



ESTINZIONE SECONDARIA IN RETI TROFICHE

UNIVERSITA' DI PARMA

Dottorato di ricerca in ecologia

XXIII ciclo

Relatore di tesi:

Dr. Antonio Bodini

Direttore di dottorato:

Dr. Giulio De Leo

Autore:

Bellingeri Michele

RINGRAZIAMENTI

Ringrazio Antonio Bodini per avermi voluto sulla sua strada.

Ringrazio Antonio Bodini, Stefano Allesina e Cristina Bondavalli per l'aiuto e il supporto che mi hanno dato nel compimento del dottorato di ricerca.

“ Non esistono buoni allievi di cattivi maestri”. Se ben giudicherete il mio lavoro, buona parte del merito è loro.

I miei ringraziamenti a Marco Scotti che tre anni fa mi ha fornito i dati e spiegato come interpretarli. A Stefano Leonardi per il proficuo e interessante corso di R e per l'aiuto nella programmazione. A Lamberto Soliani per il supporto statistico e le piacevoli discussioni. A Giulio De Leo che è stato uno sprone costante di questo periodo. A Ferenc Jordan per le critiche e i suggerimenti. A Cristina Ribaudò per l'inglese e i caffè che le ho offerto.

Un saluto infine a tutti i ragazzi del dottorato di ecologia e a tutti i partecipanti del Journal Club: Alex, Sandro, Isabella, Margherita, Geraldina, Luca, Andrea, Marisa, Daniele, Marcello, Elisa, Maria Chiara, Barbara.

INDICE ANALITICO

1 INTRODUZIONE	10
1.1 OBIETTIVI DELLA RICERCA.....	10
I TEORIA E PRASSI DELLA ESTINZIONE SECONDARIA: IL CASO DEL CAPELIN.....	13
2.1 LA PERDITA DI BIODIVERSITA' E L'ESTINZIONE SECONDARIA.....	13
2.2 L'INTERDIPENDENZA ENERGETICA TRA SPECIE	14
2.3 MODELLI DI INTERDIPENZA TRA SPECIE: IL DOMINATOR TREE.....	15
2.4 CATENE ALIMENTARI E RETI ALIMENTARI.....	16
2.5 CARATTERISTICHE STRUTTURALI: LA CONNETTANZA.....	19
2.6 COSA È IL DOMINATOR TREE.....	19
2.7 SENSIBILITÀ ALL'ERRORE E SENSIBILITÀ ALL'ATTACCO.....	21
2.8 STRUTTURA STATICA E TRASLAZIONE DEGLI SPETTRI ALIMENTARI.....	23
2.9 ASTRAZIONE E REALTA': L'ESTINZIONE SECONDARIA IN ATTO.....	24
2.10 DESCRIZIONE DELL'ECOSISTEMA DEL MARE DI BARENTS.....	24
2.11 RICOSTRUZIONE DELLE RELAZIONI ALIMENTARI	27
2.12 EVIDENZE DI ESTINZIONE SECONDARIA.....	39
2.13 RETE TROFICA E DOMINATOR TREE DEL MARE DI BARENTS.....	39
2.14 COSA PREDICE IL MODELLO PER IL CAPELIN.....	41
2.15 DISTANZA TRA ASTRAZIONE E REALTA'.....	43
2.16 COSA TRARRE DA QUESTO CASO DI STUDIO.....	43

2.17 QUALITA' DEI RIFERIMENTI E TEMPO DI RISOLUZIONE	44
2.18 L'ASPETTO QUANTITATIVO: IL VALORE SOGLIA	44
2.19 I DOMINATORS GENERALIZZATI.....	45

II ESTINZIONE SECONDARIA IN RETI TROFICHE: IL RUOLO DELLE INTERAZIONI FORTI.....47

3.1 LA ROBUSTEZZA DELLE RETI TROFICHE.....	47
3.2 DISTRIBUZIONE DELLE MAGNITUDINI: QUALCUNO E' PIU' FORTE.....	47
3.3 COSA ACCADE SE CONSIDERO I LEGAMI PIU' FORTI.....	48
3.4 FORMA DEGLI SPETTRI ALIMENTARI.....	50
3.5 FORMA SPETTRI ALIMENTARI: UN MODELLO NULLO.....	52
3.6 INTERAZIONI DI MASSIMO: MODELLI DI DISTRIBUZIONE.....	54
3.7 COME SI MOSTRANO LE STRUTTURE ESSENZIALI.....	56
3.8 L'INDICE A_{ES}	57
3.9 L'INDICE DI SHANNON COME MISURA DELLA SENSIBILITA'.....	60
3.10 AS vs A_{ES} : LE RETI TROFICHE FUGGONO L'ERRORE.....	61
3.11 RILEVANZE STATISTICHE: I TEST DI PERMUTAZIONE.....	62
3.12 INTERAZIONI DI MASSIMO vs CONNETTANZA.....	65
3.13 STRONGEST INTERACTIONS vs BIOMASSA.....	66
3.14 SHANNON vs MAGNITUDINE.....	67
3.15 ESTINZIONE SECONDARIA <i>IN SILICO</i> : INTRODUZIONE.....	71
3.16 ESTINZIONE SECONDARIA <i>IN SILICO</i> : LA ROBUSTEZZA DELLE STRUTTURE ESSENZIALI.....	72

3.17 ESTINZIONE SECONDARIA <i>IN SILICO</i> : STRUTTURE ESSENZIALI vs STRUTTURE PERMUTATE.....	76
3.18 ESTINZIONE SECONDARIA <i>IN SILICO</i> : QUANTITA' vs QUALITA'.....	79
3.19 DISCUSSIONE E SINTESI DI QUESTO CAPITOLO.....	84
3.20 APPENDICE DEL CAPITOLO II.....	89
3.20.1 GRAFICI DELLA DISTRIBUZIONE DELLE RISORSE DI MASSIMO.....	89
3.20.2 LISTATI.....	90
3.20.3 TABELLE DELLE ANALISI SULLE STRUTTURE ESSENZIALI.....	94
3.20.4 SHANNON vs MAGNITUDINE: METODOLOGIA.....	95
3.20.5 GAP DI PREVISIONE TRA SCENARIO QUALITATIVO E QUANTITATIVO.....	98

III I CAMMINI FORTI SONO CORTI: ANALISI QUANTITATIVA DELLA LUNGHEZZA DEI CAMMINI TROFICI.....99

4.1 PROPRIETA' STRUTTURALI: LUNGHEZZA DEI CAMMINI TROFICI	99
4.2 CENNI SULLA LUNGHEZZA DEI CAMMINI TROFICI.....	100
4.3 L'ALBERO RICOPRENTE MINIMO O MINIMUM SPANNING TREE.....	102
4.4 LA STRUTTURA ESSENZIALE COME ALBERO DI MASSIMO.....	103
4.5 MAGNITUDINE vs LUNGHEZZA: TMS vs ALBERI CASUALI.....	103
4.6 MAGNITUDINE vs LUNGHEZZA: TMS vs ALBERI DI MINIMO.....	104
4.7 MAGNITUDINE vs LUNGHEZZA: TMS vs MST.....	105
4.8 RISULTATI: TMS vs ALBERI CASUALI.....	106
4.9 RISULTATI: TMS vs ALBERI DI MINIMO.....	107
4.10 RISULTATI: TMS vs MST DEBOLE.....	107
4.11 I CAMMINI FORTI NON SONO NECESSARIAMENTE I PIU' CORTI.....	108

4.12 DEBOLEZZA INTRINSECA DEI CANALI LUNGHİ.....	109
4.13 COSA TRARRE DA QUESTA ANALISI: VINCOLI DINAMICI.....	110
4.14 APPENDICE CAPITOLO III.....	111

IV TRANSIZIONE DI FASE IN SISTEMI COMPLESSI: LA REALE RISPOSTA DELLE RETI TROFICHE ALLA ESTINZIONE DI SPECIE.....113

5.1 ROBUSTEZZA DELLE RETI TROFICHE E SENSIBILITA' DELLE SPECIE.....	113
5.2 ROBUSTEZZA DEL SISTEMA COME FUNZIONE DELLA SENSIBILITA' DELLE COMPONENTI.....	114
5.3 ESTINZIONE SECONDARIA <i>IN SILICO</i> : VALORE SOGLIA.....	115
5.4 ESTINZIONE SECONDARI <i>IN SILICO</i> : METODI DI RIMOZIONE.....	116
5.5 ESTINZIONE SECONDARIA <i>IN SILICO</i> : INTRODUZIONE AI RISULTATI.....	117
5.6 COSA SI INTENDE PER TRANSIZIONE DI FASE.....	118
5.7 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE <i>IN SILICO</i> : RIMOZIONE DEL NODO PIU' CONNESSO.....	119
5.8 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE <i>IN SILICO</i> : RIMOZIONE CASUALE.....	121
5.9 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE <i>IN SILICO</i> : RIMOZIONE DELLE RISORSE DI MASSIMO.....	123
5.10 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE <i>IN SILICO</i> : RIMOZIONE SPECIE DI MAGGIOR BIOMASSA.....	124
5.11 TRANSIZIONE DI FASE: L'INGANNO DELLA QUALITA'.....	126
5.12 TRANSIZIONE DI FASE: MECCANICA AL DI SOTTO DELL'INGANNO.....	126
5.13 SPECIE CHIAVE E METODI DI RIMOZIONE: LE RISORSE DI MASSIMO.....	127
5.14 QUALE SEQUENZA DI ESTINZIONE E' LA PIU' PERICOLOSA.....	129

5.15 IMPREVEDIBILITA' DEL SISTEMA E RESISTENZA ALL'ERRORE.....	129
5.16 DOVE DEVE CONTINUARE QUESTA RICERCA.....	130
5.17 APPENDICE CAPITOLO IV.....	131
V LE RETI TROFICHE SONO REALMENTE RESISTENTI ALL'ERRORE? ANALISI SULLA IMPREVEDIBILITA' DEI SISTEMI COMPLESSI.....	139
6.1 L'ERRORE NELLE RETI TROFICHE.....	139
6.2 COME LA SENSIBILITA' DELLE SPECIE INFLUENZA LA RISPOSTA ALL'ERRORE.....	139
6.3 IMPREVEDIBILITA', STOCASTICITA' ED ECCEZIONI ALLA RESISTENZA ALL'ERRORE.....	140
6.4 RIMOZIONE CASUALE IN RETI QUANTITATIVE.....	140
6.5 RISULTATI RIMOZIONE CASUALE IN SILICO: COMPORTAMENTO MEDIO.....	142
6.6 RISULTATI RIMOZIONE CASUALE IN SILICO: L'ASCESA DELLA IMPREVEDIBILITA'.....	143
6.7 COSA TRARRE DA QUESTO STUDIO: L'INCERTEZZA DI PREVISIONE.....	144
6.9 APPENDICE CAPITOLO V.....	146
6.9.1 LISTATI.....	146
6.9.2 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE.....	149
7. DOVE DEVE CONTINUARE QUESTA RICERCA.....	154
BIBLIOGRAFIA.....	156

ABSTRACT

Le reti trofiche rappresentano l'insieme delle relazioni alimentari di un ecosistema. Capire come questi sistemi complessi reagiscano alla perturbazione, ed in particolare alla scomparsa di specie, è argomento fondamentale della conservazione ecologica. In questa tesi si affronta il tema della estinzione secondaria, cercando di capire e approfondire gli effetti dell'evento di estinzione in reti trofiche.

In particolare vogliamo:

- Chiarire come l'interdipendenza energetica in reti trofiche propaga l'estinzione a seguito di una primaria perdita di biodiversità.
- Applicare modelli matematici e computazionali capaci di prevedere l'estinzione secondaria.
- Estendere all'ambito quantitativo le note ricerche qualitative condotte sulla stabilità delle reti trofiche.
- Produrre strumenti computazionali *ad hoc* in grado di spiegare e predire il comportamento delle reti trofiche in caso di scomparsa di specie.

La tesi è divisa in cinque capitoli che possono essere letti singolarmente ma che sono strettamente collegati tra loro. Ogni capitolo contiene una introduzione all'argomento, la descrizione dei metodi, e una breve discussione. In appendice sono ritrovabili gli algoritmi e i listati utilizzati nelle analisi del capitolo in questione. In questo modo si vuole facilitare al lettore la riproduzione degli esperimenti *in silico* da noi effettuati.

1. INTRODUZIONE

1.1 OBIETTIVI DELLA RICERCA

Lo studio delle reti trofiche utilizza la teoria dei grafi come strumento per descrivere gli ecosistemi (Dunne 2006). All'interno di un grafo i nodi indicano le specie e i legami tra nodi denotano le relazioni alimentari tra specie. Se i legami rimandano la sola presenza-assenza delle relazioni alimentari (i.e. chi mangia cosa) la rete trofica è detta qualitativa. Quando oltre alla presenza-assenza si aggiunge l'informazione rispetto alla "taglia" di legame, cioè a quanta energia è scambiata tra le specie (i.e. chi mangia cosa e in aggiunta a quale tasso) la rete trofica è detta quantitativa.

Storicamente la ricerca condotta sulle reti trofiche è passata dalla analisi aritmetica e descrittiva delle caratteristiche elementari come il numero di specie, numero di legami, livelli trofici, ecc.. (Pimm 1982; Cohen et al., 1990; Havens 1992) a più strutturali indagini importate dalla fisica dei networks (i.e. condotte in ambito meccanico-statistico su sistemi complessi come Internet, reticoli stradali, reti di distribuzione dell'energia elettrica, rete telefonica, rete delle condutture del gas) (Watts and Strogatz 1998; Girvan and Newman 2002; Montoya and Sole 2003). Le prime analisi effettuate sulle reti trofiche furono strettamente collegate alla nozione di grafo casuale, networks in cui i legami tra nodi erano assegnati in modo random, dove la connettanza era distribuita in modo omogeneo.

I "random graphs" furono introdotti in ambito matematico da Paul Erdos (Erdos and Renyi 1960, Bollobas 1985).

Studi successivi hanno poi mostrato come le reti trofiche non sono generate dal caso, e sulla linea riscontrata per altri generi di sistemi (Albert e Barabasi 2002), alcuni nodi sono preferenziali nell'acquisire i legami, rivestendo per questo una maggiore importanza nella economia generale del sistema (Sole e Montoya 2001; Dunne e al. 2002).

In ambito fisico, per descrivere questi sistemi in cui pochi nodi detengono la maggior parte dei legami il grafo casuale di Erdos e Reniy non era un modello adeguato. Per questo motivo, nel corso degli ultimi dieci anni sono stati creati diversi modelli capaci di generare reti ad invarianza di scala. Tra questi contributi teorici, il più famoso è il "modello preferenziale" o "modello a fitness", in cui i nodi hanno probabilità di acquisire legami in proporzione ai links già posseduti. Il modello

preferenziale, divenuto ormai famoso in letteratura, produce reti con distribuzione non casuale, a legge di potenza ed invarianza di scala, capaci di descrivere i sistemi complessi reali (Albert e Barabasi 2002).

Le reti trofiche, pur presentando proprietà simili alle reti reali non ecologiche, sono caratterizzate da alcune sostanziali differenze (Newman 2003, Dunne 2006). Il modello a fitness non era quindi adatto alla interpretazione delle reti trofiche, e nel corso degli anni, diversi modelli specifici sono stati prodotti con lo scopo di spiegarne la struttura (Cohen and Newman 1985, Williams e Martinez 2000, Cattin e al. 2004, Allesina et. al 2008).

Questi risultati topologici e strutturali sono stati poi posti in relazione con la stabilità generale del network, nel tentativo di comprendere come la “forma” determini “la risposta” delle reti trofiche alle perturbazioni (Albert e al. 2000; Dunne e al. 2002, 2004; Sole e Montoya 2001; Allesina e Bodini 2004; Allesina e al. 2009, Allesina e Pascual 2009, Mc Cann 2000). In particolare, si è incentrata la ricerca nel capire come la scomparsa di specie influisca sulla rete trofica, e si è scoperto, rimuovendo nodi e misurando quante specie rimanevano senza risorse dopo ogni estinzione, come queste strutture siano resistenti alla rimozione casuale (i.e. resistenti all’errore) e molto fragili quando la scomparsa interessa i nodi più connessi (Dunne e al. 2002). Si comprende facilmente, in questo periodo della storia in cui l’uomo sta producendo una nuova estinzione di massa, come questo genere di analisi sia indispensabile.

Molti studi sono seguiti allo storico di Dunne et al. (2002) in cui è stata analizzata la stabilità della rete perturbando le specie attraverso criteri di selezione differenti. Si rimuove il collo di bottiglia se si considera la dominanza (Allesina e Bodini 2004, Allesina e al. 2006), si distingue la connettanza in funzionale e ridondante (Allesina e al. 2009) o l’espansibilità (Estrada 2007). Sebbene le misure adottate siano diverse i risultati convergono: rimuovere le “specie chiave” arreca un danno ingente, rimuovere casualmente invece non incide in modo significativo la stabilità della rete.

La specie chiave è indispensabile alla comunità (Spencer et al. 1991; Estes et al. 1998). Questa nozione, che è interpretazione, perché funzione della misura con cui si valuta l’importanza, è saldamente collegata ai criteri di rimozione delle specie nelle reti trofiche (Albert e al. 2000; Dunne e al. 2002, 2004; Sole e Montoya 2001; Allesina e Bodini 2004; Allesina e al. 2009, Allesina e Pascual 2009). Scegliere la specie che rimossa crea il danno di maggiore entità alla rete, infatti, è

innanzitutto uno strumento per determinare le “specie chiave”: maggiore è il danno cagionato dalla rimozione di un determinato taxa, tanto più grande sarà il suo valore per l'intero ecosistema.

La quasi totalità della letteratura citata utilizza però reti trofiche qualitative che considerano la sola presenza-assenza di una relazione alimentare trascurandone la taglia. In realtà i legami, se discriminiamo in base alla energia che essi trasportano, differiscono enormemente. Per questo analizzare i flussi di energia in una rete trofica senza considerarne la taglia appare come descrivere un reticolo stradale senza distinguere in strade di campagna e autostrade (Banašek-Richter e al. 2009). Per esempio, negli studi classici qualitativi un legame di minima taglia, anche il minore della intera rete, è considerato potenzialmente in grado di sostenere il consumatore. Questa assunzione di “indifferenza” rispetto alla taglia del legame, che in reti trofiche realizzate per mezzo del criterio presenza-assenza è necessaria, può portare a pesanti approssimazioni e può celare il comportamento reale della rete quando perturbata.

In tempi recenti nuove ed innovative metodologie elaborate per la fisica dei sistemi complessi hanno iniziato ad indagare le proprietà delle reti in campo quantitativo fornendo modelli di possibile applicazione in numerose discipline (Garlaschelli 2009, Kumpula et al. 2007, Newman 2004, Serrano 2008). Un passo futuro fondamentale è quindi nella introduzione di modelli capaci di descrivere una rete quantitativa, in particolare nella messa a punto di meccanismi capaci di spiegare la struttura di reti trofiche in cui anche la taglia di legame è considerata. Una proprietà di grande importanza delle reti quantitative che influenza l'intera stabilità della rete è la distribuzione della forza dei legami (May 1973, Mc Cann 2000, Koccoris et al. 1999). Modelli come il WRG (i.e. weighted random graph), cioè il grafo casuale pesato (Garlaschelli 2009) potrebbero risultare utili nel ricreare e chiarire la distribuzione della forza dei legami nelle food webs e per questo capaci di ampliare le conoscenze sui meccanismi alla base della robustezza delle comunità ecologiche. E' ipotizzabile, ed auspicabile, che nei prossimi anni un nuovo slancio nella scienza delle reti origini dalla importazione di queste conoscenze fisiche in campo ecologico, proprio come è avvenuto una decade fa per lo studio delle reti qualitative.

In questo contesto abbiamo condotto la nostra ricerca, nell'intento di estendere all'aspetto quantitativo le analisi effettuate sulla stabilità definita come propensione delle reti trofiche alla estinzione secondaria. In particolare si è voluto esplorare in che modo la magnitudine di legame influisce sulla stabilità della rete trofica. Che relazione sussiste tra le storiche analisi qualitative che hanno analizzato la risposta delle reti trofiche alla scomparsa di specie e le nuove indagini che

considerano anche la quantità di legame? Come varia la stabilità della rete trofica se considero la taglia delle interazioni alimentari e la loro importanza relativa per il consumatore? In sintesi, abbiamo cercato di rispondere a queste domande, nella volontà di dare un contributo innovativo e importante alla teoria e ai metodi che sostengono la conservazione della biodiversità.

