruzione grafica della soluzione del modello CMD. **(a)** I quattro riferimenti cartesiani utilizzati per determinare la traiettoria nello spazio delle fasi: il primo ha per assi $D0H$, il secondo $H0X[H]$, il terzo $X[H]0Y[D]$ ed il quarto $D0Y[D]$. Nel I si costruisce la *traiettoria* del sistema nel *piano delle fasi*; nel II la linea rossa descrive la funzione ausiliaria $X[H]$; nel III le linee in verde esprimono la relazione lineare tra le due funzioni ausiliarie in base ai parametri e alle condizioni iniziali; nel IV la linea continua in blu rappresenta la funzione $Y[D]$. **(b)** individuazione di tre punti nel piano delle fasi corrispondenti a due valori della funzione ausiliaria $Y[D]$: il minimo (cerchio in blu) e uno scelto arbitrariamente (cerchio in rosso). **(c)** rappresentazione della traiettoria completa nel piano delle fasi: ad esempio viene riportata la proiezione sulla traiettoria di un punto (cerchio vuoto) che giace sulla rette verde tra i punti selezionati nel grafico precedente (cerchio rosso e blu). Tale procedura, ripetuta per tutti i punti della retta verde nell'intervallo definito, permette di disegnare la traiettoria completa descritta dalla linea nera.

Nel terzo quadrante sono presentate un fascio di rette (linee verdi tratteggiate) ognuna delle quali dipende ed è definita secondo la (3.25) dalle diverse condizioni

iniziali in cui si trova il sistema, ossia i valori delle due variabili di stato che si verificano contemporaneamente al tempo zero. Nel piano delle fasi (primo quadrante) si costruisce la traiettoria del sistema che ha per coordinate (D, H) . In Figura 3.6(b) si evidenzia la proiezione di tre punti nel piano delle fasi: il cerchio in blu nel terzo quadrante ha per coordinate il valore D per cui si registra il minimo della funzione ausiliaria $Y[D]$, mentre il cerchio in rosso nel secondo quadrante è scelto arbitrariamente vicino all'asse $X[H]$. A partire da questi due punti si tracciano le due rette parallele agli assi (linee punteggiate colorate) che attraversano i piani cartesiani adiacenti. Queste individuano (cerchi colorati): due punti nel terzo quadrante, intersecando la retta verde; tre punti nel piano delle fasi. Selezionando tutti gli infiniti punti che giacciono sulla retta verde del terzo quadrante compresi tra i due cerchi colorati e tracciando le infinite coppie di rette parallele agli assi che si intersecano in corrispondenza di ogni punto, si individua nel piano delle fasi la traiettoria completa del sistema (Figura 3.6(c), linea nera nel primo quadrante). Dalla prima analisi della soluzione grafica si riscontra una differenza significativa tra la traiettoria del nuovo modello (linea aperta) e quella presentata per il modello di Volterra (linea chiusa).

Per stabilire il verso di percorrenza della traiettoria si procede con la costruzione grafica presentata in Figura 3.7. Sull'asse delle ordinate, il valore y è dato dal risultato delle due funzioni:

$$y = e^{\gamma_1 D} D^{-\mu_2} = e^{-\gamma_2 H} H^{-\mu_1} C \quad (3.34)$$

Mentre sull'asse delle ascisse vengono riportati i valori delle variabili di stato D ed H . Si traccia la retta parallela all'asse delle ascisse che passa per Ω_1 , il punto in cui si ha il valore minimo della funzione in blu, e si individua il punto C_2 sulla linea in rosso. Si sceglie un punto A_1 come estremo superiore della funzione ausiliaria $Y[D]$ e si traccia una nuova retta parallela all'asse delle ascisse che individuerà due punti: B_1 quello sulla stessa funzione ausiliaria e A_2 sulla linea disegnata in rosso $X[H]$ (Figura 3.7(a)). I valori delle ascisse di questi punti rappresentano i valori delle variabili di stato del modello, quindi la quantità di detrito palatabile disponibile e l'indice di Shannon-Wiener calcolato sui detritivori. Secondo i grafici di Figura 3.7(a) valgono le relazioni: $a_1 > \omega_1 > b_1$ per il detrito e $c_2 > a_2$ per l'indice H . Riportando queste distanze in un piano cartesiano come in Figura 3.7(b) è possibile definire il verso di percorrenza della

traiettoria descritta dalla linea tratteggiata in nero. Per cominciare si analizza la prima equazione della (3.12) e si osserva che il detrito palatabile nel tempo può solo diminuire per l'effetto della lisciviazione e/o del consumo da parte dei detritivori. Partendo dal punto di coordinate (a_1, a_2) e considerando che il valore a_1 di materia organica morta disponibile può solo decrescere, si traccia la freccia blu che indica il verso in cui si sposta la variabile D per arrivare a ω_1 . L'altra variabile di stato assume i valori tra a_2 e c_2 in maniera crescente come indicato dalla freccia rossa tracciata nel primo grafico di Figura 3.7(b).

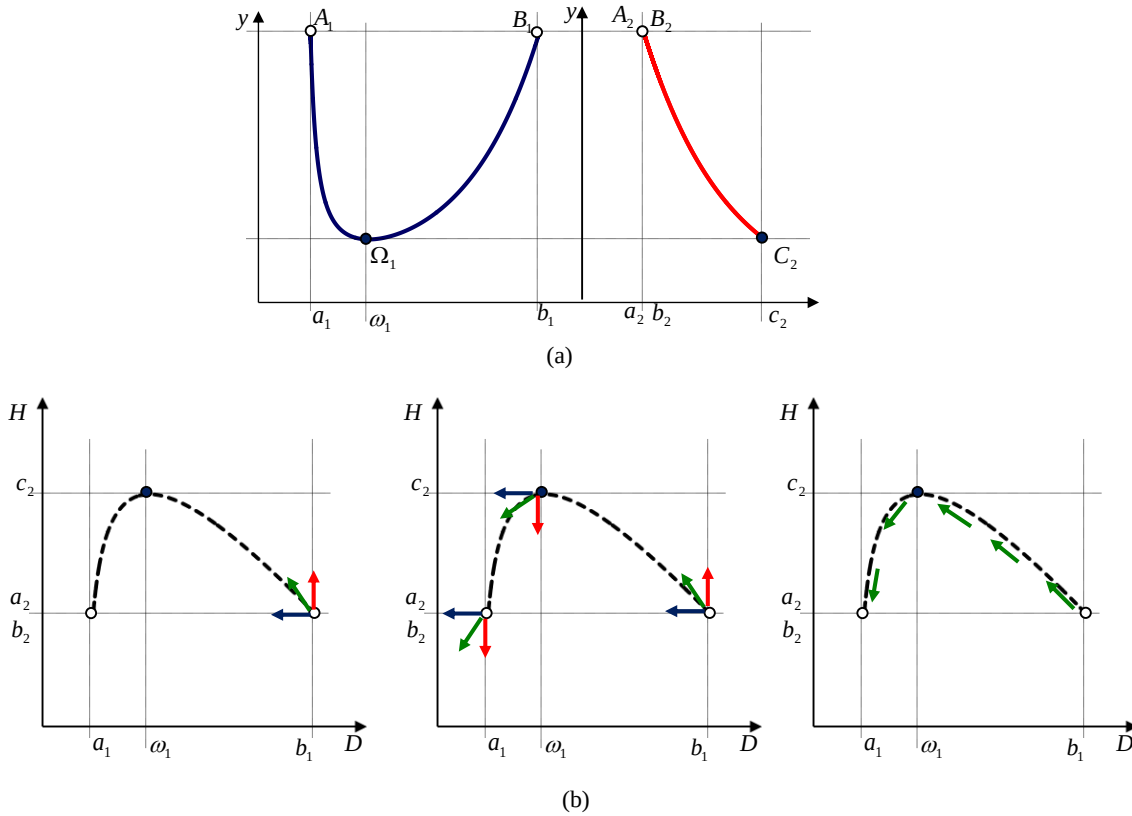


Figura 3.7. Determinazione del verso di percorrenza della traiettoria nello spazio delle fasi del nuovo modello di detrito palatabile. **(a)** Sull'asse y vengono riportati i valori ottenuti con la (3.34): la linea blu descrive l'andamento della funzione ausiliaria $Y[D]$, mentre la linea rossa è data dal prodotto $X[H] \cdot C$. Sull'asse delle ascisse sono riportati i valori delle due funzioni di stato del modello. Ω_1 è il punto di minimo della prima funzione mentre A_1 è il punto scelto per definire il limite superiore della disponibilità di detrito nel sistema. **(b)** Verso di percorrenza della traiettoria nel piano delle fasi: sugli assi sono riportate le ascisse dei punti selezionati precedentemente. Le frecce blu indicano il verso in cui varia D mentre quelle rosse danno la variazione di H . Le frecce verdi indicano il verso di percorrenza della traiettoria ottenuto come risultante tra la freccia rossa e quella blu.

Ripetendo il procedimento a partire dal punto successivo di coordinate (ω_1, c_2) si osserva che entrambe le variabili tendono a diminuire passando da ω_1 a b_1 e da c_2 a a_2 . Tracciando le relative frecce in blu e rosso ad indicare il verso in cui variano le due funzioni di stato, la risultante (freccia verde) indica lo spostamento del punto sulla traiettoria nel piano delle fasi. Infine, partendo dal punto di coordinate (b_1, a_2) si osserva che: il detrito continuerà a diminuire e il valore dell'ascissa del punto si sposterà da b_1 verso zero, così come per il valore dell'indice S-W, e quindi l'ordinata varierà da a_2 a zero. A differenza di quanto osservato per il modello proposto da Volterra (Figura 1.9), la traiettoria nello spazio delle fasi del nuovo modello di detrito palatabile non è più rappresentata da una curva chiusa, bensì da una linea aperta che viene percorsa sempre in un unico verso, stabilito dall'andamento decrescente dei valori di detrito (frecce verdi Figura, 3.7(c)).

3.7 Analisi di sensibilità del modello

Il modello CMD è una rappresentazione teorica in grado di descrivere la dinamica del detrito palatabile in funzione di quella della struttura della comunità macrodetritivora che se ne nutre. I risultati che offre il modello si basano sulla combinazione dei valori numerici dei quattro parametri e delle condizioni iniziali delle due variabili di stato introdotti nel sistema di equazioni (3.12). L'analisi di sensibilità è la procedura tramite la quale si studiano le risposte del modello in funzione della variazione di questi valori. Soprattutto quando si propone un modello nuovo, l'analisi di sensibilità è uno strumento utile per approfondire la conoscenza del modello e il significato dei parametri e del loro effetto sul risultato ottenuto. Viene proposta l'analisi di sensibilità stabilendo i valori di riferimento per i quattro parametri e per le condizioni iniziali (in tutto sei valori) e si procede con la soluzione del sistema di equazioni in funzione del tempo, rappresentando graficamente la dinamica delle due variabili di stato del modello (Figura 3.8).