I TEORIA E PRASSI DELLA ESTINZIONE SECONDARIA: IL CASO DEL CAPELIN

2.1 LA PERDITA DI BIODIVERSITA' E L'ESTINZIONE SECONDARIA

Considerare i problemi ambientali approfondendone le cause di origine antropica è un campo di grande interesse scientifico e sociale (Laurance, 2001; Loreau et al., 2001; Tilman et al., 2001). Se tra i temi che hanno attratto l'attenzione degli ecologi quello della scomparsa della biodiversità occupa senza dubbio una posizione centrale, le indagini per esplorare il fenomeno come conseguente ad attività antropiche si sono sviluppate lungo alcune direttrici principali quali la perdita o frammentazione degli habitat, (Tabarelli et al., 1999; Coleman and Williams, 2002), i cambiamenti climatici, (Bawa and Markham, 1995) l'introduzione di specie aliene (Shoener and Spiller, 1996; Da Silva and Tabarelli, 2000; Shea and Chesson, 2002).

In questo contesto il problema della estinzione secondaria si rivela di grande importanza. La rete di relazioni che caratterizza l'ecosistema, infatti, introduce un aspetto di criticità particolare rispetto al fenomeno dell'estinzione e cioè la possibilità che la scomparsa di una specie possa generare una serie di "estinzioni a cascata" che possono coinvolgere numerose altre specie, amplificando quindi un fenomeno, che seppur preoccupante, resterebbe confinato a una singola specie (Pimm, 1980; Greenwood, 1987).

Il fenomeno della estinzione di specie, e gli effetti che questa provoca sull'ecosistema, è stato analizzato da vari punti di vista: da quello facente capo alla relazione tra la diversità della comunità e la sua stabilità (relazione diversità-stabilità) (Tilman and Downing, 1994; McCann, 2000), a quello relativo al legame tra biodiversità e funzionamento dell'ecosistema (Symstad et al., 1998; Ruesink and Srivastava, 2001). Solo pochi studi, tuttavia, hanno affrontato la questione dell'estinzione secondaria, in particolare quelli orientati alla definizione di criteri per l'identificazione di specie chiave nell'ecosistema ("key stone species") (Spencer et al., 1991; Estes et al. 1998). Tuttavia, anche in questi rari casi la comprensione dei meccanismi alla base del fenomeno non era tra gli obiettivi della ricerca.

2.2 L'INTERDIPENDENZA ENERGETICA TRA SPECIE

Per capire il fenomeno della estinzione secondaria è necessaria la comprensione della nozione di interdipendenza tra specie. Un esempio di interdipendenza è quello per l'approvvigionamento di cibo: quando una specie che è mangiata da un'altra si estingue, se il consumatore non ha risorse alimentari alternative da sfruttare, anch'esso scomparirà. L'interdipendenza, però, non si limita alle relazioni alimentari, ma si estende ad altri fattori come l'ambiente chimico, il rifugio e la protezione, la modificazione dell'habitat, ecc. (Jones et al., 1997). La molteplicità di interazioni nella comunità ecologica, con la grande varietà di effetti indiretti che ne derivano può amplificare o smorzare gli effetti delle modificazioni indotte nella rete trofica (Wootton, 2002). Per queste ragioni chiarire come le reti alimentari influiscono sulle meccaniche di estinzione secondaria può aggiungere indicazioni importanti per la conoscenza di questo fenomeno.

La ricerca su questo tema si divide in due direzioni principali, una basata sullo studio dei modelli dinamici-demografici, l'altra invece che focalizza l'attenzione sui modelli delle reti trofiche. Il primo approccio, che utilizza equazioni di Lotka e Volterra generalizzate, ha portato a concludere, per esempio, che l'estinzione secondaria può crescere all'aumentare delle dimensioni della comunità (Lundberg et al., 2000), fenomeno che può essere banalmente collegato al numero di specie presenti, più specie compongono l'ecosistema, maggiore è la probabilità che si verifichi un evento di estinzione.

L'estinzione secondaria può anche diminuire all'aumentare del numero delle specie per gruppo funzionale, se la specie estinta era la sola nel suo gruppo funzionale tutta la serie di relazioni che partivano dal taxa estinto scompare, inducendo una larga ristrutturazione della comunità (concetto che si ricollega a quella della specie chiave) (Borvall et al., 2000).

I modelli dinamici falliscono però nel comprendere le proprietà strutturali delle comunità reali sia in termini di ricchezza di specie (non includono mai un numero elevato di variabili) sia dal punto di vista topologico. Come tali sono utilizzati per comprendere gli effetti di certe proprietà generali come la ridondanza, la taglia della comunità, la distribuzione delle interazioni e la forza delle medesime, ma spesso offrono risultati contrastanti perché troppo dipendenti dalle regole usate per allestire i modelli (Jordán et al., 2002).

I modelli di reti trofiche ricostruiscono invece la topologia delle relazioni trofiche osservate o dedotte in ecosistemi esistenti. Utilizzando questi modelli è stato possibile analizzare da un differente punto di osservazione la questione dell'estinzione secondaria, in particolare come funzione di questa rispetto ad alcune caratteristiche strutturali come la connettanza (all'interno di una rete trofica la connettanza è definita come il rapporto tra le interazioni alimentari o

collegamenti ed il quadrato delle specie presenti: collegamenti / specie ²) e la ricchezza di specie (Dunne et al., 2002a).

2.3 MODELLI DI INTERDIPENZA TRA SPECIE: IL DOMINATOR TREE

Dato che l'interdipendenza è legata al numero e al tipo di relazioni trofiche, utilizzare la connettanza era sembrato utile per comprendere il fenomeno della estinzione secondaria. Tuttavia l'interdipendenza tra le specie si riferisce anche ai meccanismi che creano i flussi di energia e materia all'interno di una catena o di una rete alimentare, e definisce il ruolo che una specie riveste nella distribuzione di questi all'interno di un ecosistema. In questa ottica la connettanza, che considera semplicemente il rapporto tra il numero di collegamenti e numero di specie, può non essere di aiuto all'approfondimento dell'interdipendenza, e di conseguenza non chiarisce il fenomeno dell'estinzione secondaria.

Il metodo di analisi che presentiamo in questo capitolo si propone di investigare il fenomeno dell'estinzione secondaria centrando l'attenzione sul concetto di interdipendenza sviluppato attraverso l'uso di uno strumento offerto dalla teoria dei grafi denominato "dominator tree" (albero di dominanza) (Lowry and Medlock, 1969; Lengauer and Tarjan, 1979; Aho et al., 1986). La materia e l'energia all'interno di un ecosistema si muovono seguendo complessi cammini; alcuni di questi sono obbligatori quando il passaggio di energia e materia è esclusivo da una specie ad una altra e non esistono vie alternative.

Il dominator trees è una struttura capace di ricostruire l'intera topologia di questi cammini obbligatori, ogni specie all'interno di questi canali è detta dominare quella che segue, perché la provvista di energia dipende da questa. Capire quali sono i passaggi indispensabili di energia per la sopravvivenza del predatore permette di esaminare il fenomeno evitando di generalizzare la funzione della connettanza. Se una rete è altamente connessa ma pochi passaggi di energia risultano vitali a molte specie, l'eliminazione di questi cammini può provocare grandi danni alla struttura della rete trofica. L'analisi del dominator consente inoltre di chiarire alcune questioni circa il problema della specie chiave, almeno per quanto concerne il fenomeno di predazione ed il reperimento di cibo.

2.4 CATENE ALIMENTARI E RETI ALIMENTARI

Per comprendere il dominator tree è necessario richiamare due concetti fondamentali in ecologia come quello di catena alimentare e rete alimentare. Gatto e Casagrandi (2006) affermano che la premessa fondamentale per capire come funziona il trasferimento di energia e di materia in un ecosistema è la descrizione dei rapporti alimentari che intervengono in una comunità ecologica: chi mangia che cosa. È facile riconoscere nell'ambito di una comunità catene lungo le quali avviene tale trasferimento. Queste vengono chiamate catene alimentari o trofiche (la Fig. 2.1 ne propone un esempio). Come già riconosciuto da Elton (1927) queste catene si inseriscono in realtà in sistemi più complicati: le reti trofiche .

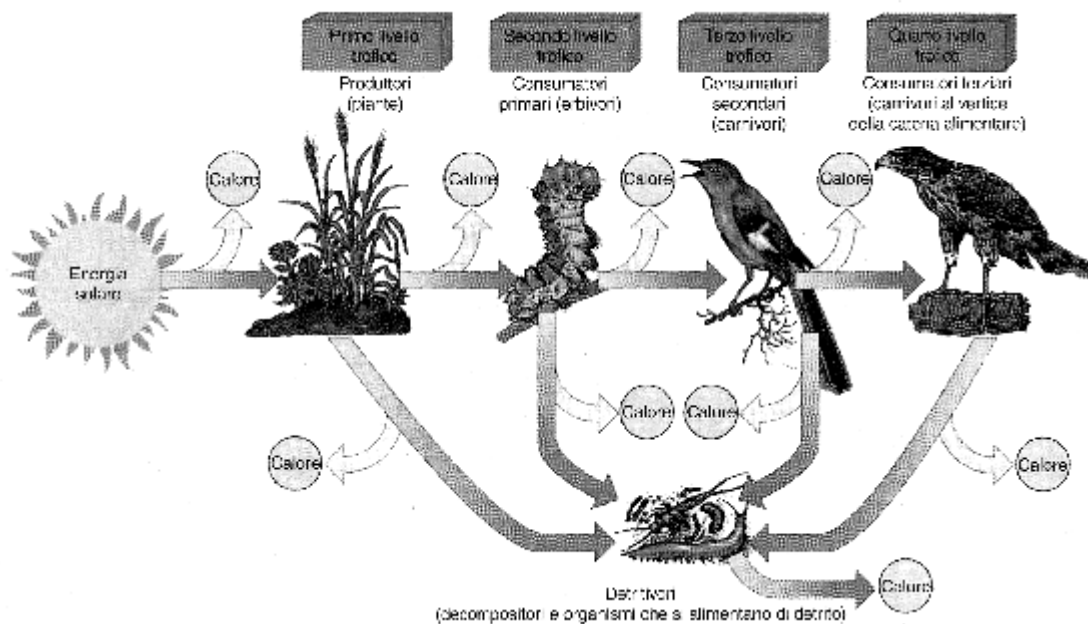


Figura 2.1: Esempio di catena alimentare. Le frecce mostrano come l'energia contenuta nel cibo (o l'energia solare nel caso delle piante) si sposta attraverso i vari livelli trofici; la maggior parte di essa viene degradata a calore e non è completamente recuperabile in accordo con la seconda legge della termodinamica (Marino Gatto e Renato Casagrandi (2006))

La rappresentazione di queste reti trofiche si ottiene attraverso un grafo orientato che descrive i rapporti alimentari all'interno di un ecosistema. I nodi del grafo sono le specie o i raggruppamenti funzionali, le trofospecie, specie, cioè, che condividono le stesse prede e gli stessi predatori, mentre i legami tra un nodo e l'altro (detti anche link o archi) indicano che c'è una interazione alimentare tra due specie. I legami sono orientati da frecce, che definiscono il fluire della materia e dell'energia

in conseguenza della relazioni di tipo trofico. Un esempio di questa raffigurazione è dato in Fig. 2.2, in cui si descrive l'ecosistema della foresta di Wytham Woods in Inghilterra (Varley, 1970).

Purtroppo esistono due diverse convenzioni sull'orientamento degli archi delle reti alimentari. A volte gli autori orientano le frecce dalle specie predate verso le specie predanti, per indicare che l'energia e la materia fluiscono dalle prede verso i predatori, ma a volte usano anche la convenzione opposta (la ragione in questo caso non è ben chiara). Ad esempio le Fig. 2.3 e 2.4, che descrivono rispettivamente l'ecosistema a tundra del Nord Alaska e una comunità intertidale della parte settentrionale del Golfo di California, si attengono a questa seconda convenzione.

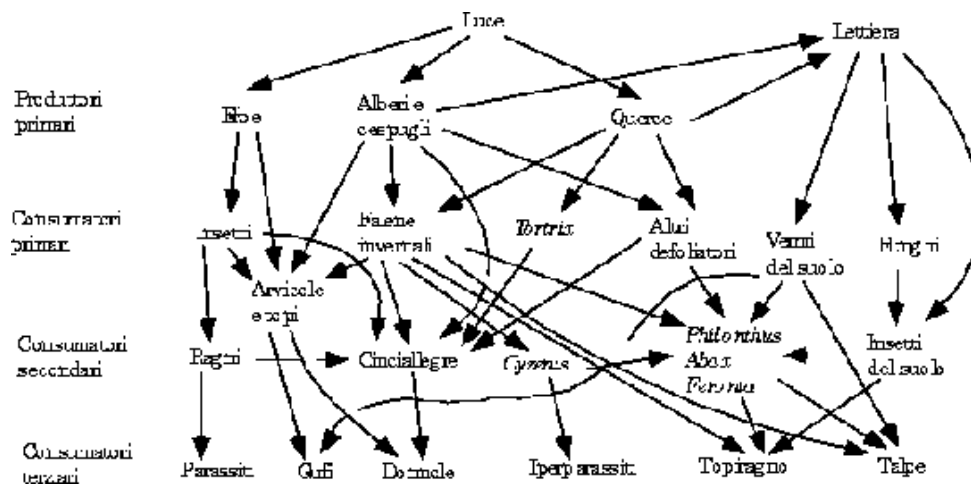


Figura 2.2: Rete trofica semplificata per la foresta di Wytham Woods in Inghilterra (Varley, 1970).

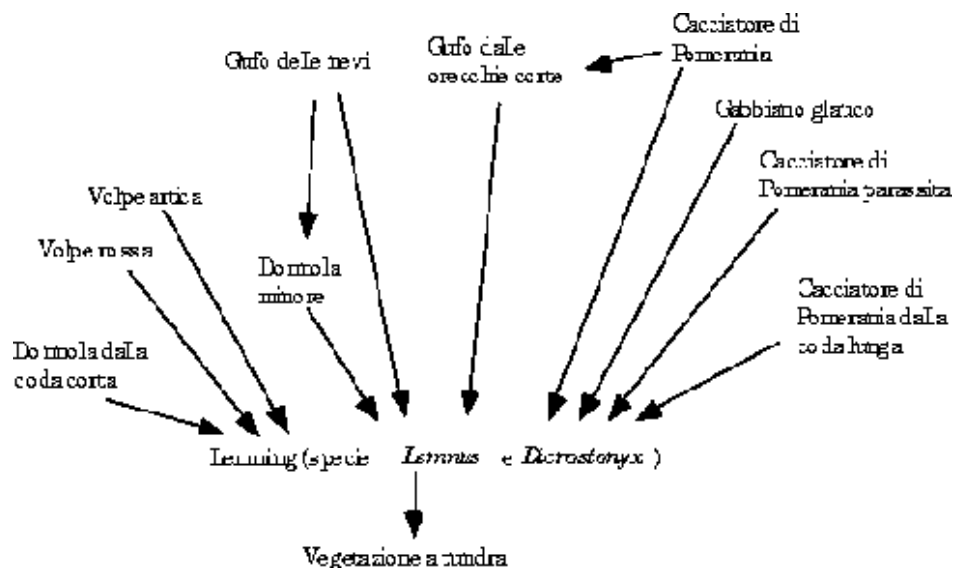


Figura 2.3: Le interazioni trofiche tra i lemming (*Lemmus lemmus*) e i loro predatori nella regione di Barrow nell'Alaska settentrionale (Pitelka et al., 1955).

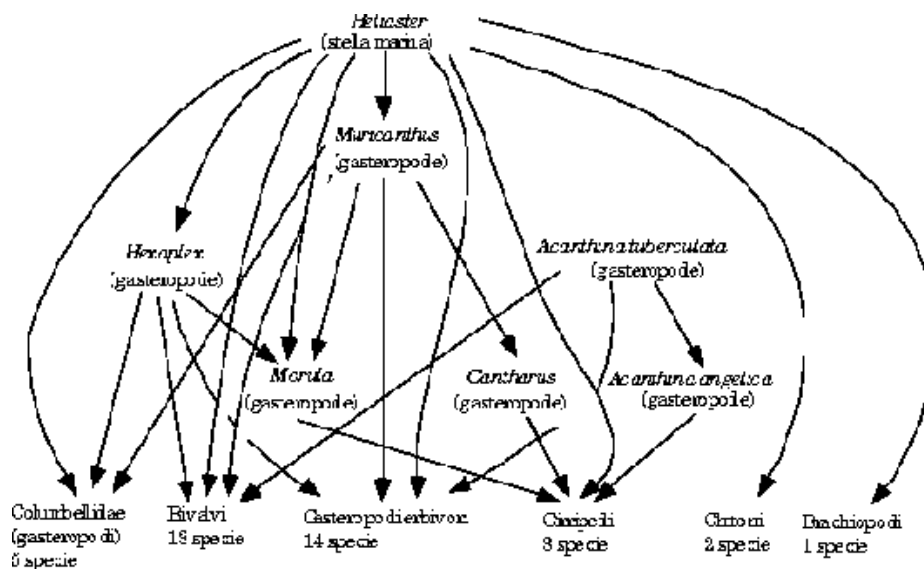


Figura 2.4: La rete trofica di una comunità intertidale dominata da *Heliaster* (stella marina) nella zona settentrionale del Golfo di California (Paine 1966).

In questo studio tutte le reti alimentari sono state illustrate per mezzo della prima convenzione che visualizza i flussi di energia e materia dalle prede ai predatori. La rete trofica raccoglie tutte le informazioni alimentari di un ecosistema: alcune semplici reti sono composte da poche decine di specie o gruppi funzionali, altre invece ben più grandi da centinaia di specie e links.

L'elevato numero di nodi e la complessità dei cammini che distribuiscono energia e materia non permettono una rapida e semplice individuazione della posizione delle specie componenti la rete.

In ecologia esiste una varietà di studi sul concetto di specie chiave; una nota definizione considera il numero di relazioni alimentari verso altre specie, maggiori sono le interazioni maggiore è in potenza l'effetto che questa specie esercita sull'intero ecosistema. Questo approccio è ben illustrato dalle reti trofiche a grafi, una specie con un elevato numero di links possiede numerose interazioni alimentari ed è facilmente visualizzabile all'interno della struttura complessiva.

Il grafo invece non riesce a visualizzare i nodi che sono indispensabili nel passaggio di energia e materia alle specie successive, alcuni taxa possono infatti essere considerati come dei "colli di bottiglia" all'interno dell'ecosistema perché i flussi di materia ed energia verso le specie superiori passa necessariamente attraverso di essi: questi nodi anche se poco connessi possono essere di fondamentale importanza all'interno dell'ecosistema, e la loro scomparsa potrebbe avere conseguenze nefaste sulla stabilità ecologica della rimanente rete trofica.

I dominator nascono dall'esigenza di semplificare parte delle informazioni contenute nelle reti alimentari e di fornire un utile strumento di analisi ecologica dell'intero ecosistema. Nella semplificazione operata dal modello dominator è possibile individuare i colli di bottiglia della rete

trofica, e visualizzare così i cammini e le specie indispensabili nella distribuzione di energia e materia.

2.5 CARATTERISTICHE STRUTTURALI: LA CONNETTANZA

Se una rete trofica presenta molti legami significa che le specie sono connesse per mezzo di molte interazioni alimentari. Allo stesso modo se una specie è al centro di molte interazioni alimentari è probabile che svolga un'importante funzione trofica all'interno della comunità. Un predatore generalista ad esempio possiederà molti legami in entrata ad indicare le numerose prede di cui si nutre. Per converso un risorsa generalista deterrà invece molti legami in uscita a significare i numerosi consumatori che si cibano di essa. Appare chiaro che il numero di legami tra specie in una rete trofica è una caratteristica strutturale fondamentale.

Se denotiamo con S il numero di specie presenti nell'ecosistema e con L il totale dei legami realizzati nella rete trofica, il rapporto L/S definisce il numero medio di legami posseduto da una specie ed è definito come "densità di legame" LD (i.e. "linkage density") (Dunne 2006). Maggiore è la densità di legame, più alto è quindi il numero di medio di links posseduto dalle specie.

Quando invece indichiamo invece il grado di connessione nella rete come frazione di legami realizzati rispetto al totale possibile definiamo la "connettanza diretta" C (Martinez 1991). Siccome il totale di legami possibile in una rete è pari al quadrato delle specie presenti (i.e. una specie può interagire con tutte le altre compresa se stessa), la connettanza è formalizzata in $C = L/S^2$. Se la connettanza diretta è pari a $C=0.03$ significa che i legami realizzati sono il 3% del totale realizzabile. Se la connettanza diretta è il 100% allora tutte le specie sono in relazione (cioè scambiano energia) con tutte le altre e la rete è detta "totalmente connessa".

Come il numero di specie presenti, anche la connettanza è anche una misura della complessità di una rete, maggiore è il numero di legami realizzati, più complessa è la rete.

Vedremo ampiamente nel proseguo di questa tesi come la connettanza sia oggetto di una antica ma attuale discussione nella relazione che essa svolge nella stabilità della rete (Dunne 2006): sia come potenziale stabilizzante (Mac Artur 1955, Dunne e al. 2002) sia come fattore capace di instabilità (May 1973).

2.6 COSA È IL DOMINATOR TREE

Il dominator trees è una struttura topologica che riduce una rete trofica ai cammini lineari che sono indispensabili nella distribuzione di energia. Ciascuna specie in questi cammini è responsabile del

trasferimento di energia ai taxa che la seguono, ed è quindi essenziale per la loro sopravvivenza. Per questa relazione di dipendenza la specie che precede è detta dominare quelle che seguono. I dominator possono quindi essere definiti come strutture topologiche nelle quali i nodi sono sequenzialmente connessi in base alla loro relazione di dominanza.

Prima di introdurre la relazione di dominanza è tuttavia necessario chiarire un aspetto fondamentale per la comprensione del dominator tree e cioè il nodo “root” o base (r). Esso costituisce una componente fittizia, con la quale si conviene di rappresentare l’ambiente esterno come fonte di energia per tutta la rete. Ciò permette una migliore manipolazione delle reti alimentari senza rinunciare al fatto di considerarli come sistemi aperti. La relazione di dominanza tra nodi può essere così definita: “Il nodo a è dominatore di b ($a = \text{dom}(b)$) se e solo se ogni cammino da r (rappresentante l’ambiente esterno o la base) a b contiene a ”; questo è come dire che ne materia ne energia possono raggiungere il nodo b senza passare per il nodo a . Da questa definizione discende che ogni nodo domina se stesso ($a = \text{dom}(a)$). Inoltre, si può definire il concetto di “dominatore proprio”: “ a è il proprio dominatore di b se $a = \text{dom}(b)$ e a è diverso da b ”. Si può poi specificare che “se $a = \text{dom}(b)$ e ogni altro dominatore di b ($c = \text{dom}(b)$, c diverso da a diverso da b) è anche dominatore di a ($c = \text{dom}(a)$), allora a è l’immediato dominatore di b ”. Lengauer e Tarjan nel 1979 hanno proposto uno dei teoremi fondamentali dei dominator trees: “Ogni nodo del grafo eccetto r possiede un unico ed immediato dominatore”; da questo deriva che “un cammino tra a e b esiste se e solo se a è immediato dominatore di b ”.

Nella rete trofica rappresentata in Figura 5a la specie f riceve energia lungo i cammini $r \rightarrow a \rightarrow d \rightarrow f$ e $r \rightarrow b \rightarrow f$. Tuttavia, come si evince dalla Figura, che illustra il relativo dominator, l’estinzione di qualsiasi nodo che precede f , non ne determinerebbe l’estinzione, in quanto nessuno di questi è dominatore del nodo in questione. Il solo vero dominator di f è r , l’unico nodo in comune ai due cammini che portano energia a f . Nel caso in cui o a o d vadano estinti, la specie f può sopravvivere perché almeno un cammino è disponibile. Tutta l’energia disponibile per e passa per r e a ; questi nodi sono i dominatori di e , e a è il diretto dominatore di e .

La scomparsa della specie a interromperebbe i flussi di energia e materia verso c , d ed e , che andrebbero all’estinzione. Il nodo r , come è banalmente intuibile, domina l’intera rete trofica; la scomparsa di questa o la sua disconnessione provocherebbero il collasso dell’intero ecosistema.

Nel proseguo dello studio il nodo r sarà denominato “base” dell’intera rete ad indicare l’origine di tutta l’energia affluente alla rete.

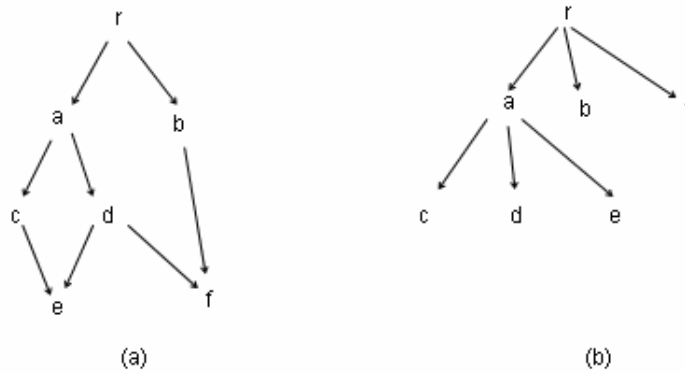


Figura 2.5: Rete trofica ipotetica (5a) e rispettivo dominator tree (5b).
Il nodo r esemplifica l’ambiente esterno come fornitore di energia.

2.7 SENSIBILITÀ ALL’ERRORE E SENSIBILITÀ ALL’ATTACCO

I dominator sono supportati nella analisi da una coppia di indici statistici elaborati per valutare la propensione delle reti trofiche alla estinzione secondaria. Il primo misura la probabilità di estinzione secondaria dovuta ad una estinzione casuale ed è chiamato “error sensitivity”, o indice di sensibilità all’errore (Albert e al., 2000). Il secondo misura il massimo danno che può verificarsi come estinzione secondaria cioè quando il sistema è attaccato nel nodo focale, la cui scomparsa causerebbe la perdita secondaria del maggior numero di specie; questo secondo indice è chiamato “attack sensitivity”, o indice della sensibilità all’attacco. La teoria alla base dei due indici è illustrata nello studio di Allesina e Bodini (2004).

Il primo dei suddetti indici calcola la probabilità che ogni i -esimo nodo ha di scomparire dalla rete dopo la rimozione casuale di un nodo (escluso r). Questa probabilità può essere scritta in termini algebrici come $(|dom(i)| - 1) / (N - 1)$. Mediando questa probabilità tra tutti i nodi otteniamo la misura della frazione di specie che potrebbe scomparire a seguito di una rimozione casuale di un nodo. La “sensibilità all’errore” è data da:

$$ES = \sum_{i \neq r} \frac{|dom(i)| - 1}{(N - 1)^2} \quad \forall i \neq r \quad (2.1)$$

La struttura del dominator tree influenza il valore dell’indice. Per capire gli intervalli di variazione per questo indici è bene rifarsi a strutture limite per i dominator trees, che sono la catena lineare e la forma a stella, rappresentate in Fig. 2.6.

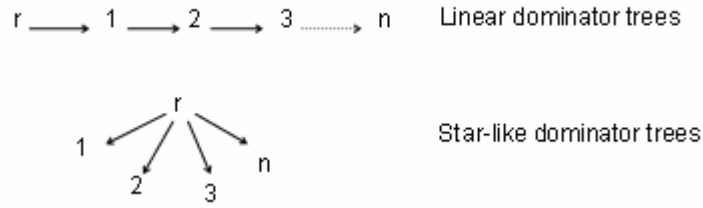


Figura 2.6: Due casi estremi di dominators tree, il dominator lineare (linear dominator tree) e il dominator a forma stellata (star-like dominator trees).

Nel dominator tree lineare ciascuna specie domina tutte quelle che la seguono, mentre nella struttura stellare esiste un solo nodo dominatore per tutti gli altri e cioè il nodo r . Il calcolo di ES rende nei due casi rispettivamente

$$ES = \sum_{i \neq r} \frac{|dom(i)|-1}{(N-1)^2} = \frac{1}{(N-1)^2} + \frac{2}{(N-1)^2} + \dots + \frac{N-1}{(N-1)^2} = \frac{N(N-1)}{2(N-1)^2} = \frac{N}{2(N-1)} \approx \frac{1}{2} \quad (2.2)$$

$$ES = \sum_{i \neq r} \frac{|dom(i)|}{(N-1)^2} = \frac{1}{(N-1)^2} + \frac{1}{(N-1)^2} + \frac{1}{(N-1)^2} + \dots + \frac{1}{(N-1)^2} = \frac{N-1}{(N-1)^2} = \frac{1}{N-1} \quad (2.3)$$

In media, in una struttura lineare ci si aspetta che un singolo evento di rimozione causi l'estinzione del 50% delle specie (massima sensibilità).

Il danno potenziale al sistema quando questi fosse attaccato nei nodi principali, quelli, cioè, responsabili dei passaggi fondamentali di energia ad un elevato numero di taxa misura la “sensibilità all’attacco” (attack sensitivity) (Albert e al. 2000), una stima del massimo danno che può incorrere il sistema con una singola rimozione di nodo:

$$AS = \max \left\{ \frac{|dom(i)|-1}{(N-1)} \right\} \quad \forall i \neq r \quad (2.4)$$

AS varia tra 0 e 1.

Nel caso lineare la percentuale di estinzione quando il nodo basale è rimosso è del 100%, tutte le specie, cioè, scompaiono. L'estremo opposto è il dominator a figura stellata dove AS è zero, nessun nodo, scomparendo, provoca estinzione secondaria.

Gli intervalli di variazione degli indici sopra descritti permette di concludere che la rimozione casuale di una specie non produce molte estinzioni secondarie; al contrario la rimozione mirata di pochi taxa può invece colpire profondamente la struttura della rete trofica e portare numerose estinzioni secondarie (Solè e Montoya 2001). Dunne e al. (2002 a) hanno generalizzato queste

conclusioni pubblicando i risultati di una vasta serie di rimozioni sperimentali condotte su numerose reti trofiche. Gli studi citati si basavano sulla connettanza e ritenevano la specie con il maggior numero di collegamenti (links) come chiave della rete trofica. Questo è vero in media, ma la generalizzazione può indurre in errore, l'applicazione del dominator ha infatti evidenziato come anche una specie poco connessa (pochi links partono da essa) può produrre un grande impatto se rimossa. Il dominator, in altri termini, è una struttura elegante e altamente informativa che permette di identificare quali nodi possono causare un grande impatto se rimossi. Nella conservazione ecologica si focalizza l'attenzione al concetto di specie chiave, una specie che se rimossa può provocare grande danno all'ecosistema; gran parte degli sforzi di conservazione sono rivolti al mantenimento di questa specie.

Il dominator si rivela molto utile perché semplifica la rete trofica permettendo una rapida identificazione di alcune specie chiave. Il dominator considera il problema nella prospettiva "bottom-up", cioè dalle prede ai predatori, dal basso della rete trofica rappresentata dagli organismi autotrofi verso l'alto dove si trovano i consumatori secondari o predatori apicali. L'estinzione secondaria può avvenire anche nella prospettiva opposta, in direzione "top-down", cioè dai predatori alle prede e, in questo senso, si può affermare che il risultato dell'applicazione del dominator tree è sempre una sottostima del rischio reale di estinzione secondaria. Esso infatti prevede l'estinzione quando si verifica in direzione bottom-up, quando una specie che è fonte di energia per altre specie scompare.

2.8 STRUTTURA STATICA E TRASLAZIONE DEGLI SPETTRI ALIMENTARI

Il dominator tree è una struttura statica e non può prevedere il potenziale adattamento dei consumatori al variare delle risorse. Se un consumatore vede ridurre la disponibilità delle proprie risorse potrebbe essere capace di modificare le abitudini alimentari e spostare la dieta verso nuove potenziali prede. Questa condizione, in cui una specie riesce ad ovviare ad una scarsità del proprio originario approvvigionamento energetico verso nuove risorse (i.e. "switch" della preda) è annoverata tra i fattori non identificabili dal modello e che potrebbero quindi indurre una sovrastima dell'evento di estinzione da parte del dominator. E' però da considerare che le reti trofiche utilizzate nelle analisi ecologiche sono il risultato di anni di campionamenti intensivi ed appare improbabile che una specie possa cambiare la propria dieta senza risultarne danneggiata in modo grave (Allesina e Pascual 2009).

2.9 ASTRAZIONE E REALTA': L'ESTINZIONE SECONDARIA IN ATTO.

Il modello dominator è stato sviluppato e applicato per via teorica al di sopra di una serie di reti trofiche ben conosciute in letteratura e si è dimostrato che determinate specie, anche se poco connesse, possono essere indispensabili nel trasferimento di energia per tutto l'ecosistema (Allesina e Bodini 2004). Per testare la validità del modello, determinarne i limiti e gli ambiti, abbiamo applicato il dominator ad un caso di estinzione secondaria per interdipendenza energetica verificatosi in un ecosistema marino. Lo studio riguarda il declino del capelin, un piccolo pesce planctivoro risorsa per molte specie nel mare di Barents; il collasso di questo taxa, famoso e documentato, è avvenuto a causa della eccessiva pesca nelle ultime due decadi del ventesimo secolo (Hjermann, Ottersen e Stenseth, 2004). Gli studi circa l'ecosistema del mare di Barents, l'autoecologia della specie e le relazioni di predazione, sono tanti e di ottima qualità. Questa ricchezza di informazioni ha permesso la ricostruzione della intera rete trofica qualitativa e di buona parte di quella quantitativa. E' stato possibile poi ricostruire la dinamica dell'evento di estinzione locale, il declino del capelin e gli effetti che questo ha ingenerato sull'ecosistema.

2.10 DESCRIZIONE DELL'ECOSISTEMA DEL MARE DI BARENTS

Il Mare di Barents è parte del Mare Glaciale Artico ed è localizzato a nord della Norvegia e della Russia (Fig. 2.6). Presenta una straordinaria biodiversità di specie animali e vegetali; la sua peculiare caratteristica è di essere condizionato da un forte afflusso di calde acque atlantiche che, incontrando le fredde acque polari, permette un poderoso ricircolo dei nutrienti capace di sostenere una elevata produzione primaria, una ricca comunità bentonica, una elevata diversità di volatili marini e specie ittiche ed una diversificata comunità di mammiferi. Il mare di Barents presenta ancora una natura rigogliosa, acque pulite, ed un ecosistema relativamente poco disturbato dalle attività umane (WWF 2004).



Figura 2.6: Carta fisica del mare di Barents

La comunità algale di questo vasto ecosistema è composta principalmente dai generi *Laminaria*, *Ascophyllum* e *Fucus*. Nel fitoplancton si riscontra la presenza di diatomee *Chaetoceros socialis*, la specie più abbondante, oltre a *Gyrosigma* spp., *Pleurosigma* spp., *Navicula* spp., *Nitzschia* spp., *Fossula* spp., *Fragilariopsis* spp., *Nitzschia frigida*, *Thalassiosira* spp., *Bacteriosira* spp., *Porosira* spp., *Chaetoceros* spp., *Melosira artica*, *Fragilariopsis* spp., *Phaeocystis pouchetti*, tra i flagellati nudi, in aggiunta a vari dinoflagellati (WWF 2004).

Nello zooplancton si annoverano le specie di copepodi *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis*, *Calanus hyperboreus*, oltre a *Metridia longa*, *Euchaeta norvegica*, *Euchaeta glacialis*, *Pseudocalanus* spp, *Oithona similis*, *Microcalanus pusillus*, ed agli anfipodi *Themisto abyssorum*, *Themisto libellula* (WWF 2004). Inoltre ci sono quattro specie dipendenti dalla presenza della massa di acqua ghiacciata: *Onisimus nansenii*, *Onisimus glacialis*, *Apherusa glacialis*, *Gammarus wilkitzkii* (Arndt, Berge, e Brandt, 2005). Il genere *Pseudocalanus* è stato individuato nelle specie *Pseudocalanus elongatus*, *Pseudocalanus gracilis* e *Pseudocalanus major*¹. Le principali componenti del krill che si ritrovano sono *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa longicaudata*, *Thysanoessa inermis*, *Thysanoessa raschii*.

Diverse sono le specie di meduse che abitano il mare di Barents: *Aurelia aurita*, *Aglanta digitale*, *Sarsia princeps*, *Euphysa flammea*, *Mertensia ovum*, *Bolinopsis infundibulum*; insieme ai molluschi

¹ http://www.nodc.noaa.gov/OC5/BARPLANK/WWW/HTML/crusta_z.html

Limacina helicina, *Limacina retroversa*, a tunicati, e chetognati come *Sagitta elegans* (WWF 2004). Nelle acque costiere, troviamo il cirripede *Balanus balanus*, e otto specie di razza, *Amblyraja radiata*, *Amblyraja hyperborea*, *Rajella fyllae*, *Dipturus batis*, *Bathyrāja spinicauda*, *Dipturus linteus*, *Dipturus oxyrhyncus*, *Leucoraja fullonica* (Andriyashev, 1954; Dolgov, 2002 e 2005).

Diversi sono gli invertebrati che si ritrovano in queste acque, tra i tanti ricordiamo *Mytilus edulis*, un mollusco bivalve tipico di acque fredde, il riccio di mare *Strongylocentrotus droebachiensis*, le stelle di mare *Asterias Rubens* e *Crossaster papposus*, l'ascidia *Ascidia halocintia*², i totani *Todarodes sagittatus*³, i crostacei *Paralithodes camtschaticus*, *Lobochona limnoriae* (Blanchard, Pinnegar e Mackinson, 2002), *Pandalus borealis*, *Pontophilus norvegicus*, *Sabinea septemcarinata*⁴, e cinque specie di ofiuroidi *Ophiura albida*, *Ophiura robusta*, *Ophiura sarsi*, *Ophiocantha bidentata*, *Ophiopholis aculeata* (Arshavskii, Kashin, Orlovskii e Fel'dman, 1980).

L'alta produttività del mare sostiene una fruttuosa pesca commerciale di varie specie, tra queste figurano *Gadhus morhua*, *Mallotus villosus*, *Melanogrammus aeglefinus*, *Pollachius virens*, *Reinhardtius hippoglossoides*, *Sebastes sebastes* e *Sebastes mentella*, *Boreogadus saida*, *Anarchicas* spp., *Cyclopterus lumpus*, *Pleuronectes platessa*, *Hippoglossoides platessoides*, *Clupea harengus*, *Ammodytes* sp., *Trisopterus esmarkii*, *Micromesistius poutassou*, *Argentines* sp., *Sprattus sprattus*, *Anarchicas lupus*, *Anarchicas minor*, *Anarchicas denticulatus*, alcuni pesci di alimentazione bentonica come *Pleuronectes platessa*, *Limanda limanda*, *Eleginus navaga*, *Salmo salar*, *Salmo trutta trutta*, oltre a pesci delle famiglie *Osmeridae* e *Clupeidae*. Alcune specie di squali popolano questo ecosistema, come *Somniosus microcephalus*, *Lamna nasus* e *Squalus acanthius* (Blanchard, Pinnegar e Mackinson, 2002). Altri pesci individuati sono *Careproctus rinhardtii*, *Liparis gibus*, *Lycodes reticulatus*, *Lycodes esmarkii*, *Gaidropsarus argentatus*, *Artediellus atlanticus* e *Triglops murrayi* (Dolgov 2002).

Il capelin (*Mallotus villosus*) è un nodo di grande importanza nella rete trofica del mare di Barents, esso infatti, data anche l'enorme biomassa totale, costituisce un importante ponte tra i livelli trofici inferiori e gli organismi ai livelli trofici superiori, come pesci, uccelli, e mammiferi. Il suo declino, conseguente all'eccessivo sfruttamento dell'ecosistema, ha provocato diversi effetti negativi relativamente alla stabilità della comunità in cui è inserito, ed il declino di diversi predatori di questo piccolo pesce.

Numerose sono le specie di uccelli che popolano l'ecosistema, tra queste le più rappresentate sono: *Sterna paradisea*, *Gavia stellata*, *Gavia artica*, *Anas crecca*, *Mergus serratus*, *Charadrius hiaticula*, *Calidris maritima*, *Calidris alpina*, *Larus hyperboreus*, *Haematopus ostralegus*, *Alle*

² <http://www.photolib.noaa.gov/fish/fiind32.htm>

³ <http://www.arpalombardia.it/new/live/percorsi/eea/pdf/cap3.pdf>

⁴ <http://www.marbef.org/outreach/newsletter1/trannum.html>

alle, *Pluvialis apricaria*, *Phagophila eburnea* (WWF 2004). Altre specie citate in Dolgov (2002) sono: *Fulmarus glacialis*, *Phalacrocorax aristotelis*, *Phalacrocorax carbo*, *Somateria spectabilis*, *Somateria mollissima*, *Clangula hyenalys*, *Stercorarius parasiticus*, *Uria aalge*, *Uria lomvia*, *Fratercula arctica*, *Cepphus grylle*, *Alca torda*, *Rissa tridactyla*, *Larus canus*, *Larus marinus* e *Larus argentatus*.