Per la combinazione dei parametri scelti, la funzione di stato H mostra un andamento prima crescente e poi decrescente definendo un punto di massimo. Il detrito palatabile, il cui valore iniziale è dato dalla quantità totale di materia organica morta disponibile, viene consumato nel tempo seguendo un andamento decrescente di forma

sigmoideale. Questa dinamica è tipica di numerosi processi ecologici: ad esempio della struttura macroscopica della comunità macrodetritivora che ha a disposizione, lungo l'asse fluviale, una quantità di detrito vegetale palatabile da colonizzare la cui dimensione media diminuisce nel tempo andando incontro a trasformazione per lisciviazione e frammentazione meccanica (Vannote et al., 1980). Il valore iniziale dell'indice S-W è diverso da zero, questo esclude che la comunità macrodetritivora sia costituita da una sola specie o nessuna. Infatti per ottenere il valore inserito si può supporre che siano presenti almeno due specie e che una sia molto più numerosa dell'altra. Il valore di H diminuisce secondo il tasso μ_2 in assenza di detrito disponibile, ed aumenta secondo il tasso di crescita di H per unità di detrito palatabile disponibile, γ_1 . La destrutturazione della comunità macrodetritivora che colonizza il detrito indica che la distribuzione del numero di individui per specie è sbilanciata a favore di una specie, oppure che diminuisce il numero di specie presenti nell'ecosistema. Un suo aumento, invece, può indicare sia che il numero di individui per ogni specie è molto simile, sia che aumentano il numero di specie presenti nell'ecosistema. La quantità di detrito iniziale (che nell'esempio presentato ammonta a 0.5 grammi) diminuisce in funzione del tasso di lisciviazione (μ_1) e dell'attività di colonizzazione da parte della comunità macrodetritivora in relazione alla sua struttura (γ_2 , tasso di consumo di detrito per unità di H).

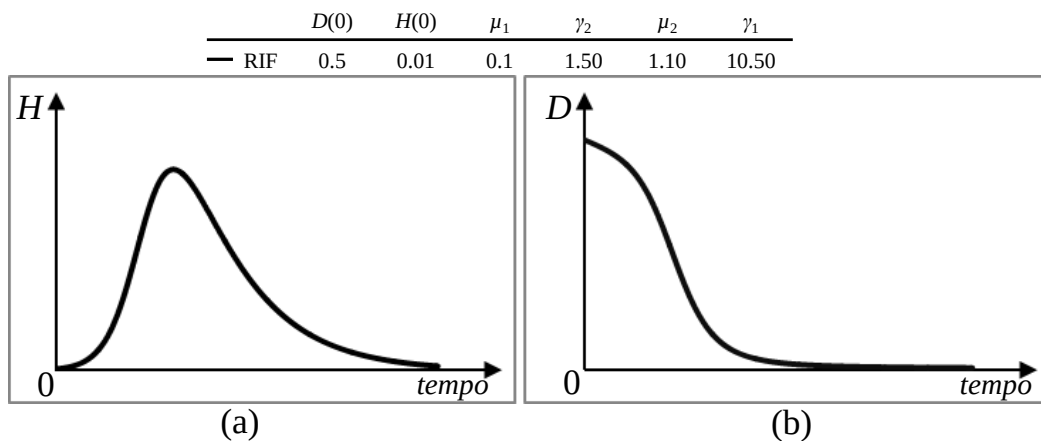


Figura 3.8 Grafici delle soluzioni del modello CMD usati come riferimento nell'analisi di sensibilità. In tabella vengono riportati i valori delle condizioni iniziali $D(0)$ ed $H(0)$ e dei quattro parametri impostati come riferimento (RIF). **(a)** Andamento della variabile di stato H ; **(b)** Andamento della variabile di stato D .

Successivamente, vengono mostrati i confronti tra i risultati ottenuti modificando uno alla volta i sei valori di riferimento e mantenendo gli altri cinque invariati. Il nuovo risultato viene riportato nei grafici con una linea continua grigia per entrambe le variabili di stato per permetterne il confronto con i valori di riferimento. Nel primo esempio, si osserva l'effetto della diminuzione della quantità di detrito palatabile immessa nel ecosistema inizialmente. Questo fattore modifica la dinamica sia del detrito stesso sia quella della comunità macrodetritivora che se ne nutre. Il confronto mostra che il detrito impiega più tempo ad essere consumato del tutto, Figura 3.9(b): la linea grigia, che rappresenta la risposta del modello alla variazione della condizione iniziale D , rispetto a quella di riferimento, in nero, procede più lentamente verso l'esaurimento. L'andamento viene spiegato dall'analisi della struttura della comunità macrodetritivora presentata in Figura 3.9(a): la linea grigia cresce più lentamente, presenta il picco in ritardo rispetto a quella in nero ed i valori H si mantengono bassi. Il confronto indica che la comunità macrodetritivora che si alimenta sul detrito palatabile in questo secondo caso presenta un numero di specie più basso, con meno individui per specie o distribuiti in maniera sbilanciata rispetto all'esempio di riferimento (in nero).

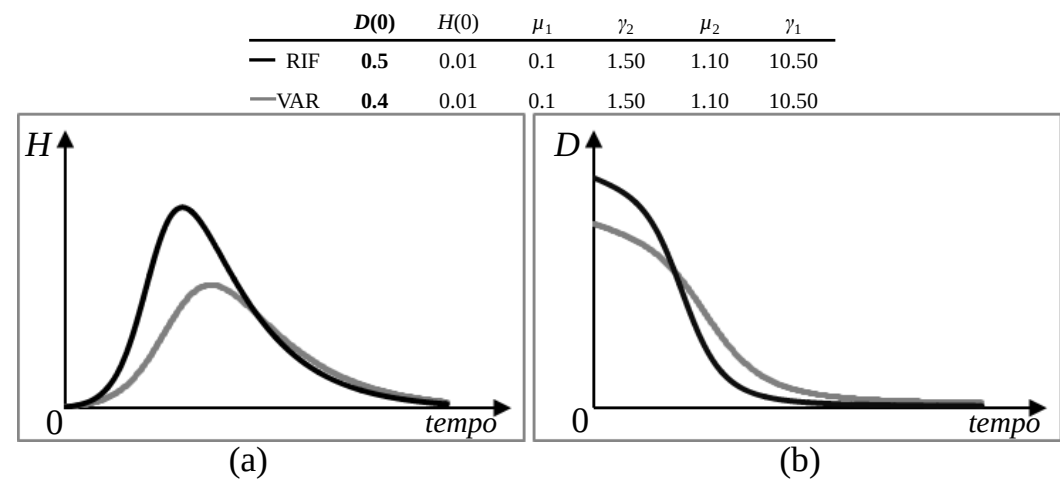


Figura 3.9 Effetto della diminuzione di detrito palatabile iniziale. In grigio il risultato con la variazione (VAR) e in nero il risultato con la sestina di riferimento (RIF). **(a)** Andamento della variabile di stato H ; **(b)** Andamento della variabile di stato D .

Se ad aumentare è il valore iniziale di H , i risultati del modello CMD evidenziano l'aumento del valore del massimo della variabile di stato dei macrodetritivori (Figura

3.10(a)). Tutta la curva anticipa l'andamento crescente e decrescente della comunità rispetto a quello di riferimento. Per quanto riguarda il detrito palatabile il modello CMD prevede un consumo più rapido della materia organica morta che di conseguenza si esaurisce in anticipo (come mostra la linea grigia in Figura 3.10(b)).

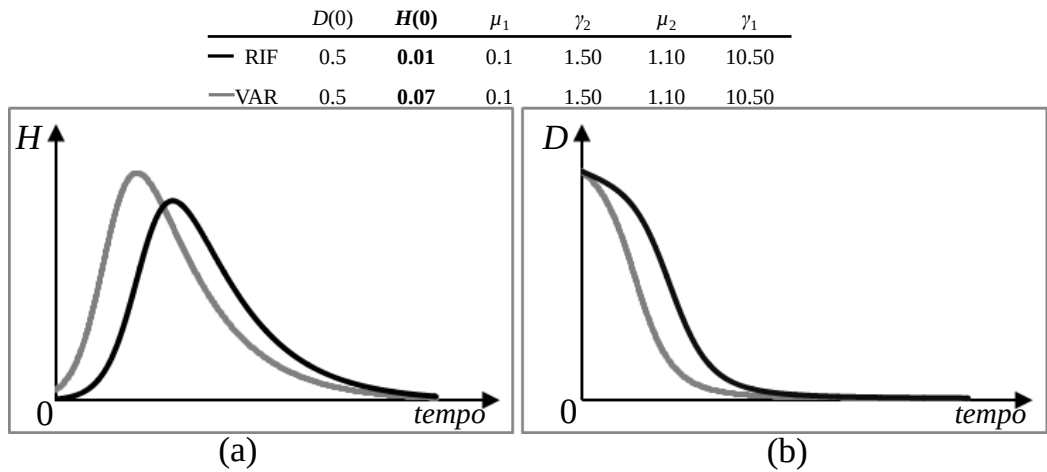


Figura 3.10 Effetto dell'aumento del valore dell'indice di Shannon-Wiener iniziale. In grigio il risultato con la variazione (VAR) e in nero il risultato con la sestina di riferimento (RIF). **(a)** Andamento della variabile di stato H ; **(b)** Andamento della variabile di stato D .

Nell'esempio riportato in Figura 3.11, le condizioni iniziali delle due funzioni di stato sono le stesse di quelle utilizzate per tracciare le curve in nero di riferimento mentre è stato modificato il tasso di lisciviazione μ_1 .

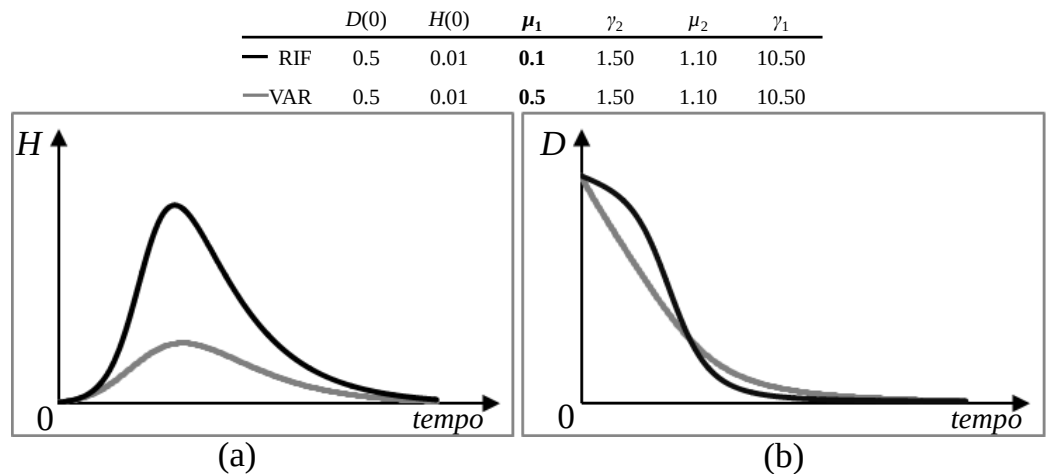


Figura 3.11 Effetto dell'aumento del tasso di lisciviazione del detrito palatabile. In grigio il risultato con la variazione (VAR) e in nero il risultato con la sestina di riferimento (RIF). **(a)** Andamento della variabile di stato H ; **(b)** Andamento della variabile di stato D .