Il censimento relativo alla biodiversità dell'area effettuato a cura del WWF annovera 17 specie di cetacei abitanti il mare di Barents: *Balaenoptera acutorostrata*, *Balaenoptera borealis*, *Balaenoptera physalus*, *Balaenoptera musculus*, *Megaptera novaengliae*, *Eubalaena glacialis*, *Balaena mysticetus*, *Delphinapterus leucas*, *Monodon monoceros*, *Physeter macrocephalus*, *Hyperoodon ampullatus*, *Orcinus orca*, vari delfini, *Delphinus delphis*, *Lagenorhynchus albirostris*, *Lagenorhynchus acutus*, *Tursiops truncatus*, *Phocaena phocaena*. La variegata comunità di mammiferi comprende il carismatico orso polare *Ursus maritimus* e 7 specie di pinnipedi (*Odobenus rosmarus*, *Erignathus barbatus*, *Phoca hispida*, *Phoca groenlandica*, *Phoca vitulina*, *Cystophora cristata*, *Halichoerus grypus*) (WWF 2004), oltre alla foca *Pagophilus groenlandicus*⁵. La crescente pressione antropica per scopi commerciali, in primo luogo la pesca e lo sfruttamento petrolifero, fanno di questo ricco e prezioso ecosistema un ambiente di studio per naturalisti, ecologi, biologi, ed altri specialisti del settore.

2.11 RICOSTRUZIONE DELLE RELAZIONI ALIMENTARI

La tabella seguente (Tab. 2.1) riporta in modo schematico le informazioni recepite relativamente all'ecosistema in esame.

Tabella 2.1. Componenti dell'ecosistema del Mar di Barents.

NOME COMPARTO (specie incluse nel comparto)	ABITUDINI ALIMENTARI (e fonti bibliografiche)	COMPONENTI LA DIETA
1- Fitoplancton <i>Chaetoceros socialis</i> <i>Fragilariopsis spp.</i> <i>Thalassiosira spp.</i> <i>Phaeocistis pouchetti</i> <i>Gyrosigma spp.</i> <i>Pleurosigma spp.</i> <i>Navicula spp.</i> <i>Nitzschia spp.</i> <i>Fossula spp</i> <i>Fragilariopsis spp.</i> <i>Bacterosira spp.</i> <i>Melosira artica</i> <i>Porosira spp.</i>	autotrofi WWF 2004	Root (r)

⁵ <http://www.marinebio.com/species.asp?id=302>

2- Macroalghe <i>Laminaria iperborea</i> <i>Laminaria sp.</i> <i>Ascophyllum sp.</i> <i>Fucus sp</i>	autotrofi WWF 2004	Root
3- Detrito	Il detrito si forma per dissoluzione di materia organica. Il flusso di energia e materia è considerato provenire dalle macroalghe e dal fitoplancton.	(1), (2)
4- <i>Calanus glacialis</i>	copepode erbivoro Melle, 1998; Melle and Skjoldal, 1998	(1)
5- <i>Calanus hyperboreus</i>	copepode erbivoro	(1)
6- <i>Calanus finmarchicus</i>	copepode erbivoro Melle, 1998; Melle and Skjoldal, 1998	(1)
7- <i>Apherusa glacialis</i>	anfipode, erbivoro- detritivoro Arndt, Berge, e Brandt, 2005	(1) (2) (3)
8- <i>Onisimus nansenii</i>	anfipode detritivoro Arndt, Berge, e Brandt, 2005	(3)
9- <i>Onisimus glacialis</i>	anfipode detritivoro Arndt, Berge, e Brandt, 2005	(3)
10- <i>Gammarus wilkitzkii</i>	anfipode carnivoro-detritivoro, predatore di copepodi Arndt, Berge, e Brandt, 2005; Werner, Auel and Friedrich, 2002	(3), (4), (5), (6), (11), (15), (16)
11- <i>Metridia longa</i>	copepode pelagico, si nutre di fitoplancton, batteri e diatomee	(1)
12- <i>Euchaeta norvegica</i>	copepode predatore di altri copepodi	(4), (5), (6), (11), (15), (16)
13- <i>Euchaeta glacialis</i>	copepode predatore di altri copepodi	(4) (5) (6) (11) (15) (16)
14- <i>Pseudocalanus spp.</i> <i>Pseudocalanus elongatus</i> <i>Pseudocalanus gracilis</i> <i>Pseudocalanus major</i>	copepode ad alimentazione detritivoro-sospensivora	(1), (3)
15- <i>Oithona similis</i>	copepode che preda ciliati, dinoflagellati e nella baia di Buzzard naupli di una specie di copepode	(1)
16- <i>Microcalanus pusillus</i>	copepode detritivoro	(3)
17- <i>Thysanoessa raschii</i>	crostaceo erbivoro	(1), (2)
18- <i>Thysanoessa inermis</i>	crostaceo erbivoro	(1) . (2)
19- <i>Thysanoessa longicaudata</i>	crostaceo che preda fitoplancton e microzooplancton (<i>Calanus</i>) Petersen, Hagen, Kattner, Clarke e Sargent, 2000	(4), (5), (6)
20- <i>Meganycitiphanes norvegica</i>	organismo del krill a dieta essenzialmente carnivora, preda copepodi, in preferenza <i>Metridia longa</i> , e in minore misura di <i>Calanus</i> Torgensen 2001; Lass, Tarling, Virtue, Matthews, Mayzaud and Bucholz, 2006; http://mywebpages.comcast.net/kils/meganycit.htm	(4) (5) (6) (11) (15) (16)
21- <i>Themisto abyssorum</i>	antipode che si ciba di copepodi e altro plancton	(4), (5), (6), (11), (15), (16)
22- <i>Themisto libellula</i>	anfipode che si ciba di copepodi e plancton; nell' articolo è uno dei principali predatori di krill	(4), (5), (6), (11), (15), (16)
23- <i>Cucumaria frondosa</i>	oloturia, organismo filtratore che si ciba di fitoplancton e detrito Hamel e Mercier, 1998	(1), (3)
24- <i>Paralithodes camtschaticus</i>	granchio che si nutre di organismi bentonici, policheti, crostacei, molluschi, echinodermi, ascidie, pesci; le larve si nutrono di diatomee, naupli, copepodi e copepoditi Kurata, 1960; Paul e al., 1979; Abrunhosa e Kittaka, 1997; Tarvierdieva, 1979; Feder e Jewett, 1981; Rafter, 1996	(25), (34), (35), (45), (47), (48), (54), (55)
25- <i>Balanus sp.</i>	cirripede filtratore	(3)
26- <i>Sabinea septemcarinata</i>	crostaceo decapode predatore di copepodi ed anfipodi	(4), (5), (6), (11), (15), (16)
27- <i>Pontophilus norvegicus</i>	crostaceo decapode predatore	(4), (5), (6), (11), (15), (16)

28- <i>Munida sp.</i>	crostacei abili nel predare pesci, vista predare sopra <i>Meganyctiphanes norvegica</i> , crostacei, alghe, e policheti; alterna attività predatoria e regime detritivoro Hudson and Wigham, 2003; Romero, Lovrich, Tapella and Thatje, 2004 http://www.nationmaster.com/encyclopedia/Squat-lobster	(1), (2), (3), (4), (5), (6), (20), (21), (22), (26), (27), (74), (75)
29- <i>Ophiocanta bidentata</i>	echinoderma, si ciba di fitoplancton e detrito	(1), (3)
30- <i>Ophiura sarsi</i>	echinoderma, si ciba di fitoplancton e detrito	(1), (3)
31- <i>Ophiura albida</i>	echinoderma, si ciba di microalghe e detrito http://www.ukmarinesac.org.uk/communities/subtidal-brittlestar/bs3_1.htm	(1), (3)
32- <i>Ophiura robusta</i>	echinoderma, si ciba di microalghe e detrito http://gmbis.marinebiodiversity.ca/BayOfFundy/taxListInfo.jsp?taxListInfo=Ophiura%20robusta	(1), (3)
33- <i>Ophiopholis aculeata</i>	echinoderma, si ciba di fitoplancton e detrito Roushdy e Hansen, 1960	(1), (3)
34- <i>Ciliatocardium ciliatum</i>	mollusco bivalvo filtratore http://www.awi-bremerhaven.de	(3)
35- <i>Pagurus pubescens</i>	granchio filtratore	(1), (3)
36- <i>Aurelia aurita</i>	scifomedusa essenzialmente carnivora (microzooplancton) http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Aurelia_aurita.html	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (14), (15), (16)
37- <i>Aglanta digitale</i>	idrozoo, preda principalmente copepodi http://jellieszone.com/aglantha.htm	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (15), (16)
38- <i>Sarsia princeps</i>	medusa predatrice di microzooplancton	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (15), (16)
39- <i>Euphysa flammea</i>	medusa predatrice di microzooplancton	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (14), (15), (16)
40- <i>Mertensia ovum</i>	medusa predatrice di microzooplancton	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (14), (15), (16)
41- <i>Bolinopsis infundibulum</i>	medusa vorace, predatrice di microzooplancton	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (14), (15), (16)
42- <i>Sagitta elegans</i>	chetognato predatore di copepodi	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (14), (15)
43- <i>Limacina helicina</i>	gasteropode vorace predatore di batteri, plancton, piccoli crostacei, larve di gasteropodi, diatomee, e dinoflagellati	(4), (5), (6), (7), (8), (9), (10), (11), (12), (13), (14), (15)
44- <i>Limacina retroversa</i>	gasteropode, vorace predatore onnivoro	(4), (5), (6), (7), (8), (9), (10), (11), (12), (13), (14), (15)
45- <i>Mytilus edulis</i>	mollusco bivalve filtratore si ciba in preferenza di materia organica disciolta	(1), (3)
46- <i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	riccio di mare, vorace pascolatore algale http://www.nwmarinelife.com/htmlswimmers/s_droe_bachiensis.html	(2)
47- <i>Asterias rubens</i>	È un echinoderma predatore. Si ciba di stelle di mare, molluschi bivalvi, carogne, echinodermi, vermi di mare. http://www.arkive.org/species/ARK/invertebrates_marine/Asterias_rubens/more_info.html	(25) (34) (45) (48) (46) (30), (31), (32)
48- <i>Crossaster papposus</i>	stella di mare, predatore di organismi bentonici (echinodermi, cnidari, ecc.) Himmelman and Dutil, 1991 http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Crossaster_papposus.html	(25), (30), (31), (32), (46), (47)
49- Tunicati <i>Ascidia Halocintia</i> <i>Ascidia sp.</i>	organismi sessili filtratori (batteri e microfitoplancton)	(1), (3)
50- <i>Gonatus fabricii</i>	cefalopode che preda piccoli pesci (come i piccoli del genere <i>Pollachius</i>), crostacei inclusi Euphasidae, anfipodi e altri cefalopodi. http://encyclopedia.thefreedictionary.com/Gonatidae	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (14), (15), (17), (18), (19), (21), (22), (72)

51- <i>Bathypolypus arcticus</i>	polipo, si ciba di crostacei, gasteropodi, policheti, molluschi bivalvi e ofiuroidi http://www.cephbase.utmb.edu/preydb/prey.cfm?CePhID=660	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (14), (15), (17), (19), (18), (21), (22), (25), (30), (31), (32), (34), (43), (44), (45), (50)
52- <i>Todarodes sagittatus</i>	totano, predatore di pesci, <i>Micromesistius poutassou</i> , <i>Argentines sp.</i> , <i>Gonatus sp.</i> , Euphasidae, chetognati (<i>Sagitta</i>), crostacei (<i>Parathemisto</i>) http://www.cephbase.utmb.edu/preydb/prey.cfm?CePhID=382 ; Lordan, Browne and Collins, 2000	(17), (18), (19), (26), (42), (50), (53), (53), (86)
53- <i>Pandalus borealis</i>	crostaceo, si ciba in prevalenza di microzooplancton, microbenthos, e detrito WWF 29 marzo 2004	(3), (4), (5), (6)
54- <i>Sclerocrangon boreas</i>	gamberetto che si nutre di anfipodi, copepodi, policheti Birkely e Gulliksen 2003	(4), (5), (6), (7), (8), (9), (10), (11), (12), (13), (14), (15), (21), (22)
55- <i>Hyas araneus</i>	granchio, si ciba di molluschi bivalvi e altri organismi bentonici	(25), (30), (31), (32), (34), (45), (46), (47), (48)
56- <i>Amblyraja radiata</i>	razza, si ciba principalmente di policheti, Gammaridae, del <i>Pandalus borealis</i> , del merluzzo, del capelin, Euphasidae, dell'eglefino http://www.fishbase.org/TrophicEco/PredatorList.cfm?alphacode=HAD ; Dolgov, 2005	(17), (18), (19), (24), (26), (27), (28), (35), (53), (54), (55), (66), (67), (74)
57- <i>Amblyraja hyperborea</i>	razza, si ciba in prevalenza di aringhe, del capelin, del <i>Pandalus borealis</i> , del <i>Sebastes</i> Dolgov, 2005	(28), (53), (66), (70), (71), (74), (75)
58- <i>Rajella fyllae</i>	razza, si ciba in grande misura di policheti, di Gammaridae, <i>Pandalus borealis</i> , del capelin, di altri decapodi, del merluzzo Dolgov, 2005	(17), (18), (19), (24), (26), (27), (28), (35), (53), (54), (55), (66), (74)
59- <i>Dipturus batis</i>	razza, preda principalmente il gambero del nord, il merluzzo, l'eglefino, il pesce rosso, l'ippoglosso Dolgov, 2005	(53), (66), (67), (68), (70), (71), (74)
60- <i>Bathyrāja spinicauda</i>	razza, si nutre di Gammaridae, gambero del nord, eglefino, pesce rosso, del genere <i>Raja</i> , di decapodi e di resti di pesci Dolgov, 2005	(28) (53) (67) (70), (71) (74) (75)
61- <i>Dipturus linteus</i>	razza, si ciba del pesce rosso, di resti di pesci, del gambero del nord, del <i>Trisopterus esmarki</i> , e di altri decapodi Dolgov, 2005	(28), (53), (70), (71), (74), (75), (85)
62- <i>Dipturus oxyrhyncus</i>	razza, consuma ogni genere di animale del fondo marino (piccoli pesci, invertebrati inclusi crostacei, vermi e molluschi) http://www.fishbase.org/summary/SpeciesSummary.cfm?id=7616 http://www.efsa.co.uk/record/skatelong.htm	(28), (30), (31), (32), (35), (43), (44), (47), (48), (53), (54), (70), (71), (74), (75), (85)
63- <i>Leucoraja fullonica</i>	razza, si ciba di molti organismi bentonici preferendo pesci http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?id=7619	(28), (30), (31), (32), (35), (43), (44), (47), (48), (53), (54), (70), (71), (74), (75), (85)
64- <i>Lamna nasus</i>	squalo, si ciba dello sgombro, del <i>Mallotus</i> , dell'aringa, del merluzzo e di pesci pelagici, oltre a piccoli squali (<i>Squalus acanthias</i>), e cefalopodi http://marinebio.org/species.asp?id=378	(43), (44), (50), (51), (52), (65), (66), (74), (75)
65- <i>Squalus acanthias</i>	piccolo squalo, si ciba di piccoli pesci scolastici, come l'aringa, il capelin, <i>Ammodytes</i> , e lo sgombro; altri pesci consumati sono i gattomare e i pesci piatti, ma anche cefalopodi, cnidari, polpi, granchi e oloturie http://www.flmnh.ufl.edu/fish/Gallery/Descript/SpinyDogfish/SpinyDogfish.html	(36), (37), (38), (39), (40), (41), (50), (52), (61), (62), (66), (67), (69), (75), (77), (78), (80), (81), (82), (83)

66- <i>Gadhus morhua</i>	merluzzo, la dieta comprende vermi a tubo, mitili, cefalopodi, crostacei e diversi pesci come l' <i>Ammodytes</i> , il capelin (28,8% della dieta), l'aringa, lo spinarello, lo <i>Sprattus</i> , il <i>Trisopterus</i> ; i giovani merluzzi si cibano in preferenza di zooplancton (es. <i>Calanus</i> , <i>Themisto</i> e Mysidae) http://www.ucd.ie/codtrace/codbio.htm WWF-Norway report 4/2004; Dolgov, 2002	(4), (5), (6), (21), (22), (25), (34), (42), (45), (50), (53), (67), (74), (75), (80), (85), (87)
67- <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	eglefino, la dieta è composta da piccoli crostacei come gamberi, molluschi (bivalvi), anellidi, policheti, ricci e stelle di mare, pesci (l'aringa, il capelin - 9,6% della dieta -, l' <i>Ammodytes</i> , e l' <i>Argentines</i>); nei primi mesi di vita si ciba in prevalenza di copepodi http://www.gma.org/fogm/Melanogrammus_aeglefinus.htm ; Dolgov, 2002	(4), (5), (6), (25), (30), (31), (32), (34), (45), (46), (51), (53), (74), (75), (80), (86)
68- <i>Hippoglossoides platessoides</i>	pesce, che si ciba di crostacei, molluschi (<i>Gonatus sp.</i>) e altri piccoli pesci come il capelin (21% del totale), l'aringa, la <i>Limanda limanda</i> , il <i>Sebastes</i> , l' <i>Ammodytes sp.</i> , il merluzzo, l'eglefino, il <i>Triglops murrayi</i> , e poi ofiuroidi (56,3%), Hiperiidea (12,5%), e <i>Pandalus borealis</i> (7,5%), <i>Hyas araneus</i> , <i>Pagurus pubescens</i> , <i>Sabinea septemcarinata</i> , il riccio di mare, Euphausiidae www.fishbase.org ; Dolgov, 2002 http://filaman.ifmgeomar.de/TrophicEco/FoodItemsList.cfm?vstockcode=4435&genus=Hippoglossoides&species=platessoides	(11) (17), (18), (19), (20), (26), (30), (31), (32), (35), (46), (50), (53), (55), (66), (67), (74), (75), (76), (78), (139)
69- <i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	ippoglosso, si ciba di crostacei, pesci, capelin (5,6%), <i>Gonatus sp.</i> , <i>Sebastes</i> , l'aringa, il merluzzo, il <i>Micromesistius poutassou</i> , l'ippoglosso, i gamberi <i>Pontophilus norvegicus</i> e <i>Pandalus borealis</i> , il microcrostaceo <i>Meganyctiphanes norvegica</i> e il <i>Themisto</i> www.fishbase.org ; Dawe, Bowering e Joy, 1998; Dolgov, 2002; Muus and Nielsen, 1999; http://filaman.ifmgeomar.de/TrophicEco/FoodItemsList.cfm?vstockcode=532&genus=Reinhardtius&species=hippoglossoides	(20) (22), (27), (50), (53), (66), (69), (70), (71), (74), (75)
70- <i>Sebastes mentella</i>	questo pesce si ciba di macrozooplancton, capelin, merluzzo e <i>Meganyctiphanes norvegica</i> ; le larve si cibano dei naupli dei copepodi e di uova di invertebrati; i giovani di copepodi e Euphausiidae Marak, 1974; Anderson, 1994; Magnusson e Magnusson, 1995	(4), (5), (6), (11), (17), (18), (19), (20), (51), (66), (74)
71- <i>Sebastes marinus</i>	si ciba di pesci come l'aringa, il capelin, l'ippoglosso; di invertebrati epibentici e uova di pesce; di Euphausiidea Pedersen e Riget, 1993; Steele, 1957; Magnusson et al., 1988; Muus e Dahlstrom, 1991; Frimodt, 1995	(17), (18), (19), (51), (66), (69), (74), (75)
72- <i>Pollachius virens</i>	dieta equamente divisa tra crostacei (copepodi, anfipodi, e Euphausiidea) e pesci; una ampia frazione è rappresentata dal <i>Calanus</i> e dagli Euphausiidae; capelin (57,3%); eglefino; <i>Ammoytes</i> , <i>Sprattus</i> , <i>Micromesistius poutassou</i> , l'aringa, il <i>Calanus sp.</i> e le sue uova, <i>Oithona sp.</i> , <i>Metridia sp.</i> Bromley, Watson e Hislop, 1997; Dolgov 2002; Frimodt, C., 1995; www.fishbase.org ; http://www.fishbase.org/TrophicEco/PredatorList.cfm?alphacode=HAD	(4), (5), (6) (11) (15) (17), (18), (19) (53) (67) (74) (75) (80) (85) (87)
73- <i>Micromesistius poutassou</i>	si cibano di plancton, di krill e di piccoli pesci; capelin (20,1%); <i>Trisopterus esmarkii</i> , <i>Meganyctiphanes norvegica</i> , copepodi e pandalidi Dolgov, 2002; www.fishbase.org ;	(4), (5), (6), (17), (18), (19), (20), (53), (74), (85)
74- <i>Mallotus villosus</i>	da giovane si ciba anzitutto di copepodi (<i>Calanus finmarchicus</i>), dopo integra con <i>Thysanoessa raschii</i> ; grande pascolatore del genere <i>Themisto</i> Dolgov, 2002; Dolgova e al 2002; Gerasimova 1996	(4), (5), (6), (11), (12), (13), (17), (18), (19), (21), (22), (42)

75- <i>Clupea harengus</i>	<p>le larve di aringa si cibano di copepodi e altri piccoli organismi (copepodi calanoidi, Euphasidae, anfipodi, <i>Ammodytes</i> e <i>Oikopleura spp.</i>, e uova di pesci); le aringhe di maggiori dimensioni consumano copepodi, alcuni piccoli pesci (capelin 3-5,6%) vermi a freccia e ctenofori; <i>Themisto sp.</i>, il <i>Gammarus sp.</i>, <i>Trisopterus esmarkii</i>, lo <i>Sprat</i>, le larve di <i>Ammodites sp.</i>, <i>Limacina spp.</i>, vermi a freccia, <i>Meganyctiphanes norvegica</i>, <i>Thysanoessa sp.</i>, <i>Euchaeta norvegica</i></p> <p>www.fishbase.org;; Huse e Toresen, 2000 http://www.ices.dk/marineworld/fishmap/ices/pdf/he rring.pdf</p>	(1), (4), (5), (6), (10), (12), (17), (18), (19), (20), (21), (22), (42), (43), (44), (74), (77), (80), (85), (87)
76- <i>Boreogadus saida</i>	<p>si ciba di copepodi e krill; capelin (1%); <i>Apherusa sp.</i>, <i>Gammarus sp.</i>, <i>Themisto libellula</i>, <i>Onisimus ps.</i>, <i>Calanus sp.</i></p> <p>Dolgov, 2002; www.fishbase.org;</p>	(4), (5), (6), (7), (8), (9), (10), (17), (18), (19), (20), (22)
77- <i>Pleuronectes platessa</i>	<p>platessa, si ciba di piccoli vermi marini e crostacei; granchi, mitili o molluschi bivalvi e gamberi; <i>Gammarus sp.</i>, <i>Ophiura albida</i>, <i>Mytilus edulis</i></p> <p>http://www.marine.ie/industry+services/fisheries/fisheries+biology/plaice+biology.htm; www.fishbase.org;</p>	(10), (25), (31), (34), (45)
78- <i>Limanda limanda</i>	<p>si ciba di piccole stelle di mare, piccoli ricci, paguri e piccoli granchi, anfipodi, vermi di mare, molluschi e anguille; <i>Ammodytes sp.</i>, <i>Pandalus spp.</i>, <i>Mytilus edulis</i>, <i>Ophiura sp.</i></p> <p>www.habitas.org.uk/marinelife/species.asp?item=ZG8910; www.fishbase.org;</p>	(25), (30), (31), (32), (35), (45), (47), (48), (53), (80)
79- <i>Eleginus nawaga</i>	<p>si ciba in prevalenza di crostacei e vermi di mare, ma anche di piccoli pesci</p> <p>www.fishbase.org</p>	(4), (5), (6) (17), (18), (19) (20)
80- <i>Ammodytes sp.</i> <i>Ammodytes marinus</i> <i>Ammodytes tobianus</i> <i>Gymnam-modytes semisquamatus</i> <i>Hyperoplus lanceolatus</i>	<p>base della dieta sono i copepodi calanoidi, oltre a larve di pesci; predano anche vermi policheti; diatomee, uova di <i>Calanus sp.</i>, <i>Calanus finmarchicus</i>, <i>Oithona sp.</i>, <i>Pseudocalanus sp.</i></p> <p>www.frs-scotland.gov.uk/FRS.Web/Delivery/display_standalone.aspx?contentid=657; www.fishbase.org</p>	(1), (4), (5), (6), (14), (15)
81- <i>Anarchicas lupus</i>	<p>preda gasteropodi ed echinodermi; <i>Themisto sp.</i>, il granchio <i>Hyas araneus</i>, ricci di mare, il gambero <i>Sabinea septemcarinata</i>, <i>Calanus finmarchicus</i>, <i>Meganyctiphanes norvegica</i>, <i>Thysanoessa raschi</i></p> <p>www.fishbase.org</p>	(4), (5), (6), (17), (18), (19), (20), (26), (35), (46), (51), (55)
82- <i>Anarchicas minor</i>	<p>alimentazione bentonica; riccio di mare, molluschi, crostacei, alcune alghe, pesci e vermi policheti</p> <p>http://www.arctic.uoguelph.ca/cpl/organisms/fish/marine/wolffish/spotted.htm</p>	(4), (5), (6), (17), (18), (19), (20), (26), (35), (46), (51), (55)
83- <i>Anarchicas denticulatus</i>	<p>spettro alimentare simile a quello posseduto dalle altre specie citate dello stesso genere: meduse, echinodermi, crostacei, molluschi e piccoli pesci di habitat bentonico</p>	(4), (5), (6), (17), (18), (19), (20), (26), (35), (46), (51), (55)
84- <i>Cyclopterus lumpus</i>	<p>si ciba del genere <i>Meganyctiphanes</i>, frammenti di medusa (<i>Aurelia</i>), anfipodi crostacei, e piccoli pesci; giovani clupeidi; meduse; policheti, crostacei e molluschi; ctenofori</p> <p>http://www.gma.org/fogm/Cyclopterus_lumpus.htm; Mecklenburg e Sheiko, 2003</p>	(7), (8), (9), (10), (20), (36), (37), (38), (39), (40), (41)
85- <i>Trisopterus esmarkii</i>	<p>si ciba di crostacei planctonici (copepodi, Euphausiidae, gamberi e anfipodi), anche pesci e varie uova e larve; uova di <i>Calanus</i>, <i>Calanus finmarchicus</i>, <i>Pseudocalanus sp.</i>, <i>Oithona similis</i></p> <p>www.fishbase.org</p>	(4), (5), (6), (7), (8), (9), (10), (14), (15), (53)

86- <i>Argentines sp.</i> <i>Argentines sp.</i> <i>Argentines silus</i> <i>Argentina sphyraena</i>	si ciba di invertebrati planctonici: Euphausiidae, chetognati, anfipodi, cefalopodi e ctenofori, anche piccoli pesci; <i>Meganyctiphanes norvegica</i> http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?id=2700	(7), (8), (9), (10), (17), (18), (19), (20), (42), (50)
87- <i>Sprattus sprattus</i>	pesce che si alimenta in di crostacei planctonici; <i>Sagitta elegans</i> , <i>Calanus sp.</i> , <i>Oithona similis</i> , <i>Pseudocalanus sp.</i> http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?id=1357 ; www.fishbase.org	(4), (5), (6), (14), (15), (17), (18), (19), (42)
88- <i>Salmo salar</i>	la dieta comprende Euphausiidae, ma anche anfipodi e decapodi; varietà di pesci come l'aringa, il capelin, piccoli merluzzi, l' <i>Argentines</i> e l' <i>Ammodytes</i> Bigelow, 1963	(7), (8), (9), (10), (17), (18), (19), (20), (66), (74), (75), (80), (86)
89- <i>Salmo trutta trutta</i>	si ciba di <i>Sprattus</i> , aringa, salmone atlantico, <i>Gammarus sp.</i> , e Ammoditidae www.fishbase.org	(10), (75), (80), (87), (88)
90- <i>Fulmarus glacialis</i>	uccello dalle abitudini pelagiche, si ciba di pesci, cefalopodi, del plancton, dei crostacei, e di resti di pesci; merluzzo polare (<i>Boreogadus saida</i>), anfipodi e decapodi, molluschi, policheti e eglefino http://www.cephdev.utmb.edu/refdb/pdf/7287.pdf ; http://www.fishbase.org/TrophicEco/PredatorList.cfm?alphacode=HAD	(7), (8), (9), (10), (67), (74), (75), (76)
91- <i>Morus bassanus</i>	uccello che si ciba in prevalenza di pesci, come il merluzzo, l'eglefino, il capelin e altri pesci di acque aperte; aringa www.fishbase.org	(66), (67), (74), (75), (76)
92- <i>Phalacrocorax carbo</i>	cormorano, si ciba di pesci, e occasionalmente crostacei o vegetali; preda il capelin (19%), il merluzzo, l'aringa e altri Barret et al., 1990	(66), (74), (75)
93- <i>Phalacrocorax aristotelis</i>	si ciba principalmente su piccoli e medi pesci marini, come il capelin, il merluzzo, l'aringa e altri	(66), (74), (75)
94- <i>Somateria mollissima</i>	grande anatra di mare, si ciba in preferenza di molluschi (<i>Mytilus edulis</i>) e crostacei, anche pesci, gasteropodi, insetti acquatici, echinodermi (<i>Asterias Rubens</i>), uova del capelin Gjsoaeter e Saette, 1974; Nystrom, Pehrrson e Broman, 1990	(25), (34), (45), (46), (47), (48), (74)
95- <i>Somateria spectabilis</i>	uccello acquatico, si alimenta in di invertebrati, il 50% di molluschi, ma anche piccoli pesci crostacei, calamari e nel periodo di nidificazione, sposta il regime alimentare nutrendosi di insetti; vista cibarsi delle uova del capelin Gjsoaeter e Saette, 1974 http://www.unicover.com/EA8RBALO.HTM	(25), (34), (45), (74)
96- <i>Clangula hyenalis</i>	uccello, si alimenta di molluschi e crostacei; in estate, insetti acquatici, e altri invertebrati acquatici; saltuariamente di materia vegetale; uova del capelin Anon, 2000b	(24), (25), (34), (45), (53), (54), (55)
97- <i>Stercorarius parasiticus</i>	uccello, si ciba di pesci, crostacei, resti di pesca a rete, carcasse di organismi marini, insetti, uova di altri uccelli; il capelin (18-36%) Gjsoaeter e Saette, 1974; Krasnov et al., 1995	(24), (25), (27), (34), (45), (53), (54), (55), (66), (74), (75)
98- <i>Larus canus</i>	uccello, si ciba di organismi marini, pesci (es. merluzzo e aringa), crostacei, calamari, insetti, mitili e giovani uccelli di acqua; capelin (5.7%) Belopolsky, 1971	(25), (34), (45), (53), (66), (74), (75)

99- <i>Larus argentatus</i>	si ciba di pesci, crostacei e molluschi (<i>Mytilus edulis</i>), invertebrati intertidali, anche di piccoli mammiferi, uova, vermi e scarti di pesca; uova di altre specie di uccelli; capelin (9,3%) Belopolsky, 1971	(25), (34), (45), (47), (48), (53), (66), (74), (75)
100- <i>Larus marinus</i>	uccello, si ciba di pesci, molluschi, crostacei, anche di uova, piccoli mammiferi, e piccoli di altre specie di uccelli; scarti di pesca; capelin (8,4%) Belopolsky, 1971	(25), (34), (45), (47), (48), (53), (66), (74), (75)
101- <i>Rissa tridactyla</i>	gabbiano, si ciba di pesci (capelin, aringa) e piccoli invertebrati (piccoli crostacei, Euphausiidae e Mysidae); i preferiti sono il capelin (20-90%), il merluzzo artico, il merluzzo Belopolsky, 1971; Krasnov et al., 1995; Barret, 1996; Barret e Krasnov, 1996	(17), (18), (19), (20), (66), (74), (76), (80)
102- <i>Uria aalge</i>	uccello piscivoro: capelin (20-100%), il merluzzo polare, l'aringa e altri; sul cefalopode <i>Gonatus fabricii</i> ; sul genere <i>Thysanoessa</i> Belopolsky, 1971; Vader et al., 1990; Barret et al., 1997; Mehlum, 2000	(17), (18), (19), (50), (74), (75), (76)
103- <i>Uria lomvia</i>	uccello, si nutre di aringa, capelin (12.6-33%) e l' <i>Ammodytes</i> ; preda il <i>Gonatus fabricii</i> ; preda la <i>Thysanoessa</i> (98,9%) Belopolsky, 1971; Vader, 1990; Barret e Krasnov, 1996; Mehlum, 2000	(17), (18), (19), (50), (74), (75), (76), (80)
104- <i>Alca torda</i>	si ciba dell'aringa, del merluzzo, del capelin (21,7%), dell' <i>Ammodytes</i> e di altri pesci; lo <i>Sprattus</i> Belopolsky, 1971	(66), (74), (75), (80), (87)
105- <i>Cephus grylle</i>	si ciba di pesci (capelin 27%), crostacei, molluschi, e vermi d'acqua; l' <i>Arctiellus atlanticus</i> , <i>Triglops murrayi</i> ed il merluzzo artico Krasnov e al 1995; www.animaldiversity.com	(24), (25), (27), (34), (45), (53), (74), (76), (138), (139)
106- <i>Fratercula arctica</i>	si alimenta oltre che di pesci (capelin 15-76%, <i>Ammodytes</i> fino al 100%), di molluschi e crostacei Belopolsky, 1971; Barret e Krasnov, 1996	(74), (80)
107- <i>Sterna paradisea</i>	uccello che si alimenta di vari pesci e crostacei	(53), (66), (74), (75), (76), (80)
108- <i>Gavia stellata</i>	uccello carnivoro piscivoro che preda pesci come il merluzzo, l'aringa, lo <i>Sprattus</i> , il <i>Triglops</i> , <i>Ammodytes</i> , <i>Argentines</i> , capelin, occasionalmente crostacei, rane, molluschi e insetti http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Gavia_stellata.html Reimchen e Douglas, 1984	(66), (74), (75), (80), (86), (87), (138), (139)
109- <i>Gavia artica</i>	si nutre di piccoli e medi pesci come l'aringa, lo <i>Sprattus</i> , il merluzzo, pesce del genere <i>Salmo</i> , occasionalmente di insetti acquatici, molluschi e crostacei http://it.wikipedia.org/wiki/Strolaga_mezzana#Cibo_ed_Alimentazione ; Bundy, 1979	(66), (75), (87), (88)
110- <i>Mergus serratus</i>	consuma aringhe, gamberi, granchi e sculpin; in aggiunta, uova di salmone; si è visto predare giovani clupeidi e l' <i>Ammodytes sp.</i> www.dto.com/hunting/species/generalprofile.jsp?speciesid=207;www.scotland.gov.uk/library/documents-w4/febs-16.htm	(26), (27), (53), (75), (80), (87), (88), (138), (139)
111- <i>Charadrius hiaticula</i>	si ciba di piccoli animali come insetti, policheti, crostacei e molluschi www.rspb.org.uk/birds/guide/r/ringedplover/index.asp	(25), (34), (45)
112- <i>Calidris maritima</i>	si ciba di molluschi bivalvi, semi, bacche, e alghe www.aquatic.uoguelph.ca/birds/speciesacc/accounts/sandpipe/maritima/account.htm	(25), (34), (45)

113- <i>Calidris alpina</i>	uccello che si ciba di piccoli invertebrati come molluschi e vermi policheti	(25), (34), (45)
114- <i>Larus hyperboreus</i>	dieta costituita essenzialmente da cibo animale, come pesci, uova, piccoli roditori, piccoli di altri uccelli (es. <i>Alle alle</i>), invertebrati acquatici e carogne www.aquatic.uoguelph.ca/birds/speciesacc/accounts/gulls/hyperbor/account.htm ; www.nationmaster.com/encyclopedia/Little-Auk	(25), (34), (45), (66), (74), (75), (76), (80), (115)
115- <i>Alle alle</i>	dieta costituita essenzialmente da crostacei planctonici, ma consuma anche piccoli pesci, anellidi e molluschi http://www.oiseaux.net/oiseaux/charadriiformes/mergule.nain.html	(4), (5), (6), (12), (13), (14), (15), (17), (18), (19), (20)
116- <i>Haematopus ostralegus</i>	si alimenta di molluschi bivalvi, ma anche di gasteropodi, crostacei e vermi policheti http://www.oiseaux.net/oiseaux/charadriiformes/huitrier.pie.html	(25), (34), (45)
117- <i>Phagophila eburnea</i>	uccello spazzino, si nutre di carcasse di pesci morti, mammiferi e scarti di pesca; le foche sono la risorsa precipua, ma anche animali di ambiente terrestre come volpi, lemming, insetti, e di mare come crostacei http://www.nwtwildlife.rwed.gov.nt.ca/Publications/speciesatriskweb/ivorygull.htm http://www.enature.com/flashcard/show_flash_card.asp?recordNumber=BD0643	(66), (74), (75), (76), (80), (141), (142), (143), (144), (145), (146)
118- <i>Delphinapterus leucas</i>	dieta a base di pesci, ma si ciba anche di molluschi e crostacei; le prede includono il capelin, il merluzzo, l' <i>Ammodytes</i> , il salmone in Alaska, l'aringa, il <i>Sebastes sp.</i> , l'ippoglosso, ma anche polpi, gasteropodi e invertebrati di vario genere (es. <i>Pandalus borealis</i>); fuori costa preda il <i>Gonatus fabricii</i> http://www.cms.int/reports/small_cetaceans/data/D_1eucas/d_leucas.htm http://www.millville.org/Workshops_f/Hayh_Whales/whacked/Belclass.html Heide-Jorgensen e Teilmann, 1994	(50), (53), (66), (69), (70), (71), (74), (75), (76), (80), (88)
119- <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	balenottera, preda microzooplancton (Euphausiidae); capelin (7,8%), aringa (35%), merluzzo (14%), eglefino (7%), krill (33%), altri pesci. (3%) www.70south.com/resources/animals/whales/minke Haug et al., 1995, 1996 ; Ecosystem of barents,afwg reports, 2004	(17), (18), (19), (20), (66), (67), (74), (75)
120- <i>Balaenoptera borealis</i>	si alimenta in prevalenza di plancton (copepodi ed Euphausiidae): 80% macrozooplancton (principalmente piccoli crostacei), 5% di piccoli organismi pelagici, 5% piccoli molluschi, 5% organismi mesopelagici, e pesci demersali e alcuni anadromi come il salmone 5% www.jncc.gov.uk/pdf/CetaceansAtlas_Species_pt1_web.pdf ; Pauly, Trites, Capuli, e Christensen, 1998	(4), (5), (6), (12), (13), (14), (15), (17), (18), (19), (20)
121- <i>Balaenoptera physalus</i>	si alimenta: 80% macrozooplantton, 5% piccoli organismi pelagici, 5% piccoli molluschi, 5% organismi mesopelagici, 5% altri pesci (capelin); Euphausiidae <i>Meganyciophanes norvegica</i> Pauly, Trites, Capuli, eChristensen, 1998 Rorvik et al., 1976	(17), (18), (19), (20), (74)
122- <i>Balaenoptera musculus</i>	si alimenta di Euphausiidae http://www.cetacea.org/blue.htm	(17), (18), (19), (20)
123- <i>Balaena mysticetus</i>	si alimenta di crostacei dello zooplancton, in particolare Euphausiidae e copepodi di lunghezza compresa tra i 3 e 30 mm http://nmml.afsc.noaa.gov/CetaceanAssessment/bowhead/bmsos.htm	(4), (5), (6), (7), (8), (9), (10), (11), (12), (13), (15), (17), (18), (19), (20), (21), (22)