Aumentandolo la dinamica del detrito palatabile viene descritta da una curva quasi esponenziale. La comunità macrodetritivora che colonizza il detrito è meno strutturata: la curva in grigio mostra sempre un andamento prima crescente e poi decrescente analoga alla forma di quella in nero, anche se corre più bassa rispetto a quella di riferimento.

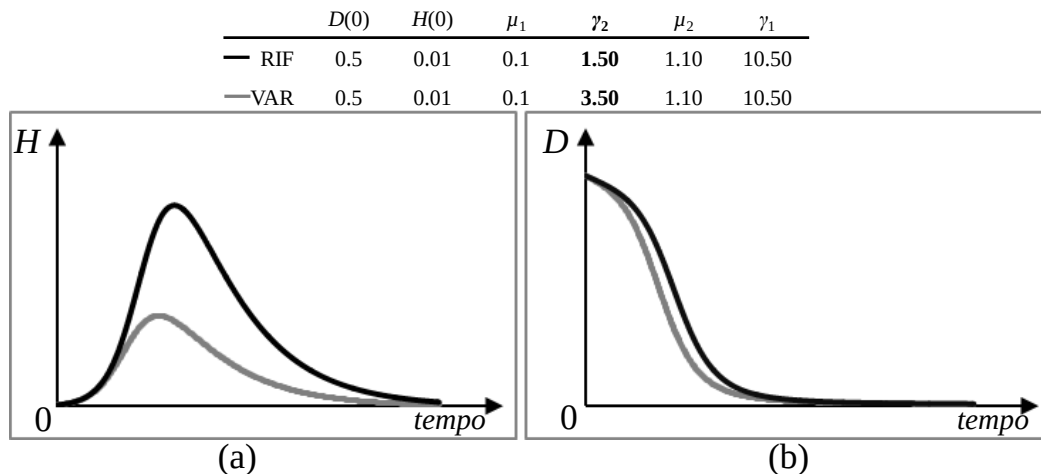


Figura 3.12 Effetto dell'aumento del tasso di detrito palatabile consumato per unità di indice di Shannon-Wiener. In grigio il risultato con la variazione (VAR) e in nero il risultato con la sestina di riferimento (RIF). **(a)** Andamento della variabile di stato H ; **(b)** Andamento della variabile di stato D .

L'aumento del tasso di consumo di detrito per unità di indice di S-W γ_2 viene presentato in Figura 3.12. Sulla dinamica del detrito palatabile questa variazione influisce in maniera marginale: la linea in grigio della Figura 3.12(b) infatti mostra una diminuzione poco più rapida rispetto a quella in nero. Più marcato risulta invece l'effetto sulla comunità macrodetritivora per cui l'indice S-W risulta più basso di quello calcolato con il modello CMD per la curva di riferimento. Il quinto esempio dell'analisi di sensibilità riguarda l'effetto della modifica del tasso di semplificazione strutturale della comunità macrodetritivora in assenza di detrito μ_2 (Figura 3.13). Aumentando il valore di questo parametro, la linea (in grigio) che descrive la dinamica della variabile H si abbassa e assume la forma di una campana più regolare (Figura 3.13(a)). Questa variazione ha effetto anche sulla dinamica del detrito palatabile che viene consumato più lentamente e non totalmente dalla comunità macrodetritivora che si esaurisce prima.

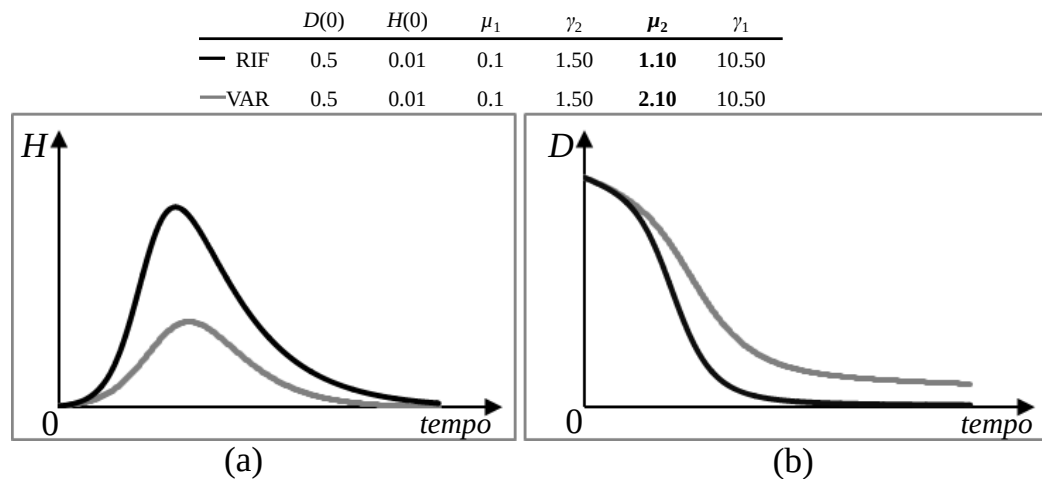


Figura 3.13 Effetto dell'aumento del tasso di diminuzione della struttura della comunità macrodetritivora in assenza di detrito palatabile. In grigio il risultato con la variazione (VAR) e in nero il risultato con la sestina di riferimento (RIF). **(a)** Andamento della variabile di stato H ; **(b)** Andamento della variabile di stato D .

L'effetto della variazione del tasso di accrescimento della variabilità della comunità macrodetritivora per unità di detrito palatabile disponibile, γ_1 , viene riportato in Figura 3.14. La variabile di stato H aumenta più lentamente e raggiunge un picco massimo più basso e in ritardo rispetto a quanto mostrato dai parametri di riferimento. Questo andamento rallenta e diminuisce il consumo del detrito palatabile disponibile fino a prevedere la perdita in peso dovuta alla lisciviazione quando la comunità macrodetritivora risulta nulla.

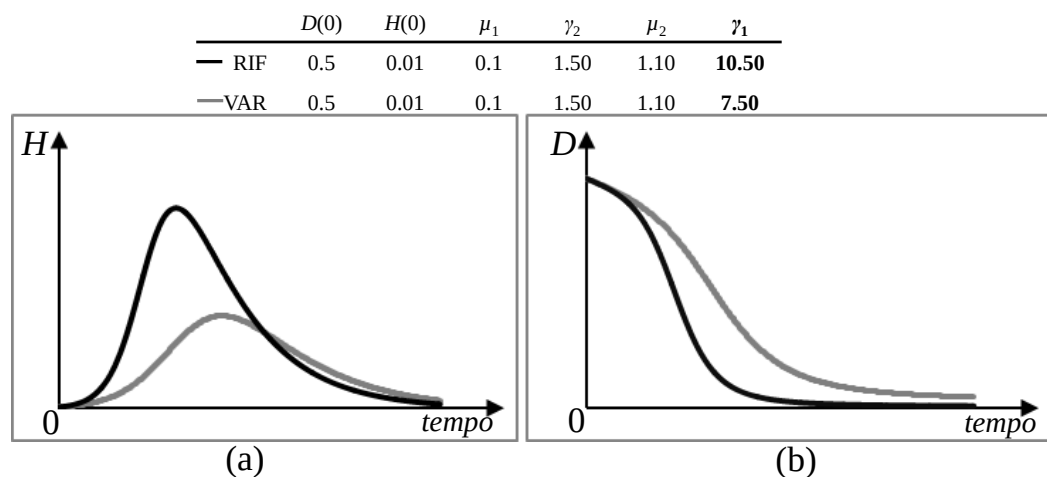


Figura 3.14 Effetto della diminuzione del tasso di accrescimento della comunità macrodetritivora per unità di detrito palatabile disponibile. In grigio il risultato con la variazione (VAR) e in nero il risultato con la sestina di riferimento (RIF). **(a)** Andamento della variabile di stato H ; **(b)** Andamento della variabile di stato D .

Si conclude l'analisi di sensibilità del nuovo modello CMD interpretando l'effetto nei due casi limite quando il valore dei parametri γ_2 e γ_1 sono nulli (o molto vicino ad esserlo). In questi casi, l'azione introdotta dal parametro nel modello non ha effetto sulla dinamica delle due funzioni di stato (o almeno su una di esse). Ad esempio se si considera nullo γ_2 il modello descriverà la dinamica di un sistema in cui il detrito palatabile disponibile non varia in funzione del valore della comunità macrodetritivora presente nell'ecosistema. Questa invece aumenta il suo valore H in relazione al detrito disponibile: è come se nell'ecosistema il detrito consumato fosse reso nuovamente disponibile dalla (e per) la comunità macrodetritivora. Se invece è il tasso γ_1 ad essere uguale a zero, la comunità macrodetritivora non varia anche in presenza di detrito palatabile: il numero di specie e di individui per specie che descrivono la dinamica di H rimangono costanti nel tempo, anche se il detrito può diminuire in funzione della loro presenza. In questo secondo caso la comunità macrodetritivora è in grado di rimanere stabile indipendentemente dalla quantità di detrito palatabile disponibile. Questi riportati sono due esempi limite, che possono essere formulati ed analizzati solo attraverso l'impiego del modello teorico.

Capitolo IV – Simulazione del detrito palatabile

Il nuovo modello CMD (3.12) è stato sviluppato per *simulare* la *dinamica del detrito palatabile* in relazione alla struttura della *comunità macrodetritivora* che se ne nutre. Il processo di simulazione si sviluppa attraverso quattro passaggi: *i)* l'elaborazione dei dati sperimentali in ingresso; *ii)* la stima dei parametri; *iii)* la discretizzazione delle equazioni del modello; *iiii)* il calcolo della soluzione numerica.

I dati sperimentali raccolti presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia (Capitolo 2, Paragrafo 8) sono stati elaborati al fine di calcolare: i valori delle due variabili di stato che definiscono le condizioni iniziali da inserire nel modello; le due serie di dati mensili riferite all'andamento del detrito palatabile e dell'indice di Shannon-Wiener per la comunità macrodetritivora. Questi valori sono il risultato di elaborazioni effettuate sui dati necessarie per *accordare* i valori dei fenomeni osservati sperimentalmente con ciò che il modello è in grado di rappresentare. Ad esempio, nel caso del detrito, i dati sperimentali si riferiscono alle pesate mensili di *P. australis* (72 ore, 60 °C) nelle due tipologie di trappole trofiche inserite in ogni punto di campionamento: associando a quelle a maglia grossolana l'effetto del consumo da parte dei macrodetritivori e della lisciviazione mentre a quelle a maglia fina solo della lisciviazione si è potuto ricavare il peso di detrito consumato dai macrodetritivori ipotizzando che fosse il risultato della differenza tra i due pesi effettivamente misurati. Questa è la misura indiretta della funzione di stato *D* del modello CMD che prende il nome di *detrito palatabile*. Anche la definizione della seconda funzione di stato del modello è il risultato di un'elaborazione dei dati sperimentali: la dinamica della *comunità macrodetritivora* infatti è calcolata applicando la formula dell'indice di Shannon-Wiener sul numero di individui per unità tassonomica e sul numero di unità tassonomiche osservate mensilmente nella Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. Nel processo di simulazione i dati sperimentali elaborati vengono utilizzati diversamente a seconda della fase del processo: le condizioni iniziali sono necessarie per stimare i parametri e procedere con la soluzione numerica del modello, la serie sperimentale di una delle due funzioni di stato associata alle condizioni iniziali di entrambe serve per procedere con la stima dei parametri, mentre la seconda serie

sperimentale non utilizzata nella stima viene confrontata con il risultato della simulazione.

Per *stimare i parametri* del modello è stato utilizzato il software “Mathematica” (prodotto dalla Wolfram), e gli algoritmi interni (implementati nelle funzioni “NDSolve” e “FindFit”) che rendono possibile il calcolo dei valori numerici della quaterna di parametri a seguito dell’introduzione delle condizioni iniziali e della dinamica di una delle due variabili di stato. Nella procedura di stima dei parametri del modello CMD è stata usata come funzione *forzante* quella della comunità macrodetritivora, *H*: questo significa che il pacchetto software restituirà la quaterna di parametri che riduce al minimo la differenza tra il risultato del modello e i dati sperimentali inseriti della funzione forzante.

Le *equazioni* del modello sono state *discretizzate* utilizzando il metodo di integrazione di Eulero. Questo metodo permette di passare da una funzione espressa nel dominio del tempo continuo a una nel tempo discreto. Il passaggio alla descrizione del modello CMD in questa forma è necessaria visto che le equazioni (3.12) non possono essere risolte analiticamente e quindi la simulazione deve essere svolta attraverso la soluzione numerica del sistema. Molti pacchetti software sono in grado di risolvere numericamente un sistema di equazioni attraverso comandi specifici che implementano al loro interno algoritmi e metodi di integrazione numerica molto complessi. Ad esempio, il software “Mathematica”, già utilizzato per la stima dei parametri, è in grado di restituire la soluzione numerica del sistema richiamando il comando “NDSolve”: la procedura utilizzata viene selezionata automaticamente dal software tra diverse metodologie implementate nel comando seguendo il criterio del miglior risultato ottenuto. Il risultato ottenuto con il comando “NDSolve” è stato confrontato con la simulazione ottenuta applicando il metodo di Eulero per verificare la qualità dell’approssimazione del metodo utilizzata rispetto a quella scelta automaticamente dal software.

Tramite l’implementazione su foglio di calcolo Excel delle equazioni discretizzate con il metodo di Eulero è stato possibile procedere con la *simulazione* della dinamica del detrito palatabile mediante l’uso del modello CMD. Il foglio Excel è una matrice costituita da righe e colonne che individuano delle celle nelle quali possono essere inseriti valori numerici, testi e formule: tramite la definizione di quest’ultime, il foglio

di calcolo esegue le operazioni (richiamando anche valori inseriti in altri punti del foglio) ed attribuisce il risultato alla cella in cui sono state inserite. Nel caso dell'implementazione delle equazioni discretizzate del modello CMD, il foglio è stato organizzato per poter sfruttare al massimo la sua capacità di calcolo, di rappresentazione grafica e alla sua duttilità nel rielaborare i risultati modificando le celle in cui sono inseriti i valori delle condizioni iniziali e dei parametri del modello. Ad esempio, si sceglie una colonna in cui corre il tempo discreto che aumenta di riga in riga in funzione del passo temporale selezionato. Nelle colonne adiacenti, si implementano le funzioni che traducono le equazioni discretizzate nel linguaggio del foglio di calcolo e che richiamano i riferimenti delle celle in relazione a come il foglio è stato impostato. In ogni riga il risultato della variabile di stato è collegato con quello della riga precedente, oltre che ai parametri impostati del modello, visto che le equazioni (3.12) si sviluppano come un sistema ricorsivo nella soluzione numerica. Nel procedere con la simulazione della dinamica del detrito palatabile, il valore della variabile di stato in un determinato istante (ad esempio $D(5)$) deve essere calcolata facendo riferimento al risultato di entrambe le funzioni nell'istante precedente ($H(4)$ e $D(4)$) e così via fino a coprire tutto l'intervallo di tempo della simulazione. Avendo elaborato i risultati numerici istantanei delle due funzioni nelle celle del foglio di calcolo è stato possibile tracciare il grafico della traiettoria del modello CMD nello piano delle fasi (costituita dai punti di coordinate $(D(j), H(j))$) e rielaborare i risultati per calcolare i valori delle funzioni ausiliarie $X[H]$ ed $Y[D]$ e della retta $Y[D] = C \cdot X[H]$ per procedere con la costruzione grafica della traiettoria usando la tecnica proposta da Volterra.

4.1 Dati d'ingresso

I dati necessari per procedere con la simulazione provengono dagli esperimenti condotti presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia (Capitolo 2, Paragrafo 7): questi sono stati organizzati ed elaborati al fine di determinare i valori degli andamenti delle due variabili di stato definite nel modello CMD. Indicando con j il mese in cui è stato effettuato il campionamento (quindi $j=1, 2, \dots, 6$), si definisce il peso di detrito palatabile disponibile mensilmente con $D(j)$, e l'andamento dell'indice di Shannon-

Wiener calcolato sulla comunità macrodetritivora con $H(j)$. Dai dati sperimentali vengono determinati anche i valori delle condizioni iniziali: $D(0)$ ed $H(0)$.

Il detrito palatabile totale coincide con la quantità di detrito consumato dalla comunità macrodetritivora durante tutto l'esperimento (valore di $\Delta(6)$ riportato in Tabella 2.3): questa rappresenta la condizione iniziale della funzione detrito palatabile, $D(0)$. Nei mesi successivi tale quantità diminuisce (Figura 4.1 (a)) in relazione all'azione della comunità macrodetritivora che se ne nutre e del processo di lisciviazione che agisce sulla parte di detrito palatabile (valori sperimentali riportati nell'ultima colonna di Tabella 2.3). La determinazione della dinamica del detrito palatabile sperimentale, $D(j)$, viene utilizzata per essere confrontata con il risultato ottenuto con la simulazione.

I dati della componente macrodetritivora (Tabella 2.4) sono stati elaborati per il calcolo della seconda funzione di stato del modello CMD applicando la formula:

$$H(j) = -\sum_{l=1}^L p_l(j) \log p_l(j) \quad (4.1)$$

dove $H(j)$ è il valore mensile dell'indice di Shannon-Wiener, l è l'indice con cui vengono distinte le diverse unità tassonomiche di appartenenza dei macrodetritivori rilevati all'interno delle trappole ($l = 1, 2, \dots, L$; con $L = 9$) e $p_l(j)$ è la frequenza dell'unità tassonomica l -esima, definita come:

$$p_l(j) = N_l(j) / \sum_{l=1}^L N_l(j) \quad (4.2)$$

dove N_l rappresenta il numero di macrodetritivori. L'andamento mensile di $H(j)$ così calcolato viene riportato in Figura 4.1(b). Mentre per il detrito è stato possibile determinare il valore iniziale attraverso l'analisi dei dati dei campionamenti, per la variabile di stato dei macrodetritivori non è possibile definire un valore sperimentale per $H(0)$, in quanto, al momento del posizionamento dei campionatori, la comunità macrodetritivora non era presente al loro interno. L'inizializzazione della simulazione non ammette l'inserimento di valori nulli delle variabili di stato, quindi è stato assunto $H(0)=0.01$, valore inferiore al 5% del primo valore sperimentale ($H(1)=0.22$) ottenuto dopo un mese dal posizionamento dei campionatori. Si ricorda che il modello si applica alla comunità macrodetritivora che in quanto tale è costituita da un numero di unità

tassonomiche maggiore dell'unità ($S > 1$ ovvero $H > 0$). I valori numerici delle due variabili di stato estratti dai dati sperimentali sono riassunti in Tabella 4.1.

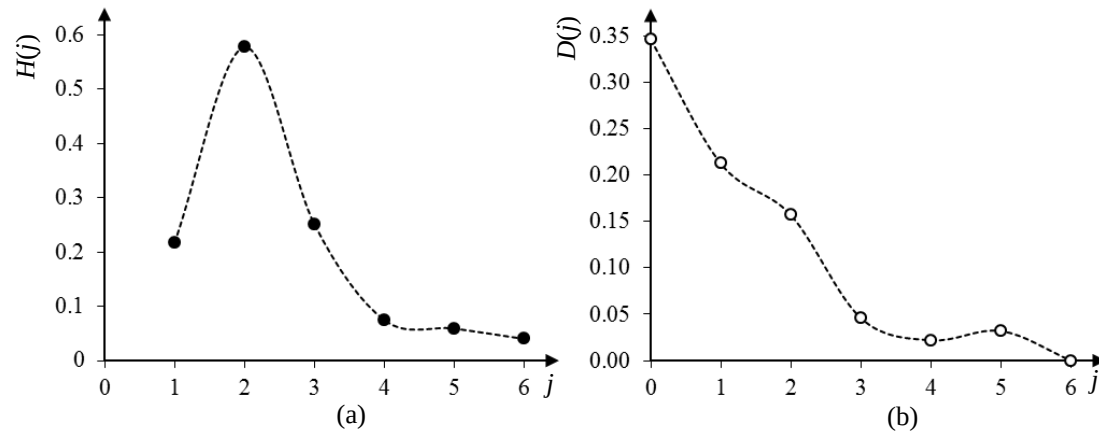


Figura 4.1 Rappresentazione grafica degli andamenti delle variabili raccolte presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. **(a)** I cerchi neri riportano i valori mensili dell'indice di Shannon-Wiener $H(j)$ [$\cdot$]. **(b)** I cerchi vuoti indicano i valori di detrito palatabile disponibile misurato ogni mese, $D(j)$, assumendo $D(0) = 0.35$ [g]. Le linee tratteggiate rappresentano un'ipotesi di andamento delle due variabili negli intervalli tra un campionamento e l'altro.