124- <i>Eubalaena glacialis</i>	la dieta comprende in larga quantità il krill; copepodi; copepodi del genere <i>Calanus</i> , e raramente di piccoli pesci www.nsr1.ttu.edu/tmot1/eubaglac.htm; www.cetacea.org/nright.htm; Wilson e Ruff, 1999	(4), (5), (6), (11), (14), (15), (17), (18), (19), (20)
125- <i>Megaptera novaeangliae</i>	si cibano di krill, di plancton e di pesci (<i>Ammodytes</i> , merluzzo e aringa, oltre al capelin); vista nutrirsi per il 55% di macrozooplankton, 15% di piccoli pesci pelagici come gli sgombridi, 30% di vari pesci; viste cibarsi del <i>Pollachius</i> , dell'aringa, dell' <i>Ammodytes</i> ; la lista delle sue prede comprende: l'aringa, l' <i>Ammodytes</i> , il capelin, l'eglefino, il <i>Pollachius</i> , il <i>Sebastes</i> , gli invertebrati <i>Thysanoessa</i> sp., <i>Meganyctiphanes norvegica</i> , <i>Calanus</i> sp., <i>Parathemisto libellula</i> Pauly, Trites, Capuli e Christensen, 1998 www.animeldiversity.ummz.umich.edu; http://seamap.env.duke.edu/species/tsn/180530	(4), (5), (6), (17), (18), (19), (20), (22), (66), (67), (70), (71), (72), (74), (75), (80)
126- <i>Monodon monoceros</i>	le prede sono <i>Boreogadus saida</i> , l' <i>Arctogadus glacialis</i> ; preda anche il <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> , e cefalopodi di fondale; preda il <i>Gonatus fabricii</i> Heide-Jorgensen, 2002; http://www.cms.int/reports/small_cetaceans/data/M_monoceros/m_monoceros.htm	(50), (69), (76)
127- <i>Physeter macrocephalus</i>	si ciba di calamari giganti viventi sul fondo marino, mangia anche pesci, polpi, e razze; preda il <i>Gonatus</i> http://www.enchantedlearning.com/subjects/whales/species/Spermwhale.shtml	(50), (51), (52)
128- <i>Delphinus delphis</i>	preda sopra piccoli pesci come l'aringa, il <i>Micromesistius poutassou</i> , il <i>Trisopterus</i> sp., lo <i>Sprattus</i> , e molluschi cefalopodi http://www.cetacea.org/common.htm http://seamap.env.duke.edu/species/tsn/180438	(50), (53), (75), (85), (87)
129- <i>Orcinus orca</i>	orca, preda aringhe (quasi 100%), ma anche, il <i>Gadus morhua</i> , molluschi, foche e il cetaceo <i>Hyperoodon ampullatus</i> ; inoltre <i>Pollachius virens</i> , della <i>Somateria mollissima</i> , dell' <i>Alle alle</i> , <i>Fulmarus glacialis</i> , <i>Phoca vitulina</i> http://www.cms.int/reports/small_cetaceans/data/o_orca/o_orca.htm Jonsgard, 1968; Simila et al., 1996 Simila, Holst e Christensen, 1996	(66), (72), (75), (90), (94), (115), (118), (126), (133), (144)
130- <i>Lagenorhynchus albirostris</i>	delfino, si ciba primariamente di merluzzo e sgombro, e in misura minore di capelin, aringhe, polpi, e gasteropodi; Clupeidi (aringa), Gadidae (merluzzo, eglefino, capelin), inoltre include <i>Pleuronectes</i> , <i>Limanda</i> , <i>Eleginus</i> , oltre a cefalopodi e crostacei bentonici http://www.ngo.grida.no/wfap/whalewatching/whales_beaked.shtml http://www.cms.int/reports/small_cetaceans/data/l_albirostris/l_albirostris.htm	(50), (51), (52), (66), (67), (74), (75), (77), (78)
131- <i>Lagenorhynchus acutus</i>	delfino, preda piccoli pesci scolastici come lo sgombro, l'aringa e il <i>Ammodytes</i> ; piccoli pesci scolastici, gamberi e calamari, tra i pesci si ricordano <i>Clupea harengus</i> , <i>Scomber scombrus</i> , <i>Trisopterus</i> sp., <i>Micromesistius poutassou</i> , <i>Gadus morhua</i> , l' <i>Ammodytes</i> sp. e <i>Argentina</i> sp. http://www.cetacea.org/aside.htm http://seamap.env.duke.edu/species/tsn/180443	(50), (52), (53), (66), (75), (80), (85), (86)

132- <i>Tursiops truncatus</i>	delfino opportunista, che si ciba di una ampia varietà di pesci, e invertebrati, di gamberi e cefalopodi, anguille e di scarti delle navi da pesca; preda l'eglefino http://marinebio.org/species.asp?id=33 http://www.fishbase.org/TrophicEco/PredatorList.cfm?alphacode=HAD	(50), (52), (53), (66), (67), (74), (75), (76)
133- <i>Hyperoodon ampullatus</i>	preda in prevalenza i cefalopodi, (<i>Gonatus fabricii</i>), con cocomere di mare, gamberi, aringhe, <i>Asteria</i> , pesci di profondità e crostacei http://www.cetacea.org/nbottle.htm Santos, Pierce, Smeenk, Addink, Kinze, Tougaard, e Herman, 2000	(47), (50), (52), (53), (75)
134- <i>Phocoena phocoena</i>	focena, si ciba dell'aringa, lo sgombro, il capelin, e il <i>Pollachius</i> , ma anche di cefalopodi, polpi, crostacei altri molluschi, e vermi policheti; 5% di invertebrati bentonici (molluschi bivalvi e gasteropodi, echinodermi, e polpi), del 10% di piccoli molluschi (come la famiglia Gonatidae) natanti, del 10% di molluschi di maggiori dimensioni, del 30% di piccoli pesci pelagici, del 45% di pesci; preda il <i>Bathypolypus arcticus</i> , il merluzzo, lo <i>Sprattus</i> , l' <i>Ammodytes</i> , il <i>Sebastes</i> , il <i>Pollachius</i> , l'eglefino, il <i>Trisopterus esmarkii</i> Pauly, Trites, Capuli e Christensen, 1998 http://seamap.env.duke.edu/species/tsn/180473	(51) (66) (67) (70), (71) (72) (74) (75) (80) (85) (87)
135- <i>Lycodes reticulatus</i>	si ciba di vermi policheti, crostacei, e piccoli pesci; preda piccole specie di anfipodi, isopodi, piccoli bivalvi; gamberi, Euphausiidae e pesci http://www.gma.org/fogm/Lycodes_reticulatus.htm Valtysson, H.T., 1995	(17), (18), (19), (20), (21), (22)
136- <i>Lycodes esmarkii</i>	si ciba quasi esclusivamente di ofiuroidi e alcuni echinodermi http://filaman.uni-kiel.de/Summary/SpeciesSummary.php?id=4333	(30), (31), (32)
137- <i>Gaidropsarus argentatus</i>	si ciba di decapodi, anfipodi, crostacei Euphausiidae; a volte piccoli pesci http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?id=8423	(17), (18), (19), (20), (21), (22)
138- <i>Arctodiellus atlanticus</i>	si ciba di policheti, piccoli molluschi e raramente piccoli crostacei Fedorov, 1986; www.fishbase.org ;	(21), (22), (50)
139- <i>Triglops murrayi</i>	dieta costituita da policheti e crostacei; <i>Calanus sp.</i> e <i>Thysanoessa inermis</i> Muus e Nielsen, 1999; www.fishbase.org ;	(4), (5), (6), (18)
140- <i>Odobenus rosmarus</i>	tricheco, molluschi bivalvi rappresentano il 95% della dieta; si ciba di mitili, gasteropodi, echinodermi e granchi, occasionalmente preda alcuni pesci Born e al., 1995	(25), (45), (34)
141- <i>Erignatus barbatus</i>	si nutre di <i>Boreogadus saida</i> , altri pesci ricorrenti sono <i>Cottidae sp.</i> , <i>Gadus morhua</i> , <i>Lumpenus medium</i> , <i>Hippoglossoides platessoides</i> , i crostacei <i>Hyas araneus</i> , <i>Sabinea septemcarinatus</i> e <i>Sclerocrangon boreas</i> , <i>Pagurus pubescens</i> ; i gasteropodi, <i>Buccinum sp.</i> <i>Margarites groenlandicus</i> , e i bivalvi, <i>Ciliatocardium ciliatum</i> , <i>Serripes Groenlandicus</i> e <i>Nuculana sp.</i> Hjelset, Andersen, Gjertz, Lydersen e Gulliksen, 1999	(26), (34), (35), (51), (54), (55), (66), (68), (76)

142- <i>Phoca groenlandica</i>	ad alta densità del capelin si nutre per il 24% di capelin, 6,3% di aringa, 2,9% di merluzzo, 17,9% di krill, 9,2% di anfipodi, 18,3% di merluzzo polare, 12% di altri pesci, 9,2% di altri crostacei; a bassa densità si riscontra 0,6% del capelin, 11,2% di aringa, 8,5% di merluzzo, 3,6% di eglefino, 15,7% di krill, 8,7% di anfipodi, 25,2% di merluzzo polare, 17,8% di altri pesci, 10,2% di altri crostacei; anche del genere <i>Themisto</i> Afwg reports 2004; Dalpadado, Borkner, Bogstad e Mehl, 2001	(21), (22), (51), (66), (67), (69), (74), (75), (76)
143- <i>Phoca hispida</i>	foca, in inverno si ciba di pesci, in particolare di merluzzo, in estate di crostacei e invertebrati; si ciba di <i>Themisto libellula</i> , <i>Boreogadus saida</i> , <i>Arctogadus glacialis</i> ; <i>Pandalus borealis</i> , <i>Thysanoessa inermis</i> , <i>Sebastes sp.</i> www.sarkanniemi.fi/oppimateriaali/eng_seals.html ; www.findarticles.com/p/articles/mi_qa3712/is_200406/ai_n9455465#continue ; Smith e Oritsland, 1994	(18), (22), (53), (70), (71), (76)
144- <i>Phoca vitulina</i>	foca, si nutre principalmente in pesci di acque costiere come il <i>Platichthys</i> , aringa, il merluzzo, <i>Merlangius merlangus</i> e anguille, ma anche mitili, granchi e cefalopodi; preda l' <i>Ammodytes</i> ; la dieta comprende capelin e <i>Pollachius</i> http://ourworld.compuserve.com/homepages/jaap/ha rbseal.htm ; www.seaworld.org/infobooks/HarborSeal/hsdiet.html ; www.evostc.state.ak.us/pdf/mhase.pdf	(25), (34), (45), (50), (66), (67), (72), (74), (75), (80)
145- <i>Cystophora cristata</i>	foca, fonte alimentare per i cuccioli sono i crostacei, <i>Parathemisto</i> , ma anche <i>Gammarus</i> ; il <i>Gonatus fabricii</i> è preda, anche il merluzzo polare; si ciba di crostacei e pesci: <i>Themisto</i> , <i>Thysanoessa</i> , <i>Mallotus</i> , <i>Ammodytes</i> , <i>Boreogadus</i> , <i>Arctogadus</i> , <i>Pandalus</i> , <i>Gadus</i> , <i>Reinhardtius</i> , <i>Sebastes</i> , <i>Anarchicas</i> Haug, Nilssen, Lindblom, 2000; Potelov, Nillsen, Svetochov e Haug, 2000; Kapel, 2000	(10), (17), (18), (19), (21), (22), (50), (53), (66), (70), (71), (74), (76), (81), (82), (83)
146- <i>Halichoerus grypus</i>	dieta composta prevalentemente di pesci e occasionalmente di crostacei e molluschi; specie predate: <i>Ammodytes</i> , <i>Argentines</i> , capelin, merluzzo, <i>Melanogrammus</i> , platessa, <i>Pollachius</i> , salmone, oltre a cefalopodi e molluschi invertebrati http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Halichoerus_grypus.html http://seamap.env.duke.edu/species/tsn/180653	(50), (66), (67), (72), (74), (77), (80), (86), (88)
147- <i>Somniosus microcephalus</i>	preda piccoli squali, razze, anguille, aringhe, capelin, e altri pesci, oltre a mammiferi marini come foche e piccoli cetacei; è una specie generalista capace di alimentarsi di ricci e stelle di mare, ma anche molluschi e cefalopodi; prede sono: il merluzzo, l'eglefino, il <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> , i <i>Sebastes</i> , l' <i>Argentines</i> , meduse, ofiuroidi, altri squali, granchi, uccelli marini, pinnipedi, ricci di mare, gasteropodi www.fishbase.org ;	(30), (31), (32), (36) (37) (38) (39) (40) (41) (46) (64) (65) (66) (67) (69) (70), (71) (74) (86)
148- <i>Ursus maritimus</i>	base della dieta è la <i>Phoca hispida</i> ; n estate si alimentano di carogne, piccole quantità di alghe, erbe, lemmings, arvicole e bacche; caccia anche il beluga (<i>Delphinapterus leucas</i>) e <i>Odobenus</i> http://www.bear.org/Polar/Polar_Bear_Facts.html	(118), (126), (140), (142)
149- <i>Pagophilus groenlandicus</i>	preda capelin, il merluzzo polare, il merluzzo artico e in piccola misura quello atlantico, l'aringa, l'ippoglossio, il <i>Sebastes</i> e la platessa http://seamap.env.duke.edu/species/tsn/622022	(69), (70), (71), (74), (75), (76)

150- <i>Anas crecca</i>	alimenti principali: invertebrati marini e semi di vegetazione marina http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Anas_crecca.html http://www.birdweb.org/birdweb/species.asp?id=74	(2)
151- <i>Liparis gibbus</i>	alimenti principali: anfipodi e policheti; preda il capelin Dolgov, 2002; www.fishbase.org	(21), (22), (74)

2.12 EVIDENZE DI ESTINZIONE SECONDARIA

La letteratura mostra che meccanismi capaci di portare all'estinzione secondaria erano in atto nel mare di Barents (Hamre 1994; Barret et al. 1997; Barrett 2002; Dolgov 2002; Hjermann et al. 2004; Ciannelli et al. 2005). In due periodi, 1984-1986 e 1992-1994, l'abbondanza del capelin è collassata. Questa pesante riduzione ha influenzato almeno 21 specie di pesce, 18 specie di uccelli marini, 3 specie di pinnipedi, 18 cetacei, ad evidenziare il ruolo centrale del *Mallotus* nella distribuzione di energia nell'ecosistema.

Malgrado questo largo spettro di predatori, quando la crisi si è palesata, conseguenze evidenti si riscontravano solo nell'abbondanza della foca groenlandica (*Phoca groenlandica*) e in una specie di uccelo marino (*Uria aalge*). Il pinnipede ha prodotto una emigrazione di massa, con centinaia di migliaia di individui ad invadere le coste della Norvegia; la popolazione dell'uccello è decaduta del 70-90%. Basandosi su queste evidenze, si può congetturare che le specie siano andate estinte localmente a casa del collasso del capelin.

2.13 RETE TROFICA E DOMINATOR TREE DEL MARE DI BARENTS

La rete trofica dell'ecosistema del mare di Barents (Tab. 2.1) presenta la struttura altamente connessa in Fig. 2.7. La rappresentazione della rete trofica in un grafo, come illustrato in figura, è molto complessa: la moltitudine di legami rende l'immagine di difficile interpretazione.

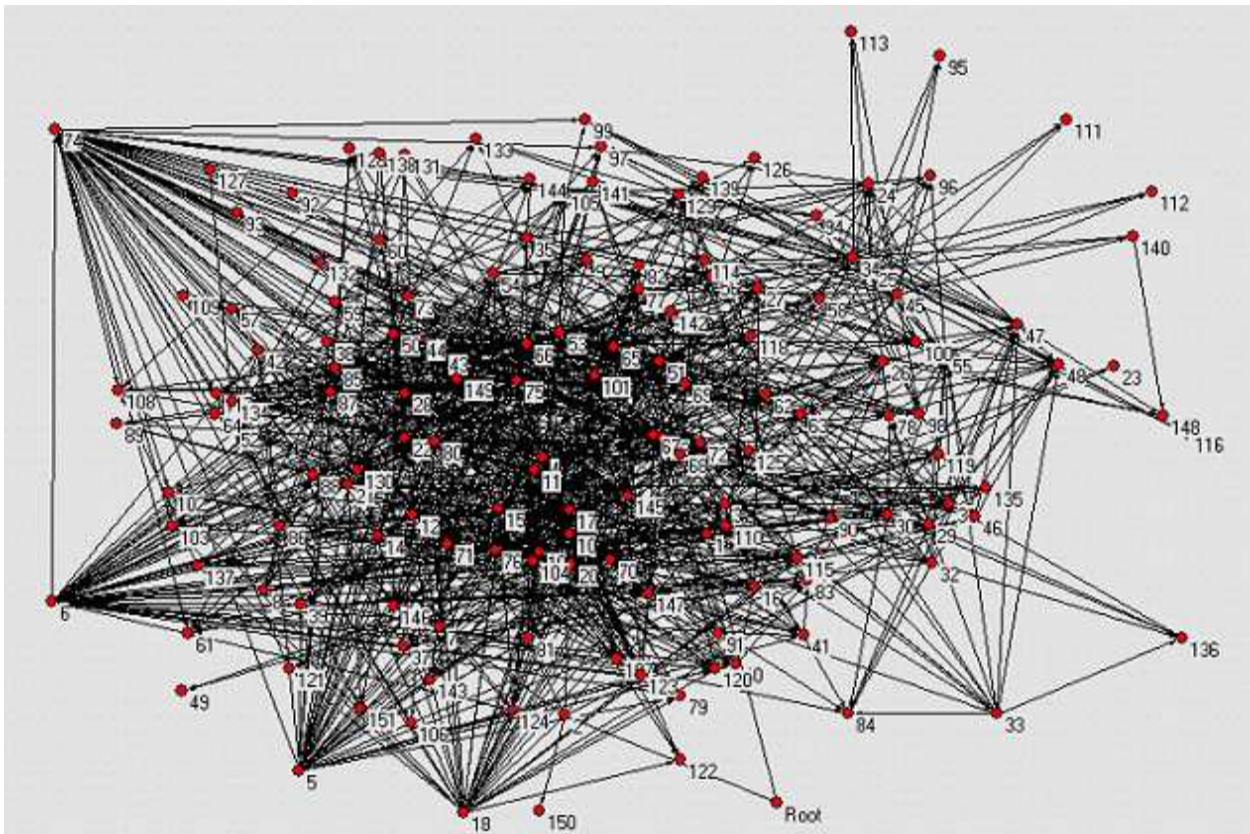


Figura 2.7: Rete trofica dell'ecosistema del mare di Barents

Elaborando il dominator tree per l'ecosistema si riduce la moltitudine di legami a S-1 links orientati. I passaggi essenziali di energia e materia sono ora esemplificati. Per la rete del mare di Barents si ottiene un dominator dalla forma a stella, caratteristica di reti con elevata connettanza (Fig. 2.8), con valori di $C = 0,0498$, $\text{Max } D = 12$, $\text{ES} = 0,0011$ e $\text{AS} = 0,08$.

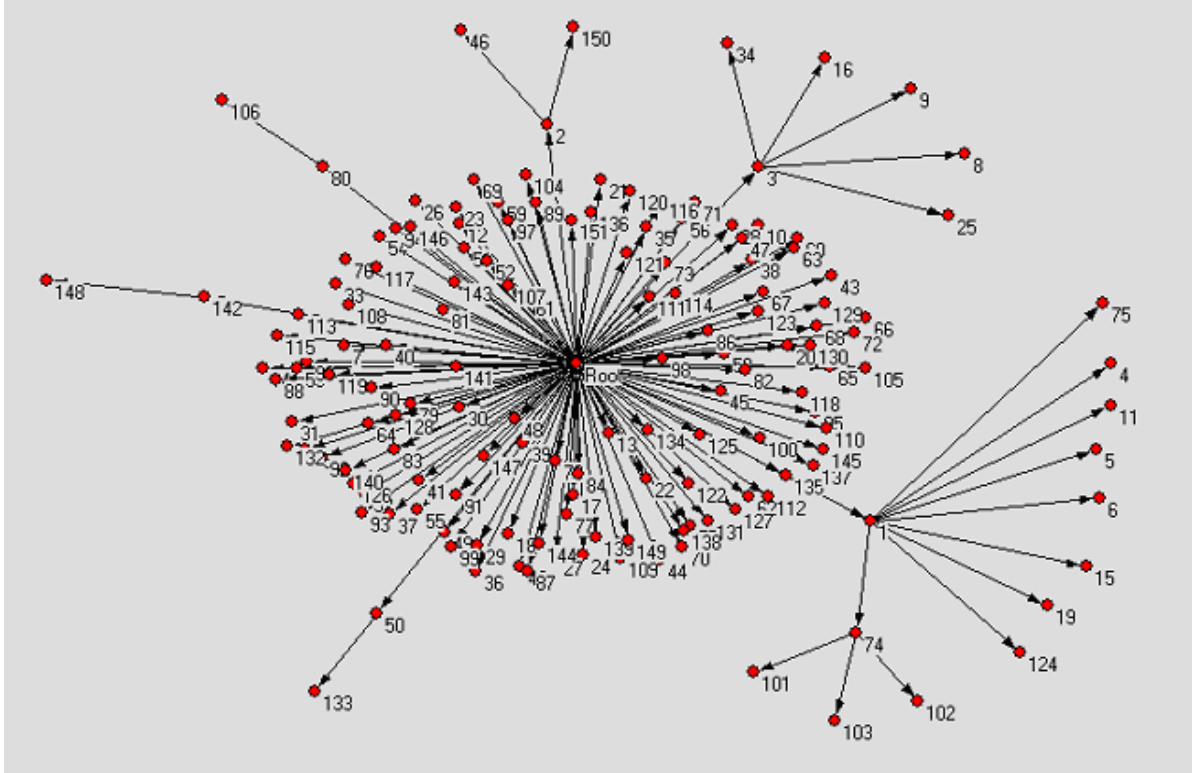


Figura 2.8: Dominator tree dell'ecosistema del mare di Barents

Si distinguono tre alberi di dominanza. Il nodo 1, che incorpora tutte le specie di fitoplancton, domina le tre specie di copepode *Calanus* (4, 5, 6), la *Metridia Longa*-11, l'*Oithona similis*-15 e la *Thysanoessa longicaudata*-19, *Mallotus villosus*-74, la *Clupea arengus*-75, e l'*Eubalena glacialis*-124. Il nodo 2, macroalghe, domina lo *Strongylocentrotus droebachiensis*-46 e l'*Anas crecca*-150. Il detrito-3 domina l'*Onisimus* (8, 9), il *Microcalanus pusillus*-16, il *Balanus sp.*-25 e il *Ciliatocardium ciliatum*-34. Il *Gonatus fabricii*-50 domina il pinnipede *Hyperoodon ampullatus*-133; l'*Ammodytes sp.*-80 domina la *Fratercula arctica*-106; la *Phoca hispida*-142 domina l'*Ursus maritimus*-148

Il nostro capelin, *Mallotus villosus*-74 è responsabile del sostentamento di 3 specie: *Rissa tridactyla*-101, l'*Uria aalge*-102, l'*Uria lomvia*-103.