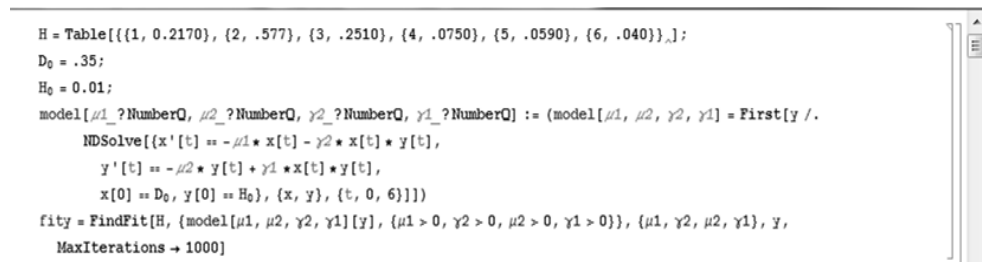
Tabella 4.1 Valori delle due funzioni di stato e delle condizioni iniziali calcolate con l'analisi dei dati sperimentali della Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia.

	mesi j						
	0	1	2	3	4	5	6
$D(j)$	0.35	0.21	0.16	0.05	0.02	0.03	0
$H(j)$	0.01	0.217	0.577	0.251	0.075	0.059	0.040

4.2 Stima dei parametri

Per la *stima dei parametri* del modello è stato utilizzato il pacchetto software “Mathematica” (prodotto dalla Wolfram). Il programma è in grado di risolvere numericamente il sistema di equazioni introdotte in forma analitica utilizzando degli algoritmi interni richiamati con il comando “NDSolve” e trovare la combinazione dei quattro valori dei parametri che permettono di simulare l'andamento della variabile di stato fornita usando la funzione “FindFit”. La sequenza completa delle operazioni implementate in “Mathematica” sono presentate in Figura 4.2. Nella prima riga di

comando si inseriscono i dati sperimentali della variabile H in funzione del tempo organizzati in una tabella formata da coppie di valori $(j, H(j))$. Questi valori sono utilizzati dal programma come serie forzante nella procedura di stima dei parametri. Nelle righe successive vengono impostati i valori numerici delle condizioni iniziali del detrito palatabile disponibile, D_0 , dell'indice di Shannon-Wiener, H_0 , e definito il sistema di equazioni differenziali del modello distinguendo le variabili di stato (x il detrito ed y i detritivori) dai parametri ($\mu_1, \mu_2, \gamma_1, \gamma_2$). In questo passaggio, tramite il comando “NDSolve” il programma risolve numericamente il modello introdotto nell'intervallo di tempo impostato: in questo caso la durata coincide con quella semestrale dell'esperimento. Successivamente, il comando “FindFit” analizza le informazioni in ingresso e procede con la stima dei parametri che rendono minima la differenza tra il risultato simulato della funzione di stato H e i relativi dati sperimentali.



```

H = Table[{{1, 0.2170}, {2, .577}, {3, .2510}, {4, .0750}, {5, .0590}, {6, .040}},.];
D0 = .35;
H0 = 0.01;
model[μ1_?NumberQ, μ2_?NumberQ, γ2_?NumberQ, γ1_?NumberQ] := (model[μ1, μ2, γ2, γ1] = First[y /.
NDSolve[{x'[t] == -μ1 * x[t] - γ2 * x[t] * y[t],
y'[t] == -μ2 * y[t] + γ1 * x[t] * y[t],
x[0] == D0, y[0] == H0}, {x, y}, {t, 0, 6}]]
fity = FindFit[H, {model[μ1, μ2, γ2, γ1][y], {μ1 > 0, γ2 > 0, μ2 > 0, γ1 > 0}}, {μ1, γ2, μ2, γ1}, y,
MaxIterations -> 1000]

```

Figura 4.2 Righe di comando per la stima dei parametri utilizzando “Mathematica”. Nella prima riga sono inseriti i dati sperimentali della comunità macrodetritivora mentre D_0 ed H_0 sono le condizioni iniziali del sistema. Viene inserito il modello in forma analitica distinguendo le variabili di stato dai parametri e tramite il comando “NDSolve” si risolve in forma numerica. Infine, grazie al comando “FindFit” si determina la quaterna di parametri che ottimizza il risultato della simulazione ottenuta con il modello e i valori sperimentali di H .

Il sistema di equazioni deve essere risolto *contemporaneamente*, quindi il programma definisce ad ogni ciclo il valore dei quattro parametri, e procede con il calcolo della soluzione per entrambe le variabili di stato, in quanto il valore di una dipende anche dal valore dell'altra. L'algoritmo ripete la procedura diverse volte, modificando continuamente i valori dei parametri, fino a restituire la quaterna che garantisce di avvicinare il più possibile la simulazione ai dati sperimentali forniti. Il risultato della procedura di stima dei parametri effettuato con “Mathematica” è presentato in Tabella 4.2.

Tabella 4.2 Valori dei parametri del modello CMD stimati con il comando “FindFit” del software “Mathematica” per simulare la dinamica del detrito palatabile raccolto presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia.

μ_1	γ_2	μ_2	γ_1
9.97E-08	2.918	1.296	13.303

4.3 Discretizzazione delle equazioni

Le equazioni del modello (3.12) sono state *discretizzate* applicando il metodo di integrazione di Eulero (Capitolo 1, Paragrafo 3) che permette di trasformarle da espressioni nel dominio del tempo continuo a quello discreto. Il sistema di equazioni è stato inoltre *esplicitato* rispetto alle variabili di stato al fine di rendere calcolabile il valore istantaneo di ogni funzione partendo dal valore assunto nel momento precedente. Applicando questa procedura alla prima equazione della (3.12) si ottiene:

$$D^*_{(n+1)} = D^*_{(n)} + \Delta h \cdot \left((-\mu_1 - \gamma_2 H^*_{(n)}) D^*_{(n)} \right) \quad (4.3)$$

Dove con D^* e H^* si indicano i valori delle variabili di stato discrete, il pedice n tra parentesi indica il numero di intervalli discreti in cui è suddivisa la variabile tempo j , mentre Δh è l'intervallo di integrazione, ossia la distanza temporale per ogni variazione unitaria dell'indice n , tale che:

$$j = n \cdot \Delta h \quad (4.4)$$

Applicando la stessa procedura per la seconda equazione della (3.12), si ha:

$$H^*_{(n+1)} = H^*_{(n)} + \Delta h \cdot \left((-\mu_2 + \gamma_1 D^*_{(n)}) H^*_{(n)} \right) \quad (4.5)$$

La (4.3) e la (4.5) costituiscono un sistema di n -equazioni ricorsive, per le quali il calcolo del risultato della variabile in (n) rende possibile quello successivo in $(n+1)$. Il processo ricorsivo ha inizio con la definizione dei valori delle due variabili di stato per $n=0$, ossia delle condizioni iniziali, dei quattro parametri e del passo di integrazione. Inoltre, utilizzando la (4.4) è possibile associare il risultato della variabile calcolato in (n) ad un momento j : questa procedura permette di confrontare gli andamenti dei risultati ottenuti dalla simulazione con i dati sperimentali.

Per verificare l'affidabilità dell'applicazione del metodo di integrazione di Eulero nel processo di discretizzazione delle equazioni del modello CMD, sono stati confrontati i risultati ottenuti con questo metodo e quelli elaborati attraverso il comando

“NDSolve” presente nel software “Mathematica”. Nell’esempio riportato in Figura 4.3(a) le due linee (quella tratteggiata ottenuta applicando la (4.5) e quella grigia continua elaborata con “Mathematica”) sembrano sovrapporsi completamente. In realtà, se si osservano i valori numerici, le due curve risultano differenti tra loro (grafico di Figura 4.3(b)) anche se questa differenza può essere trascurabile: nell’esempio riportato, infatti, il valore massimo è di tre ordini di grandezza più piccolo della scala di valori in cui viene espressa la variabile H^* .

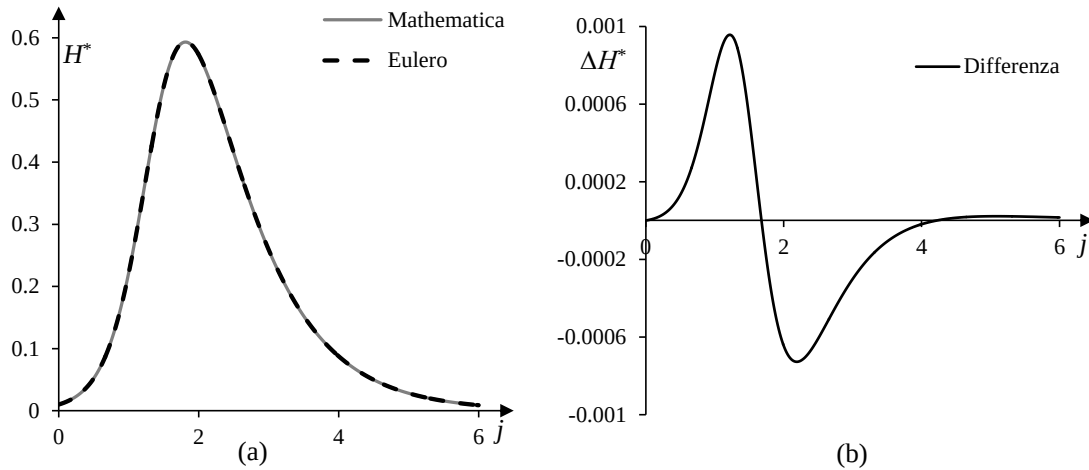


Figura 4.3 Confronto tra la soluzione numerica effettuata con il comando “NDSolve” e il metodo di integrazione di Eulero. **(a)** la linea tratteggiata è stata ottenuta applicando la (4.5) mentre la linea continua in grigio rappresenta la soluzione numerica ottenuta implementando il sistema (3.12) nel software “Mathematica” e risolvendolo rispetto ad H^* con il comando “NDSolve”. **(b)** il grafico è dato dalla differenza ΔH^* , istante per istante, tra l’elaborazione effettuata con “Mathematica” e quella con il metodo di Eulero: il valore massimo della differenza è di tre ordini di grandezza più piccolo.

Nelle diverse prove effettuate si nota che l’ordine di grandezza di questo picco è confrontabile con l’ordine di grandezza del passo temporale scelto, ossia il massimo valore di ΔH^* è circa uguale al valore di Δh . Ciò significa che, nello scegliere l’approssimazione del metodo di Eulero per discretizzare una funzione, più è piccolo il passo temporale utilizzato e maggiore è l’accordo tra i risultati ottenuti con questo metodo e quelli ottenuti utilizzando metodi più sofisticati (“NDSolve”). La scelta del passo temporale va selezionata per rendere indifferente l’applicazione di un metodo piuttosto di un altro, e per far questo spesso si richiede di diminuire l’intervallo temporale Δh . Ricordando la (4.4), si nota che più diminuisce il valore di Δh e maggiore

è il numero di elaborazioni da effettuare per ottenere la soluzione numerica con le equazioni (4.3) e (4.5): l'implementazione delle funzioni su foglio di calcolo permette di sopperire all'aumento della complessità di elaborazione dovuto all'aumento del numero di operazioni da effettuare e quindi di scegliere il passo temporale adeguato per minimizzare l'effetto dell'uso del metodo di Eulero sui risultati della simulazione.

4.4 Simulazione con il modello CMD

La *simulazione* è stata elaborata implementando su foglio di calcolo Excel le equazioni (4.3) e (4.5) del modello CMD seguendo lo schema riportato in Figura 4.3. Nelle celle della riga “4” vengono inseriti i valori numerici del passo di integrazione usato, Δh , dei parametri del modello stimati con “Mathematica” (Tabella 4.2) e delle condizioni iniziali delle due variabili di stato (prima colonna Tabella 4.1). La modifica dei valori inseriti in queste celle comporta la rielaborazione automatica dei calcoli impostati nel foglio Excel e dei grafici che ne rappresentano i risultati. Nella colonna “A” viene inserito, a partire dalla riga “7”, l'indice n che rappresenta il numero di intervalli in cui è stato suddiviso l'arco temporale della simulazione. Nella colonna successiva, “B”, scorre il tempo discreto indicato con j e calcolato con la (4.4) in funzione del passo temporale selezionato. In “C” e “D” vengono implementate le due equazioni discretizzate del modello CMD: il detrito palatabile, D^* , e l'indice di Shannon-Wiener, H^* . Nello specifico, a partire dalla cella “C8” si inserisce la (4.3) nella forma:

$$=C7+\$A\$4*((-\$B\$4-\$C\$4*D7)*C7) \quad (4.6)$$

Che trascinata nella cella successiva “C9” diventa automaticamente:

$$=C8+\$A\$4*((-\$B\$4-\$C\$4*D8)*C8)$$

A partire dalla cella “D8”, la (4.5) diventa:

$$=D7+\$A\$4*((-\$D\$4+\$E\$4*E7)*D7) \quad (4.7)$$

E analogamente al caso precedente, trascinata nella cella successiva “D9” diventa:

$$=D8+\$A\$4*((-\$D\$4+\$E\$4*E8)*D8)$$

Le due espressioni (4.6 e 4.7), copiate nelle n righe successive, permettono di procedere con il calcolo numerico del modello e quindi *simulare*, per condizioni note, l'andamento delle due funzioni di stato D^* ed H^* che si verificano *contemporaneamente*. Partendo dai risultati ottenuti con le funzioni implementate nel foglio Excel (4.6) e (4.7), è

possibile calcolare i rispettivi valori delle due funzioni ausiliarie, $Y[D]$ ed $X[H]$, inserendo per la prima la riga di comando a partire dalla cella “E7”:

$$=EXP(\$E\$4*C7)*(C7^(-\$D\$4)) \quad (4.8)$$

Mentre per la seconda, a partire da “F7”:

$$=EXP(-\$C\$4*D7)*(D7^(-\$B\$4)) \quad (4.9)$$

Anche in questo caso, trascinando le due funzioni di Excel nelle righe successive si calcolano i valori di $Y[D]$ ed $X[H]$ riferiti ai risultati delle variabili di stato D^* ed H^* nello stesso istante j .