2.14 COSA PREDICE IL MODELLO PER IL CAPELIN?

Il dominator individua 5 canali di dominazione. Il massimo danno cagionabile alla rete si presenta in corrispondenza della rimozione del nodo Fitoplancton-1, la cui estinzione determinerebbe una estinzione secondaria di altri 12 nodi. Il Fitoplancton-1 domina oltre i nodi 4, 5, 6, 11, 15, 19, il nostro *Mallotus villosus*-74, la *Clupea arengus*-75, e l'*Eubalena glacialis*-124.

Il *Mallotus villosus*-74 compare come dominatore di tre specie di uccelli marini: i nodi *Rissa tridactyla*-101, *Uria aalge*-102 e *Uria lomvia*-103. Questa struttura di dipendenza energetica può evidenziare come il collasso del capelin possa avere avuto ripercussioni sulla abbondanza di queste

specie. In particolare, il declino delle specie del genere *Uria* (Vader e al. 1990; Krasnov e Barret 1995) è ben visibile nel sistema di dominanza del nodo 74.

Altri predatori del capelin non hanno subito le stesse conseguenze. E' il caso del merluzzo (*Gadhus morhua*-6), di cui il capelin è un componente base della dieta. Questa specie non risentì del declino del capelin nel 1980, anzi, aumentò in abbondanza. Questa dinamica può essere spiegata da una modifica della dieta ed indica che questa specie deve avere ovviato alla minore abbondanza del capelin sfruttando altre prede. Necessario è il confronto tra gli studi che fornivano il capelin come preda fondamentale per il predatore e quelli che citavano le evidenze di estinzione o di declino di specie per carenza di risorsa alimentare. Molte ricerche fornivano sia lo spettro alimentare che l'osservazione dell'episodio di estinzione. Il caso dell'*Uria aalge*-102, che è declinata a seguito del collasso del capelin, è particolare: uno studio citava il capelin come componente il 99% della dieta di questo volatile (Vader e al 1990); in altri casi la percentuale presentava oscillazioni marcate, tra il 20-90% (Barret e al 1997) e 60-100% (Barret e al 1997). Da questi riferimenti emerge che il capelin è palesemente la preda principale ma non l'unica. Il dominator tree di tipo qualitativo, assegnando la stessa importanza a tutte le prede indipendentemente dal loro contributo quantitativo, può sottostimare la frequenza degli eventi di estinzione. E' ipotizzabile che prede di di maggior taglia energetica rivestano un ruolo di maggior importanza per la fitness del consumatore e il caso dell'*Uria aalge* è una evidenza della necessità di strutturare reti alimentari considerando anche la magnitudo dei trasferimenti energetici.

Le dinamiche osservate per l' *Uria lomvia*-103 sono contraddittorie. Questa specie possiede infatti uno spettro alimentare simile a quello di *Uria aalge*: la forte presenza del capelin nella sua dieta è stata verificata in diversi studi anche se le varie indagini presentano risultati molto diversi in termini di importanza del capelin nella dieta. Le percentuali nella dieta vanno, infatti, dal 12,6% (Belopolsky 1971), ad oltre il 33% (Vader 1990); nello studio di Vader (1990) non si va oltre un terzo della dieta totale. Sulla base di queste percentuali quindi, si ipotizzerebbe un declino di questa specie a seguito di quello del capelin., ma nonostante una riduzione della abbondanza sia stata documentata, la fitness della specie non è stata inficiata negativamente come quella della *Uria aalge*. L'evidente discrepanza di risposta tra specie molto simili mostra come la reazione del consumatore alla scomparsa della propria preda sia di difficile predizione: meccanismi trofici potrebbero sommarsi a dinamiche non trofiche generando patterns, che inferiti dalla sola presenza energetica della risorsa potrebbero essere dedotti come analoghi, si palesano come molto differenti tra loro.

2.15 DISTANZA TRA ASTRAZIONE E REALTA'

Come era scontato fosse, il dominator individua diverse dominazioni che nella realtà non hanno prodotto estinzioni: le macroalghe-2 dominano *Strongylocentrotus droebachiensis*-46 e l'*Anas crecca*-150, il *Gonatus fabricii*-50 domina l'*Hyperoodon ampullatus*-133, il detrito-3 domina i nodi 8, 9, 25, 16, 34, la *Phoca hispida*-142 domina l'*Ursus maritimus*-148. Nessun episodio di estinzione o declino è stato rintracciato in letteratura per questi taxa e per questo formano un insieme di previsioni del modello non interessanti perchè non vagliabili attraverso il confronto con il reale.

2.16 COSA TRARRE DA QUESTO CASO DI STUDIO

Diversi studi hanno mostrato come la topologia e la struttura del network influenzi la robustezza dello stesso alla rimozione di nodi (Albert et al. 2000) e le reti trofiche sono esempi di sistemi ecologici al di sopra dei quali sperimentare gli effetti della eliminazione delle specie (Sole' & Montoya 2001; Dunne et al. 2002, 2004; Memmott et al. 2004; Montoya et al. 2006; Srinivasan et al. 2007). In questo contesto, il modello dominator (Allesina e Bodini 2004, Allesina e al. 2005) è una semplificazione elegante per capire e predire quali specie sono indispensabili per la sopravvivenza delle altre.

In questa analisi i risultati del dominator del mare di Barents sono stati confrontati con le osservazioni: il modello rivela gli effetti della estinzione dei predatori a seguito di quella del *Mallotus*, come la foca groenlandica e l'*Uria*. Tecnicamente, il collasso del capelin non è una reale estinzione, ma la riduzione del 95% degli stock può essere considerata grave abbastanza da indurre nei predatori la medesima risposta prodotta da una scomparsa totale, almeno dal punto di vista qualitativo, del *Mallotus*.

Il principale predatore del capelin è il merluzzo (Ciannelli e al. 2005), il secondo è l'aringa. Il *Mallotus* riveste il 37% della dieta del merluzzo, una percentuale consistente, ma sebbene abbia affrontato effetti deprimenti sulla crescita e maturazione degli individui con successive fluttuazioni di abbondanza, esso non è collassato a seguito della decrescita del *Mallotus* grazie la modifica della dieta verso prede di livello trofico inferiore (i.e. krill e anfipodi). Il comportamento del merluzzo non è però un cambiamento di preda vero e proprio, cioè uno "switch" di consumo e predazione verso nuove specie, ma una traslazione relativa dello spettro alimentare dal consumo del *Mallotus*, originariamente la preda principale, verso prede secondarie ma già facenti parte della dieta. Il *Gadus*, infatti, non appare dominato dal capelin nel dominator di figura 2.8 perché prede di taglia

energetica molto inferiore nello spettro alimentare, al di sopra delle quali il merluzzo ha poi traslato la dieta, forniscono cammini alternativi per l'approvvigionamento energetico.

Il caso della foca groenlandica è interessante. Essa è migrata in massa per scarsità di risorsa, il che equivale ad una estinzione locale, ma nel modello non è identificata come dominata dal capelin. Questo rimanda come i predatori possano reagire in modi differenti alla riduzione della propria dieta, e se il merluzzo è stato capace di modificare le proprie fonti, la foca non ne è stata in grado ed ha cambiato areale. Le specie reagiscono in modo diverso le une dalle altre. Per un predatore l'assenza di una risorsa alimentare che rappresenta meno del 30% della dieta può risultare fatale, mentre per altri lo stesso effetto si raggiunge con percentuali al di sopra del 60%. In questo caso il dominator tree quantitativo potrebbe beneficiare del fatto che si possano stabilire dei valori soglia per i fabbisogni energetici del consumatore.

Per capire meglio queste dinamiche è necessario approfondire l'aspetto quantitativo del modello, e oltre al valutare nel processo di estinzione un potenziale "valore soglia", è necessario discriminare l'importanza dei legami rispetto alla taglia (i.e. legami forti sono potenzialmente più importanti di quelli minori).

2.17 QUALITÀ DEI RIFERIMENTI E TEMPO DI RISOLUZIONE

E' da considerare che gli studi non sono prodotti dagli stessi autori e i metodi di osservazione possono differire. Determinate indagini realizzano lo spettro alimentare per mezzo dei contenuti stomacali, altre grazie alla osservazione del fenomeno di predazione in natura, con evidente distanza di qualità nel risultato. Il modello ottenuto potrebbe soffrire questa discrepanza di risoluzione e la differente risposta dei predatori potrebbe essere ascritta, almeno in parte, a questa condizione. L'osservazione stessa del fenomeno di estinzione, capace di evolvere a velocità differenti in specie diverse, potrebbe essere influenzato dai tempi di campionamento. Declini di abbondanza molto lenti potrebbero non essere rilevati in studi di breve e medio periodo e fenomeni di estinzione "in atto" sarebbero in questo modo sottostimati

2.18 L'ASPETTO QUANTITATIVO: IL VALORE SOGLIA

Come detto nei paragrafi precedenti, nella applicazione del dominator emerge poi la necessità di approfondire la ricerca attorno al "valore soglia", cioè la frazione energetica dopo la quale una risorsa alimentare diviene vitale per il consumatore. Il modello dominator tree è infatti qualitativo, non distingue i legami rispetto alla taglia e alla importanza. L'assunzione del modello è che il

consumatore vada estinto quando l'energia in entrata viene azzerata, ma esso potrebbe essere danneggiato pesantemente ben prima dell'aver perso il 100% della dieta. Un primo approccio metodologico quantitativo è reperibile nell'articolo Allesina e al. (2006), in cui i legami deboli erano elisi per soglie energetiche crescenti producendo dominator via via più forti e quindi più significativi. In questa argomentazione teorica si mostrava come la sensibilità della rete cresceva in modo netto dopo aver eliminato i legami di minima taglia, disegnando scenari di estinzione più foschi di quelli prodotti testando la rete globale originaria.

“Quando una risorsa è vitale per il consumatore?”, “Quale è la percentuale oltre cui una risorsa diventa dominatore del consumatore?”. Rispondendo a queste domande avremmo una idea del momento in cui una estinzione secondaria avviene e potremmo discriminare l'importanza delle risorse per il consumatore. Avere un'idea, anche vaga, dell'entità di questo valore può essere di fondamentale importanza nella costruzione di modelli maggiormente informativi. Siamo consapevoli, come è stato mostrato anche nell'episodio di estinzione documentato e nella sua interpretazione, che le diverse specie possono manifestare differenti sensibilità al variare del loro spettro alimentare. Osservando lo studio effettuato sull'ecosistema del mare di Barents è però argomentabile, che al di sopra del 50-60 % della dieta una risorsa domini il consumatore.

In ogni caso, questa è solo una supposizione empirica, ed è auspicabile che la ricerca muova anche in questa direzione, approfondendo le conoscenze, anche per via sperimentale, anche con approssimazioni e limiti, sulla risposta del predatore (per specie, per famiglia, per livello trofico, per morfologia, per ecosistema di appartenenza, ecc..) alla riduzione dello spettro alimentare.

2.19 I DOMINATORS GENERALIZZATI

Lo studio del caso del capelin ci riporta la necessità di generalizzare l'approccio dominator. Se due specie sono risorsa di un consumatore, ed entrambe vanno estinte, la specie seguente potrebbe anche essa estinguere. Allo stesso modo, se tre specie sono risorsa ed estinguono, il consumatore sarebbe privato di accesso energetico e potrebbe cadere in un successivo vortice di estinzione. La logica può essere portata ad un qualsiasi numero di specie che estinguono contemporaneamente. Queste “dominazioni multiple” non sono individuate dal modello del dominator tree che considera la singola dominazione. Per questi motivi l'algoritmo deve essere ampliato e deve essere capace di predire l'estinzione “simultanea” di una o più specie. Uno strumento capace di produrre le dominazioni generalizzate si rivela indispensabile nell'approfondire l'analisi della interdipendenza energetica tra specie. La nozione di “generalized dominators” è conosciuta in scienza dei computer

(Gupta 1992, Teslenko e Dubrova 2005). Partendo da questo campo teorico stiamo lavorando per espandere l'algoritmo alle dominazioni multiple e al caso della coesistenza.

II ESTINZIONE SECONDARIA IN RETI TROFICHE: IL RUOLO DELLE INTERAZIONI FORTI

3.1 LA ROBUSTEZZA DELLE RETI TROFICHE

Le reti trofiche descrivono “chi mangia cosa” in un ecosistema e sono da lungo tempo un concetto fondamentale dell’ecologia (Hutchinson 1959; May 1972; Dunne 2006; May, 2006; Montoya *et al.* 2006). Capire come la struttura dei networks influenza i meccanismi di estinzione è fondamentale per conservare e proteggere la biodiversità (Loreau et al. 2001; Raffaelli 2004; Worm et al. 2006).

Come visto nel capitolo precedente, la robustezza dei networks ecologici è stata testata in numerosi esperimenti *in silico* (Dunne 2002, 2004; Sole e Montoya 2001; Allesina e Bodini 2004; Allesina e al. 2009; Estrada 2007; Memmot e al. 2004). Gli studi citati utilizzano reti trofiche qualitative, cioè assemblate attraverso la sola presenza-assenza di interazione alimentare. I links possono però differire in modo enorme in funzione della energia che trasportano, e come abbiamo visto nel capitolo I, è necessario ampliare i metodi di analisi dal punto di vista quantitativo, cercando di capire come la magnitudine di legame influenza la risposta delle reti trofiche alle perturbazioni (Bodini e al. 2010).

3.2 DISTRIBUZIONE DELLE MAGNITUDINI: QUALCUNO E’ PIU’ FORTE

I legami di una rete trofica possono divergere in modo enorme tra loro e la distribuzione delle magnitudini sia nello spettro alimentare delle specie (i.e. magnitudine dei legami in entrata) che nella taglia dei rapporti di predazione (i.e. magnitudine dei legami in uscita) non è omogenea, alcuni links sono di entità molto superiore agli altri (Banašek-Richter e al. 2009).

E’ molto probabile, che una preda che riveste la maggior parte dello spettro alimentare di una specie, sia anche più importante per la fitness del consumatore. In questo senso gli studi qualitativi citati sopra, considerando legami molto deboli come capaci di sostenere il consumatore, possono rivelarsi approssimazioni della risposta della rete trofica alla rimozione di nodi. Per esempio nello storico Dunne e al. (2002) ad un certo punto della serie di rimozioni, una certa quantità di specie poteva essere collegata per mezzo di legami molto deboli, ma risultare in “buona salute”.

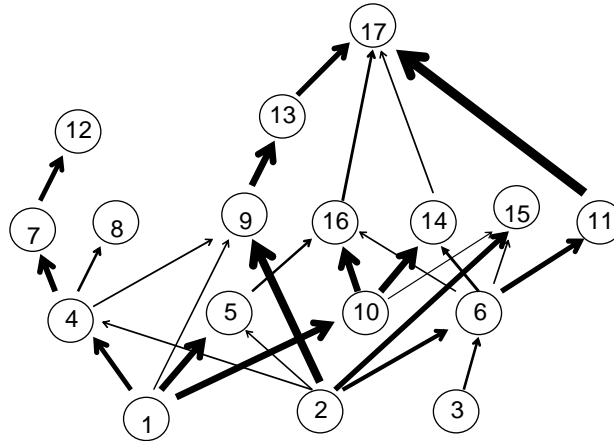


Figura 3.2: rete trofica di Narraganset in cui a scopo esemplificativo è stata inserita la taglia di legame. Tanto più spessa è la freccia, tanto maggiore è la quota di energia che essa trasferisce dalla preda al predatore.

E' ipotizzabile che le interazioni più forti siano fondamentali al sostentamento del consumatore (Allesina e Pascual 2009). Quali patterns, quindi, guidano la distribuzione delle interazioni di maggiore magnitudine?

Per capire la struttura delle interazioni forti al di sotto della miriade di interazioni di diversa taglia componenti una rete trofica si è iniziato con un approccio in cui sono considerate esclusivamente le sole interazioni più forti all'interno di ogni spettro alimentare. In questo modo genero una struttura in cui ogni specie-consumatrice possiede un solo legame entrante ed è direttamente dipendente da esso per il sostentamento. Denominiamo questo insieme composto dalle sole interazioni di massimo "struttura essenziale". Le analisi sul ruolo delle risorse fondamentali sono state effettuate su 18 reti trofiche pesate originariamente pubblicate come "ecological flow networks". Le reti trofiche sono di taglia crescente (da $S=26$ a $S=249$) e rappresentano la variabilità dimensionale conosciuta per questo tipo di sistemi. La rete del Lago Santo è riferita al paper Bondavalli e al. (2006). Otto di queste reti trofiche sono contenute in ATLSS (across trophic level system simulation, www.cbl.umces.edu/~atlss/). Altre 8 reti trofiche sono reperibili alla pagina web del Dottor. Ulanowicz (www.cbl.umces.edu/~ulan/). La grande rete di Caribbean reef è alla base dello studio di Bascompte e al. (2005). In tabella 3.1 un riassunto delle caratteristiche strutturali essenziali delle reti trofiche analizzate.

RETI TROFICHE	S	L	L/S	C
LAKE SANTO	26	191	7,34	0,28
FINAL NARRAGANSETT BAY	32	158	4,93	0,15
CHEASE LOWER	34	115	3,38	0,099
CHEASE MIDDLE	34	149	4,38	0,13
CHEASE UPPER	34	158	4,65	0,13
LAKE MICHIGAN	36	172	4,78	0,13
CHEASE MESOHALINE	36	122	3,39	0,09
MONDEGO	43	348	8,09	0,19
ST. MARK RIVER	51	270	5,3	0,1
EVERGLADES GRAMINOIDS DRY	66	793	12,01	0,18
EVERGLADES GRAMINOIDS WET	66	742	11,24	0,17
CYPRESS DRY	68	554	8,15	0,12
CYPRESS WET	68	545	8,01	0,12
MANGROVE DRY	94	1339	14,24	0,15
MANGROVE WET	94	1340	14,25	0,15
FLORIDA DRY	125	1969	15,75	0,13
FLORIDA WET	125	1938	15,5	0,12
CARIBBEAN	249	2331	9,36	0,04

Tabella 3.1: caratteristiche strutturali essenziali delle reti trofiche analizzate in questo capitolo.

3.4 FORMA DEGLI SPETTRI ALIMENTARI

Il primo interessante risultato è che la risorsa principale nello spettro alimentare trasporta gran parte della energia al consumatore. Se calcoliamo la media del valore relativo delle risorse di massimo scopriamo che gran parte delle reti trofiche presenta un valore prossimo al 60%. Vedere figura 3.3. Questo significa che prendendo la sola risorsa di massimo contenuto energetico in ogni spettro alimentare considero oltre il 50% dell'energia affluente a ciascuna specie. Questo dato è di grande importanza perché indica come l'energia sia distribuita in modo "preferenziale": una sola risorsa tra le varie sfruttate è responsabile di gran parte della dieta del consumatore. In 6 reti trofiche analizzate si supera il 60%; in Chesapeake Mesohaline si raggiunge il 74% di media, in questa rete oltre i 2/3 dell'energia è trasportata dalla sola risorsa di massima magnitudine. Solo in 2 reti trofiche si scende sotto il 40% di media (Florida dry 35% e Florida wet 38%) ma anche in questi casi l'importanza relativa della interazione di massimo rimane molto alta. In questo senso le reti trofiche analizzate per via quantitativa si scoprono altamente "specialiste" perché presentano consumatori il cui spettro alimentare è preferenziale e la preda di massimo riveste gran parte della dieta. La scoperta di questo "modello preferenziale" nel distribuire l'energia giustifica il nostro approccio in cui vengono considerate e analizzate le risorse di massimo e evidenzia ancor più la necessità di discriminare i legami in base alla loro taglia.