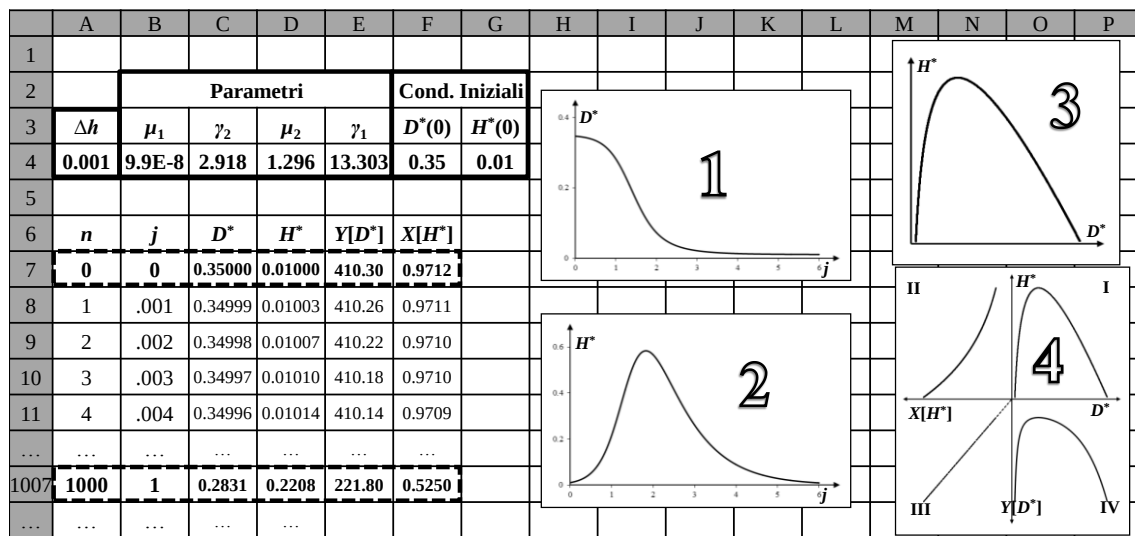


Figura 4.3 Impostazione foglio di calcolo Excel per la risoluzione numerica del modello CMD (3.12). Le celle in grigio sono i riferimenti di righe (numeri) e colonne (lettere) del foglio di calcolo. Nella riga “4” dalla colonna “A” alla colonna “G” si inseriscono: il passo di integrazione, Δh , i parametri del modello (Tabella 4.2) e le condizioni iniziali delle due variabili di stato (prima colonna Tabella 4.1). Nella colonna “A” dalla riga “7” viene inserito il valore dell’indice n , e tramite la (4.4) è possibile calcolare il valore di j inserito in “B”. Le funzioni di stato del modello CMD discretizzate, (4.6) e (4.7), sono implementate rispettivamente: nella colonna “C” per il calcolo del detrito D^* e nella colonna “D” per l’elaborazione della comunità macrodetritivora H^* . Inoltre, vengono impostati i calcoli per le funzioni ausiliarie $Y[D]$ ed $X[H]$, equazioni (4.8) e (4.9), nelle colonne “E” ed “F”. Grafici: 1, andamento del detrito palatabile con coordinate (j, D^*) e valori elaborati nelle colonne “B” e “C”; 2, dinamica della comunità macrodetritivora con coordinate (j, H^*) e valori elaborati nelle colonne “B” e “D”; 3, simulazione della traiettoria nel piano delle fasi, coordinate (D^*, H^*) nelle colonne “C” e “D”; 4, procedura di costruzione grafica della traiettoria nel piano delle fasi. Nei singoli quadranti le funzioni rappresentate sono date dalla combinazione dei valori calcolati nel foglio Excel di coordinate: I (D^*, H^*) , II $(-X[H], H^*)$, III $(-X[H], -Y[D])$, IV $(D^*, -Y[D])$. Sia i calcoli che i grafici impostati vengono rielaborati automaticamente se si modificano i valori numerici inseriti nella riga “4” del foglio Excel.

Con il rettangolo tratteggiato in Figura 4.3 si mettono in evidenza i valori relativi ai passi temporali unitari, partendo dal valore iniziale al tempo $j=0$ ed il successivo $j=1$: tra questi due valori, in funzione del passo temporale scelto, ci sono $1/\Delta h$ righe di comando nelle quali vengono effettuati i calcoli (nell'esempio riportato sono mille righe). Il risultato della simulazione ottenuta implementando le equazioni del modello di comunità macrodetritivora CMD su foglio di calcolo Excel viene presentata nei grafici di Figura 4.4 insieme ai dati sperimentali. Nel grafico (a) i cerchi indicano i valori mensili dell'indice di Shannon-Wiener $H(j)$ presentati in Tabella 4.1 ed utilizzati come funzione forzante nella procedura di stima dei parametri del modello. La curva è invece il risultato numerico per la stessa variabile di stato, indicata con H^* , ottenuto implementando il modello CMD. Nel grafico (b) i cerchi vuoti sono i valori stimati del detrito palatabile disponibile mensilmente per la comunità macrodetritivora presso la Riserva delle Saline di Tarquinia ($D(j)$ di Tabella 4.1). La linea continua indica la dinamica del detrito palatabile D^* simulata e dipendente dall'effetto dell'andamento della comunità macrodetritivora presentata nel grafico (a).

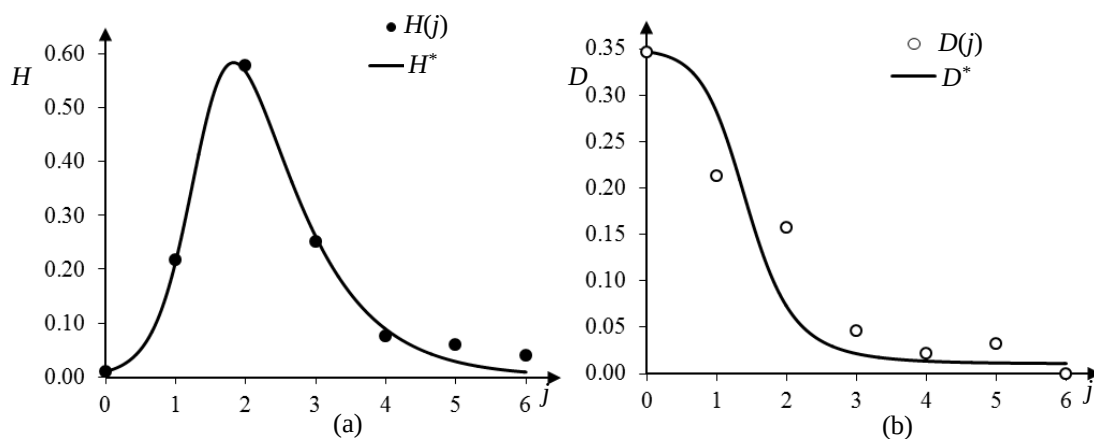


Figura 4.4 Rappresentazione grafica del risultato della simulazione e dei dati sperimentali. **(a)** La linea continua descrive l'andamento della variabile di stato H^* simulata, mentre i cerchi pieni indicano i valori mensili $H(j)$ calcolati sui dati sperimentali della comunità macrodetritivora presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. **(b)** La linea continua rappresenta la simulazione della dinamica del detrito palatabile D^* mentre i valori sperimentali $D(j)$, Tabella 4.1, sono indicati con i cerchi vuoti.

Tabella 4.3 Valori mensili di detrito palatabile simulati con il modello CMD.

	mesi <i>j</i>					
	1	2	3	4	5	6
<i>D*(j)</i>	0.282	0.074	0.022	0.014	0.012	0.011

Il confronto tra i valori mensili di detrito palatabile osservati (Tabella 4.1, prima riga) e quelli simulati, riportati in Tabella 4.3, è stato effettuato stimando i parametri della retta di regressione per i punti di coordinate ($D(j)$, $D^*(j)$), ovvero:

$$D^* = a \cdot D + b \quad (4.10)$$

Il coefficiente angolare stimato è $a = 1.11$, l'intercetta $b = -0.018$ mentre il valore di r è uguale a 0.89 (per 4 gradi di libertà, il valore critico con $P < 0.05$ è $r = 0.81$). Se si considera il caso migliore in cui i risultati della simulazione coincidono con quelli osservati, ovvero quando $D^*(j) = D(j)$, allora la nuova serie di punti da analizzare ha coordinate ($D(j)$, $D(j)$). La retta di regressione stimata per questi nuovi punti coincide ($r^2 = 1$) con la bisettrice del primo quadrante del piano cartesiano, ovvero con la retta con coefficiente angolare uno ed intercetta zero. Per saggiare quanto la retta trovata nel confronto tra il detrito osservato e quello simulato con il modello CMD si avvicina a quella del caso migliore rappresentata dalla bisettrice, si procede con il test globale per la coincidenza di due rette di regressione (Glantz, 2003). Con questo test si verifica l'ipotesi nulla che le due rette abbiano gli stessi coefficienti angolari e le stesse intercette: il risultato del test ($F = 0.158$ con 2 gradi di libertà al numeratore e 8 al denominatore) indica un'elevata probabilità di sbagliare se si rifiuta l'ipotesi nulla ($P < 0.86$). Questo risultato si considera soddisfacente per valutare positivamente la capacità da parte del modello CMD di simulare l'andamento del detrito palatabile che si osserva in natura in funzione della comunità macrodetritivora che se ne nutre.

Discussione e conclusioni

La tesi ha proposto un modello matematico per la descrizione della dinamica del detrito palatabile assimilato dalla comunità di macrodetritivori. Questo modello ricalca lo schema classico del modello preda-predatore (Volterra, 1927) dal quale si distingue per le caratteristiche delle due funzioni di stato introdotte al fine di descrivere un sistema di tipo donator-controllato (Pimm, 1982). La prima riguarda il *detrito palatabile*, che essendo costituito da materia organica morta condizionata da funghi e batteri, se viene ‘predato’ dai macrodetritivori, non reagisce all’aggressione e per questo può solo diminuire. La seconda, invece, riguarda la *comunità macrodetritivora*: essa considera che i macrodetritivori che ‘predano’ il detrito appartengono a diverse unità tassonomiche che si alternano nel corso del tempo variando il numero di individui presenti per unità. Per rappresentare questa funzione è stato introdotto l’indice di Shannon-Wiener, con lo scopo di sintetizzare in unico valore entrambe le caratteristiche della comunità macrodetritivora, ovvero definirne la *struttura*. Quando questo indice assume valori bassi, il numero di individui per specie e il numero di specie è basso (*comunità poco strutturata*), mentre se i valori aumentano, allora ad aumentare è anche il numero di specie e la divisione del numero di individui per specie è più omogenea (*comunità più strutturata*). L’uso dell’indice di Shannon-Wiener ha consentito di sviluppare un modello con una struttura matematica semplificata rispetto ai modelli di detrito presenti in letteratura (DeAngelis et al., 1989; Moore et al., 1996; Moore et al., 2004) e che si riconducono alla costruzione di tipo preda predatore. La semplificazione consiste nel numero di equazioni utilizzate (due) per rappresentare un fenomeno la cui descrizione matematica richiederebbe l’introduzione di tante equazioni quante sono le specie di macrodetritivori che formano la struttura della comunità, rendendo difficile (se non impossibile) la soluzione dello stesso per ecosistemi costituiti da un alto numero di specie. L’esplorare il come la disponibilità di risorse limitate nel tempo influenza i processi di assemblaggio delle specie e la loro evoluzione e coevoluzione è uno dei problemi più intriganti dell’ecologia di comunità: il presente lavoro di tesi getta una prima luce sulle relazioni tra la disponibilità di risorse donator-controllate e i processi di strutturazione/destrutturazione delle comunità ecologiche eterotrofe.

La nuova impostazione del modello ha portato alla modifica significativa sia delle equazioni classiche preda-predatore che del significato dei parametri che vi compaiono. Il cambiamento delle equazioni è stato analizzato matematicamente e graficamente applicando le procedure sviluppate da Volterra. Da queste analisi risulta che le due funzioni di stato non seguono un andamento oscillatorio tipico del modello classico proposto dal matematico italiano, bensì un andamento in cui sia il detrito che la struttura della comunità si esauriscono nel tempo. Il risultato ottenuto è tipico di numerosi processi ecologici che si basano sull'interazione tra una risorsa abiotica limitata nel tempo che entra impulsivamente nel sistema e la variazione della struttura della comunità che se ne nutre. In particolare, il modello CMD permette di affrontare e coniugare, in una prima approssimazione, le relazioni strutturali e funzionali che legano il processo di colonizzazione e sfruttamento di una o più risorse trofiche controllate dal donatore con la strutturazione e destrutturazione di comunità ecologiche (o guild) che su di esse si assemblano. Gli andamenti temporali che si possono ottenere sono definiti attraverso l'attribuzione di sei valori numerici: due delle *condizioni iniziali* e quattro dei *parametri*. La velocità con cui diminuisce la risorsa detrito palatabile disponibile inizialmente è funzione del *tasso di lisciviazione del detrito palatabile* μ_1 e del *tasso di consumo del detrito palatabile* per unità della comunità macrodetritivora γ_2 : quest'ultimo rappresenta una prima stima della capacità della comunità di consumare la risorsa. La funzione macrodetritivora invece diminuisce in relazione al *tasso di semplificazione strutturale della comunità macrodetritivora* μ_2 , ossia la velocità di destrutturazione della comunità in assenza della risorsa, mentre aumenta proporzionalmente al *tasso di incremento strutturale della comunità macrodetritivora* γ_1 che ne definisce la variazione in relazione alla qualità e alla quantità di detrito palatabile disponibile.

La modifica di uno di questi valori è in grado di modificare l'andamento delle soluzioni del modello: così un valore più alto di γ_2 descrive una comunità macrodetritivora più efficiente a consumare il detrito palatabile anche senza raggiungere una struttura complessa, mentre la diminuzione del tasso γ_1 abbassa la qualità del detrito palatabile sul quale si svilupperà una comunità meno strutturata (analisi di sensibilità, Capitolo III, paragrafo 7). Le (infinite) combinazioni possibili rendono il modello uno strumento *teorico* capace di esplorare le (infinite) evoluzioni della dinamica detrito-

detritivori con un realismo ed un dettaglio, a nostro parere, mai raggiunti finora. Ad esempio, è possibile rappresentare la diminuzione della quantità di detrito palatabile dovuta all'interazione con una comunità macrodetritivora che inizialmente è poco strutturata (valori bassi dell'indice di S-W, vista l'abbondanza di risorsa disponibile) ma che nel tempo aumenta il numero di specie e di individui per specie di cui è costituita fino a raggiungere un massimo (comunità strutturata per sfruttare il detrito disponibile) e infine diminuire fino all'esaurimento della risorsa. Questa dinamica è tipica della struttura macroscopica della comunità macrodetritivora che ha a disposizione, lungo l'asse fluviale, una quantità di detrito vegetale palatabile da colonizzare (Vannote et al., 1980), ma anche, come è stato osservato con i dati sperimentali in nostro possesso, del processo di colonizzazione del detrito alloctono in ambiente salmastro.

Oltre all'esplorazione teorica del processo di colonizzazione della risorsa detrito, il modello è stato applicato per *simulare* la dinamica del materia organica morta palatabile e della comunità macrodetritivora osservata presso la Riserva Naturale delle Saline di Tarquinia. Per raggiungere questo risultato è stato necessario implementare metodi di calcolo adeguati e adeguate procedure di analisi dei dati sperimentali. Questi sono descritti dettagliatamente nei Capitoli II e IV. Qui vogliamo osservare che per arrivare a stimare i parametri si è dovuto procedere ad una operazione di *Fit* a quattro variabili di un sistema di due equazioni. Inoltre, i dati sperimentali utilizzati per la stima dei parametri del modello, per inizializzare la simulazione e per verificarne il risultato erano già disponibili all'inizio di questa tesi: mentre i parametri sono stati stimati basandosi sui conteggi dei macrodetritivori, la verifica dei risultati della simulazione si riferisce alle pesate di detrito. Questa va considerata come una prima verifica delle capacità simulative del modello per i sistemi detrito-detritivori. Per procedere con la validazione sarà necessario, invece, definire un nuovo protocollo sperimentale, sviluppato alla luce delle caratteristiche del modello formulato e delle variabili di stato che lo costituiscono: questo permetterà di avere a disposizione dati indipendenti raccolti appositamente per verificare sia le ipotesi fatte nello sviluppo del modello e sia la sua capacità di descrivere la dinamica del sistema in ambienti diversi.

La raccolta di nuovi dati permetterà anche di individuare quei valori dei parametri, o combinazioni di essi, che sintetizzano le caratteristiche del processo di colonizzazione del detrito a seconda delle condizioni in cui si verifica o del tipo di risorsa e di comunità

coinvolte. Infine, il confronto tra i risultati delle simulazioni e i dati sperimentali, costituirà uno strumento utile per evidenziare e quantificare gli eventuali limiti del modello e portare a nuovi sviluppi per migliorarne le capacità descrittive al fine di renderlo applicabile al maggior numero di casi possibili. Ad esempio, per la descrizione del processo di colonizzazione della risorsa detritica non sempre può essere trascurato l'effetto della componente predatoria che agisce sulla strutturazione della comunità macrodetritivora. Ad oggi, il modello CMD non è in grado di rappresentare questo effetto, in quanto nel sistema di equazioni non è presente una funzione che fa riferimento a tale variabile di stato. Il lavoro svolto, infatti, ha avuto come obiettivo quello di semplificare il sistema di equazioni per poi utilizzarlo come punto di partenza per lo sviluppo di versioni successive che potranno essere arricchite con l'introduzione di nuove funzioni e parametri. Ad esempio, facendo riferimento ai sistemi esistenti di tre equazioni basati sulle relazioni di tipo preda-predatore proposti da Volterra, è possibile ipotizzare l'introduzione di una nuova equazione nel modello CMD. Questa modifica ne complicherà la risoluzione e richiederà lo sviluppo di nuovi metodi per l'analisi e la stima dei parametri.

Il valore e la novità di questa tesi, quindi, non va ricercato nella validazione della simulazione, ma nella costruzione del modello. Un modello, come abbiamo cercato di dire nel Primo Capitolo, è sempre una teoria concettuale che rappresenta in maniera semplificata un sistema del mondo reale. E un modello matematico è il modo logico più rigoroso per costruire un modello concettuale. La sua importanza è data dalla giustapposizione dei componenti e dagli algoritmi matematici che lo rappresentano. Queste caratteristiche permettono al modello matematico di essere risolto numericamente e di descrivere l'evoluzione del sistema reale in base ai valori numerici dei parametri. Perciò un modello deve sempre essere un giusto compromesso tra la complessità del sistema reale rappresentato e la complessità dei calcoli necessari per risolverlo: un tale compromesso ci pare raggiunto nel modello CMD proposto in questa tesi.

Bibliografia

- Achinstein, P., 1968. Concepts of Science. A Philosophical Analysis. Johns Hopkins Press (Baltimore).
- Allaby M., 194. The Concise Oxford Dictionary of Ecology. Oxford University Press.
- Anderson N. H., 1978. Continuous rearing of the limnephilid caddisfly, *Clistoronia magnifica* (Banks). In Proc. Int. Symp. Trichoptera, ed. M. I. Crichton: 317-329.
- Anderson N. H. e Sedell J. R., 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. Ann. Rev. Entomol., 24: 351-77.
- Arsuffi T. L. e Suberkropp K., 1984. Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. Oikos 42: 144-154.
- Arsuffi T. L. e Suberkropp K., 1989. Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. Oecologia 79: 30-37.
- Atkinson K., 1985. Elementary Numerical Analysis. John Wiley (New York).
- Bärlocher F. e Kendrick B., 1975. Leaf-conditioning by microorganisms. Oecologia 20: 359-362.
- Bärlocher F. e Kendrick B., 1981. Role of aquatic hyphomycetes in the trophic structure of streams. In: D.T. Wicklow and G.C. Carroll (eds), The fungal community: its organization and role in the ecosystem, Marcel Dekker, New York: 743-760.
- Bärlocher F., 1985. The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. Bot. J. Linn. Soc., 91: 83-94.
- Bärlocher F., 1991. Fungal colonization of fresh and dry alder leaves in the River Teign. Nova Hedwigia 52: 349-357.
- Bjarnov N, 1972. Carbohydrases in Chironomus, Gammarus and some trichoptera larvae. Oikos 23: 261-263.
- Boling Jr. R. H., Goodman E. D., Van Sickle J. A., Zimmer J. O., Cummings K. W., Petersen R. C. e Reice S. R., 1975. Toward A Model of Detritus Processing in a Woodland Stream. Ecology, 56 (1): 141-151.
- Bueler C.M., 1984. Feeding preference of *Pteronarcys pictetii* (Plecoptera: Insecta) from a small, acid, woodland stream. Flor. Entomol. 67: 393-401.

- Chamier A.C. e Dixon P.A., 1982. Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes of leaf packs in a Surrey stream. *Oecologia* 52: 109-115.
- Chamier A.C. e Willoughby L.G., 1986. The role of fungi in the diet of the amphipod *Gammarus pulex* (L.): an enzymatic study. *Freshwater Biology* 16: 197-208.
- Chapin F.S. III, Matson, P.A. e Mooney, H.A., 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer-Verlag, New York, ISBN 0-387-95439-2.
- Chauvet E., 1987. Changes in the chemical composition of alder, poplar and willow leaves during decomposition in a river. *Hydrobiologia* 148: 35-44.
- Cole J. J., Findlay S. e Pace M. L., 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43: 1-10.
- Cole J.J., Pace M.L., Carpenter S.R. e Kitchell J.F., 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.*, 45: 1718-1730.
- Cuffney T.F., Wallace, J.B. e Luthart, G.J., 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* 23: 281-299.
- Cummins K.W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 183-206.
- Cummins K. W., 1974. Structure and functions of stream ecosystems. *Bioscience*, 24: 631-641.
- Cummins K. W. e Klug. M. J., 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 147-172.
- Cummins K.W. e Wilzbach M. A., 1985. Field procedures for analysis of functional feeding groups of stream invertebrates. Appalachian Environmental Laboratory, University of Maryland, Frostburg. Cont. No. 1611.
- DeAngelis D.L., 1992. Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs. Chapman and Hall (New York).
- DeAngelis D. L., Bartell S. M. and Brenkert A. L., 1989. Effects of nutrient cycling and food chain length on resilience. *Nature*, 134: 778-805.
- deWit C. T. e Arnold G. W., 1976. Some speculation on simulation, In *Critical evaluation of systems analysis in ecosystems research and management*. Edts:

- Arnold and deWit, Centre for agricultural publishing and documentation, Wageningen: 3-9.
- Elton C.S., 1958. The ecology of invasions by plants and animals. John Wiley & Sons, New York, pp.181.
- Eusepi E., AA 2007-2008. Analisi gestionale delle Saline di Tarquinia. Università degli Studi della Tuscia, Facoltà di Scienze MM. FF. NN., Dipartimento di Ecologia e Sviluppo Ecologico Sostenibile.
- Findlay S.E.G. e Arsuffi T.L., 1989. Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream. *Freshwater Biology* 21: 261-269.
- Fisher S.G. e Likens G.E., 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* 43: 421-439.
- Forbes S. A., 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Assoc. (Peoria, IL)*: 77-87.
- Gause G.F., 1934. The Struggle for Existence. Williams & Wilkins (Baltimore).
- Gessner M. O. e Schwoerbel J., 1991. Fungal biomass associated with decaying leaf litter in a stream. *Oecologia* 87: 602-603.
- Glantz S. A., 2003. Statistica per discipline biomediche. McGraw-Hill (Milano).
- Golladay S.W. e Sinsabaugh R.L., 1991. Biofilm development on leaf and wood surfaces in a boreal river. *Freshwater Biology* 25: 437-450.
- Graça M. A. S., 1990. Observations on the feeding biology of two stream-dwelling detritivores: *Gammarus pulex* (L.) and *Asellus aquaticus* (L.) Ph. D. Thesis submitted at the University of Sheffield, Department of Animal & Plant Sciences.
- Heard S.B. e Richardson J.S., 1995. Shredder-collector facilitation in stream detrital food webs: is there enough evidence? *Oikos* 72: 359-366.
- Holling C. S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly. In: *Canadian Entomologist*, 91: 293-320.
- Hughes R. I. G., 1997. Models and Representation. *Philosophy of Science*, 64: 325-336.
- Laakso J., Setälä H., Palojarvi A., 2000. Influence of decomposer food web structure and nitrogen availability on plant growth. *Plant Soil*, 225: 153-165.

- Lawson D.L., Klug M.J. e Merritt R.W., 1984. The influence of the physical, chemical and microbiological characteristics of decomposing leaves on the growth of the detritivore *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae). Can. J. Zool. 62: 2339-2343.
- Lindeman R. L., 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. Ecology, 23(4): 399-417.
- Lotka A. J., 1925. Elements of physical biology. Williams and Wilkins, Baltimore.
- MacArthur R., 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. Ecology, 36(3): 533-536.
- Magnani L. e Nersessian N. (eds.), 2002. Model-Based Reasoning: Science, Technology, Values. Kluwer (Dordrecht).
- Malmqvist B., 1993. Interactions in stream leaf packs: effect of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. Oikos 66: 454-462.
- Malthus T., 1798. An essay on the principle of population. Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard (London).
- Margalef R., 1958. Information theory in ecology. Gen. Syst. 3:36-71. Tradotto da: Mem. R. Acad. Cienc. Artes. Barc. 32:373-449: 1957.
- Martin J. H., Knauer G. A., Karl D. M. e Broenkow W. W., 1987. VERTEX: Carbon cycling in the northeastern Pacific. Deep Sea Res., Part I, 34: 267-285.
- Martin M.M., Martin J.S., Kukor J.J. e Merritt R.W., 1980. The digestion of protein and carbohydrate by the stream detritivore *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae). Oecologia 46: 360-364.
- Monk D.C., 1976. The distribution of cellulase in freshwater invertebrates of different feeding habitats. Freshwater Biology 6: 471-475.
- Moore J.C., de Ruiter P.C., e Hunt H.W., 1993. The influence of ecosystem productivity on food web stability. Science, 261: 906-908.
- Moore J. C., de Ruiter P. C., Hunt H. W., Coleman D. C. e Freckman D. W., 1996. Microcosms and soil Ecology: Critical Linkages between Fields Studies and Modelling Food Webs. Ecology, 77 (3): 694-705.
- Moore J. C., Berlow E. L., Coleman D. C., de Ruiter P. C., Dong Q., Hastings A., Johnson N. C., McCann K. S., Melville K., Morin P. J., Nadelhoffer K., Rosemond A. D., Post D. M., Sabo J. L., Scow K. M., Vanni M. J. e Wall D. H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. Ecology Letters, 7: 584-600.

- Morgan M., 1999. Learning from Models. In Morgan and Morrison, 347–88.
- Odum E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-279.
- Odum E.P., e Biever L.J., 1984. Resource quality, mutualism, and energy partitioning in food chains. *American Naturalist*, 124: 360-376.
- Olson J.S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44: 322-332.
- Petersen C. J., e Cummins K. W., 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, 4: 343-353.
- Pimm S. L., 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall (London, UK).
- Polis G.A., Anderson W.B. e Holt R.D., 1997. Towards an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 28: 289-316.
- Rau G.H., 1976. Dispersal of terrestrial plant litter into a subalpine lake. *Oikos*, 27: 153-160.
- Reshi, Z. e Tyub S., 2007. *Detritus and Decomposition in Ecosystems*. New India Pub, pp 270. ISBN: 8189422154.
- Rodriguez M.A., e Lewis, W.M., 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecol. Monogr.*, 67: 109–128.
- Rosset J., Bärlocher F. e Oertli J.J., 1982. Decomposition of conifer needles and deciduous leaves in two Black Forest and two Swiss Jura streams. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.* 67: 695-711.
- Rossi L., 1985. Interactions between invertebrates and microfungi in freshwater ecosystems. *Oikos* 44: 175-184.
- Schindler D.W., e Curtis P.J., 1997. The role of DOC in protecting freshwaters subjected to climatic warming and acidification from UV exposure. *Biogeochemistry*, 36: 1–8.
- Scorgie H. R. A., 1974. Studies on the food of invertebrates in the river Lambourn, with particular reference to the role of detritus in the trophic economy of the community. Ph D. Thesis, Univ. of Reading (England), pp. 139.
- Shannon C. E., 1948. A Mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27: 379-423.

- Six J., Feller C., Denef K., Ogle S.M., de Moraes Sa J.C. e Albrecht A., 2002. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils - Effects of no-tillage. *Agronomie*, 22: 755-775.
- Smith J. M., 1975. *L'ecologia e i suoi modelli*. Edizioni scientifiche e tecniche Mondadori (Milano), pp 174.
- Spellerberg I. F. e Fedor P. J., 2003. A tribute to Claude Shannon (1916 –2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the ‘Shannon–Wiener’ Index. *Global Ecology & Biogeography* 12: 177–179.
- Sridhar K.R., e Bärlocher F., 1993. Seasonal changes in microbial colonization of fresh and dried leaves. *Arch. Hydrobiol.* 128 (1): 1-12.
- Stockner J.G. e Porter K.G., 1988. Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems. In: *Complex Interactions in Lake Communities* (ed. Carpenter, S.R.). Springer-Verlag (New York, USA), pp. 69–83.
- Suberkropp K., 1992. Aquatic hyphomycete communities. In: Carroll G.C. and D.T. Wicklow (eds), *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. Second edition, Marcel Dekker; New York: 729-747.
- Suberkropp K. e Klug M. J., 1976. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 707-719.
- Suberkropp K., Godshalk G.L. e Klug M.J., 1976. Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: pp. 720-727.
- Suberkropp K., Arsuffi T.L. e Anderson J.P., 1983. Comparison of degradative ability, enzymatic activity, and changes in palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Appl. Env. Microbiol.* 46: 237-244.
- Suberkropp K., Gessner M. O. e Chauvet E., 1993. Comparison of ATP and ergosterol as indicators of fungal biomass associated with decomposing leaves in stream. *Applied and Environmental Microbiology* 59: 3367-3372.
- Swan C. M. e Palmer M. A., 2005. Leaf litter diversity leads to non-additivity in stream detritivore colonization dynamics. *Oceanological & Hydrobiological Studies* 34(3): 19-38.
- Swift M.J., Heal, O.W. e Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. University of California Press (Berkeley, CA, USA).

- Tansley A.G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- Teal J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology*, 43: 614-649.
- Thornley J.H., 1976. Mathematical models in plant physiology: A quantitative approach to problems in plant and crop physiology, Academic Press, London and New York, pp. 318.
- Valiela I. and Rietsma C. S., 1984. Nitrogen, phenolic acids, and other feeding cues for salt marsh detritivores. *Oecologia* 63: 350-356.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell, and C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137
- Volterra V. 1927. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie del R. Comitato Talassografico Italiano. Mem. CXXXI*.
- Von Bertalanffy L., 1983. Teoria generale dei sistemi: Fondamenti, sviluppo, applicazioni. Arnoldo Mondadori Editore, pp. 406.
- Wallace J.B., Webster J.R. e Cuffney T.F., 1982. Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. *Oecologia* 53: 197-200.
- Webster J. e Benfield E.F., 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystem. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 17: 367-394.
- Wetzel R.G., 1983. Limnology. Saunders College Publishing (Philadelphia, PA). 2nd edn.
- Whitehead A. N. e Russell B., 1910. Principia "Mathematica", 3 vols, Cambridge University Press.
- Wiener N., 1948. Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine. Wiley and Sons, New York.
- Wigan M.R., 1972. The fitting, calibration and validation of simulation models. *Simulation* 18: 188-192.
- Zeigler B. P., 1976. Theory of modelling and simulation. Wiley (Interscience), New York.