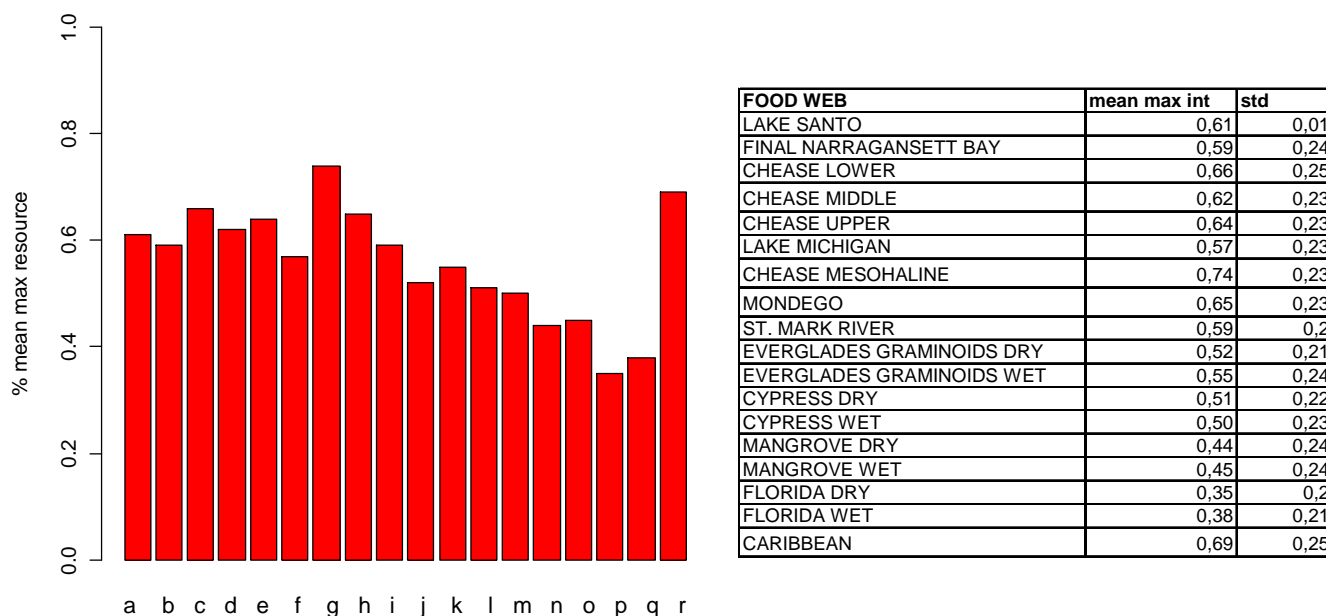


Figura 3.3: a sinistra istogramma del valore medio relativo della risorsa di massima magnitudine per ogni consumatore per ogni food web analizzata. A destra tabella che indica media e deviazione standard medio relativo della risorsa di massima magnitudine. (a) Lake Santo S=26, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Cheasapeake bay S=31, (d) Middle Cheasapeake bay S=31, (e) Upper Cheasapeake bay S=31, (f) Lake Michigan s= 36, (g) Cheasapeake bay mesohaline S=36, (h) Mondego Estuary S=43, (i) St. Mark River S=51, (j) Everglades graminoids wet season S=66, (k) Everglades graminoids dry season S=66, (l) Cypress ecosystem wet season S=68, (m) Cypress ecosystem dry season S=68, (n) Mangrove wet season S=94, (o) Mangrove dry season S=94, (p) Florida wet season S= 125, (q) Florida dry season S= 125, (r) Caribbean S=249.

Oltre alla media abbiamo analizzato la distribuzione completa delle risorse di massimo per ogni rete trofica. La taglia è indicata in percentuale, cioè è il risultato del rapporto tra l'entità della risorsa di massimo e il totale della energia in transito nello spettro alimentare; vedere figura 3.4. Per 6 reti trofiche la distribuzione è spostata verso destra indicando la grande importanza delle risorse fondamentali. Per altre 6 reti trofiche la distribuzione è simmetrica, ma data la media molto alta, l'importanza delle risorse di massimo è sempre dominante. Per altre 6 reti trofiche la distribuzione è spostata sulla sinistra, e in queste il ruolo delle risorse di massimo è inferiore. Possiamo quindi dire, che in molte reti trofiche la dominanza delle interazioni forti è enorme, in altre è forte, e nell'ultimo gruppo è relativamente minore, anche se la media si mantiene di entità significativa. In figura la

distribuzione delle interazioni di massimo per 4 reti trofiche. In appendice a fine capitolo i grafici delle distribuzioni delle risorse di massimo per ogni rete trofica.

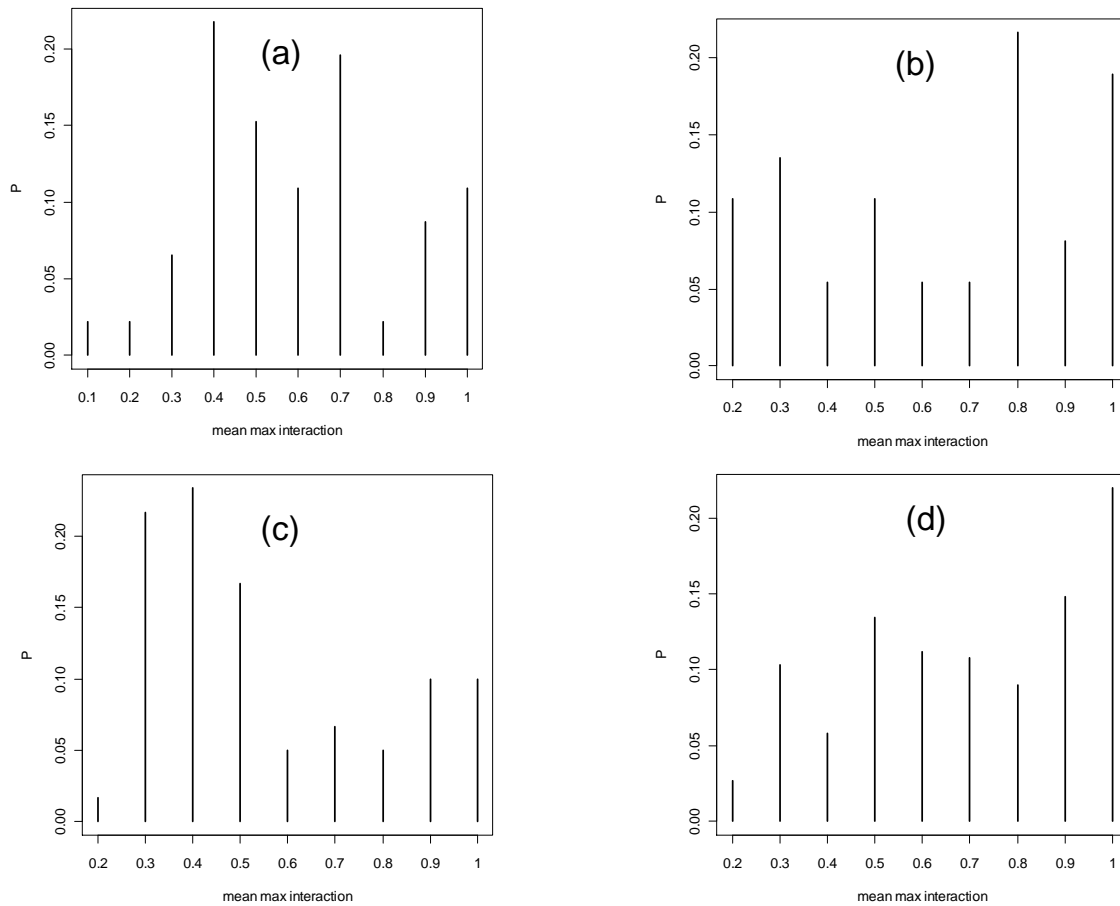


Figura 3.4: distribuzione della taglia relativa delle risorse di massimo per quattro reti trofiche. Sei reti trofiche presentano distribuzione asimmetrica verso sinistra come in figura (c). Sette reti trofiche presentano distribuzione simmetrica, come in figura (a). Altre sei reti trofiche mostrano distribuzione con curtosi a destra, come figure (b-d). Legenda: (a) St. Marks S=51, (b) Mondego estuary S=43, (c) Everglades wet S=68, (d) Caribbean S=249.

3.5 FORMA SPETTRI ALIMENTARI: UN MODELLO NULLO

Per testare la dominanza di alcune risorse, cioè l'evidenza che alcune prede sono energeticamente più grosse delle altre nella dieta del consumatore, abbiamo realizzato un modello nullo con cui confrontare gli spettri alimentari reali. Il modello nullo è creato attraverso l'attribuzione casuale di informazione, proprio come fatto nelle genesi dei grafi casuali nel processo di acquisizione dei legami tra nodi (Erdos e Renyi 1959). I grafi Erdos e Renyi erano creati attribuendo legami ai nodi in modo casuale, cioè si sorteggiava una coppia di nodi e si aggiungeva un'arco ad essa. Allo stesso

modo è possibile attribuire energia alle risorse di un determinato spettro alimentare sorteggiando tra esse, con la medesima probabilità a priori, chi riceverà una unità, un “quanto”, di energia. Alla fine del processo di distribuzione della energia le risorse (viste in questo modo come contenitori in cui inserire una certa quantità di informazione) si saranno accresciute e presenteranno differenze determinate dal caso. Ciò che otteniamo quindi, è uno spettro alimentare prodotto senza alcuna assunzione a priori, e le differenze di taglia tra le risorse energetiche saranno determinate da fluttuazioni anch'esse casuali. Al di sopra della distribuzione ottenuta in modo nullo si sono saggiate le differenze, che saranno confrontate poi con lo spettro alimentare reale. Schematicamente, per un dato spettro alimentare di S prede:

- Distribuisco una quantità E di energia tra le prede. Questa è l'energia in entrata al consumatore.
- Ad ogni iterazione inserisco un quanto di energia, cioè di una unità, in modo casuale. Ripeto l'attribuzione del quanto di energia fino ad esaurire l'ammontare di E (i.e. se $E=100$ si effettueranno 100 sorteggi tra le S prede e saranno assegnati 100 unità energetiche).
- Saggio la distribuzione ottenuta attraverso il modello nullo per mezzo di un indice di diversità. Confronto le differenze di taglia tra risorse prodotte dal modello nullo con le differenze tra risorse presenti nello spettro alimentare reale.

In questo modo possiamo verificare se le differenze sono casuali o sono imposte da una “dominanza energetica” di alcune risorse su altre. Se l'omogeneità dello spettro nullo è assimilabile a quella dello spettro reale l'ipotesi di dominanza è confutata.

Il test è stato effettuato su 2 spettri alimentari scelti casualmente per ciascuna rete trofica, per un totale di 36 confronti totali. Gli spettri sono scelti casualmente per $S > 3$, gli spettri con meno di 3 risorse infatti sono troppo ristretti per servire al confronto e sono stati scartati. Le differenze sono analizzate per mezzo dell'indice di Shannon-Wiener (Shannon 1949), un indice di diversità ben conosciuto e ampiamente utilizzato in ecologia.

I risultati di questo confronto tra modello nullo e le diete reali sostengono l'ipotesi di dominanza, gli spettri prodotti per attribuzione casuale presentano differenze tra le magnitudini delle risorse sempre inferiori rispetto a quelle riscontrabili negli spettri alimentari reali. In altre parole, gli spettri nulli sono molto omogenei e presentano risorse di taglia comparabile; gli spettri reali mostrano al contrario risorse di taglie molto differenti. Questo può indicare che la “dominanza” esperita per

alcune risorse nelle diete reali non è determinata da fenomeni casuali ed è da imputare a determinati meccanismi soggiacenti i rapporti risorsa-consumatore.

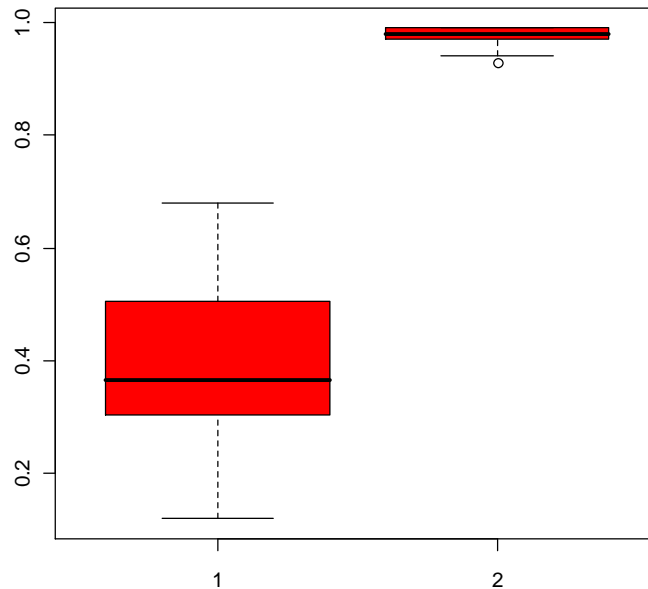


Figura 3.5: grafico a scatole in cui è raffigurato il confronto tra gli indici di Shannon degli spettri alimentari reali e la controparte nulla. Nel test a coppie, sempre gli spettri reali hanno evidenziato una “skewness”, una mancanza di omogeneità, superiore ai modelli nulli. Legenda: 1 indica H' reale; 2 indica H' del modello nullo.

3.6 INTERAZIONI DI MASSIMO: MODELLI DI DISTRIBUZIONE

In letteratura è stata ampiamente studiata la legge di potenza nella distribuzione dei legami all'interno delle reti trofiche (Dunne 2006, Albert e Barabasi 2002). Non è stata mostrata invece la distribuzione delle interazioni di maggiore magnitudine per ogni consumatore.

Dalla analisi di 18 reti quantitative appare come le interazioni di massimo siano strutturate secondo schemi non casuali dove poche specie-risorsa detengono la maggior parte dei legami fondamentali per i consumatori. Vedere figura 3.6.

Queste distribuzioni scalari sottolineano la presenza di “hubs energetici” all'interno delle strutture essenziali, cioè risorse da cui preferenzialmente partono le interazioni di massimo contenuto energetico nello spettro alimentare dei consumatori. Questi hubs da cui originano la maggior parte

delle interazione fondamentali della rete si profilano come specie chiave dell'ecosistema. Dato molto interessante poi, è che le distribuzioni si mostrano ad invarianza di scala, attraversano cioè reti di taglia crescente immutate nella forma.

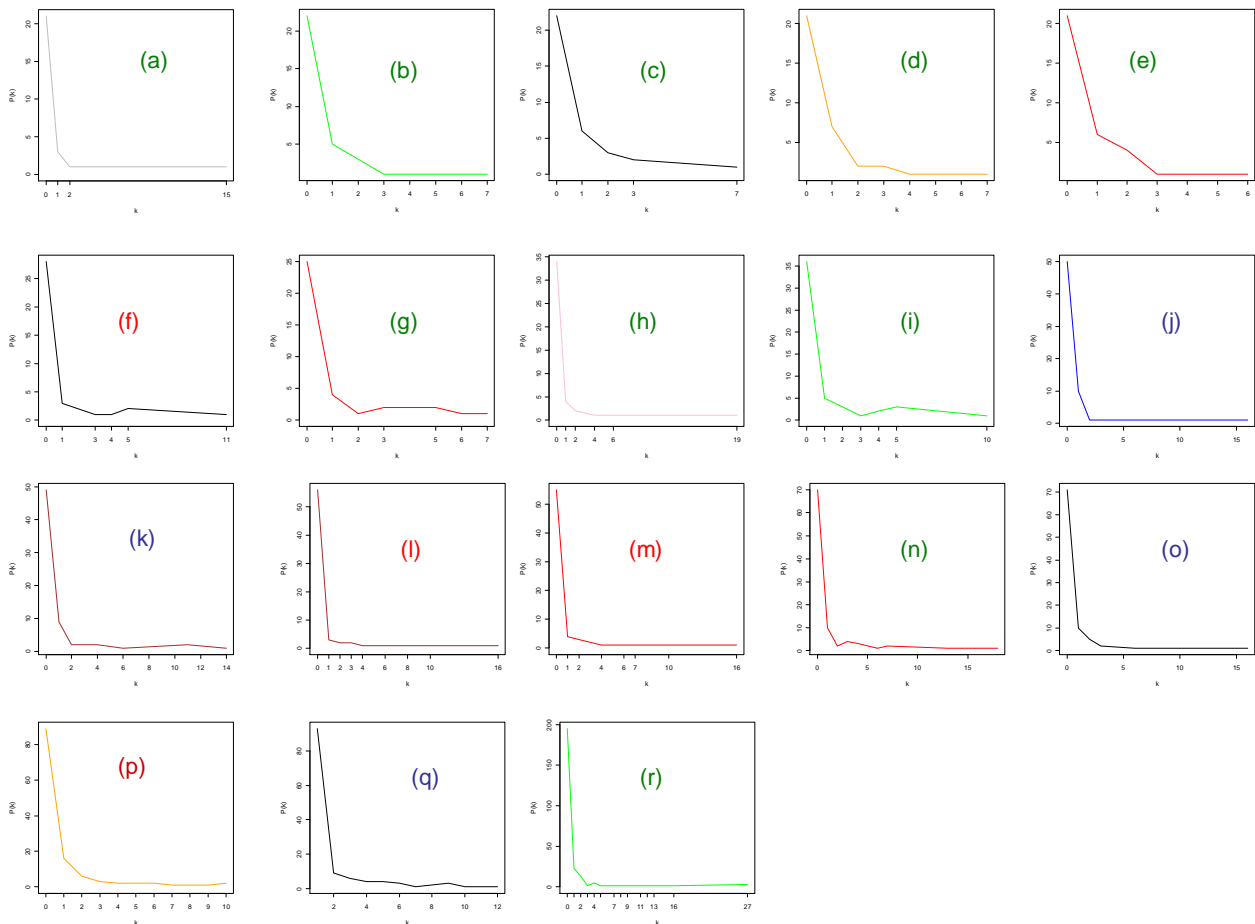


Figura 3.6: distribuzione di probabilità delle interazioni di massimo per specie-risorsa in 18 reti trofiche analizzate. In ascissa il grado k della specie risorsa, in ordinata la probabilità $P(k)$ di avere una risorsa con k legami uscenti (cioè con k legami di massimo uscenti). Le distribuzioni sono tutte “a coda pesante”, cioè funzioni in cui poche specie detengono la maggior parte dei legami e molte specie possiedono pochi legami. Le distribuzioni sono anche “scale free”, cioè attraversano invariate reti di taglia crescente (da $S=26$ a $S=249$). Legenda: (a) Lake Santo $S=26$, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Cheasapeake bay $S=31$, (d) Middle Cheasapeake bay $S=31$, (e) Upper Cheasapeake bay $S=31$, (f) Lake Michigan $s=36$, (g) Cheasapeake bay mesohaline $S=36$, (h) Mondego Estuary $S=43$, (i) St. Mark River $S=51$, (j) Everglades graminoids wet season $S=66$, (k) Everglades graminoids dry season $S=66$, (l) Cypress ecosystem wet season $S=68$, (m) Cypress ecosystem dry season $S=68$, (n) Mangrove wet season $S=94$, (o) Mangrove dry season $S=94$, (p) Florida wet season $S=125$, (q) Florida dry season $S=125$, (r) Caribbean $S=249$.

3.7 COME SI MOSTRANO LE STRUTTURE ESSENZIALI

Mantenendo la risorsa principale per ogni consumatore si ottiene quasi sempre un albero, cioè una struttura connessa e aciclica (Allesina e Bodini 2004). Solo in rari casi la SE delle reti trofiche presenta cicli o cappi (i.e. fenomeni di predazione reciproca) a dimostrare che i legami forti sono “funzionali” (Allesina et al. 2009) alla sopravvivenza delle specie consumatrice.

Se visualizziamo quindi in un albero le strutture essenziali si può notare come esse siano più informative rispetto ai dominators realizzati per via qualitativa: si rilevano molte più dominazioni. Questo era già stato previsto in un primo approccio quantitativo impiegato nei dominators (Allesina e al. 2006)

Le strutture essenziali come dominator trees indicano chiaramente la natura scalare della attribuzione delle interazioni di massimo tra risorse: alcune risorse si appropriano della maggior parte delle interazioni forti e sono specie chiave nella distribuzione della energia all'interno della rete. In questo senso le strutture essenziali sono molto sensibili all'attacco, perché colpendo questi connettori energetici si cagiona un danno enorme a gran parte dei consumatori.

Allo stesso modo, le strutture essenziali si profilano come resistenti all'errore, molte specie infatti non dominano altre specie e non possono produrre estinzione secondaria se estinte. Questi taxa sono le cosiddette foglie, e tra queste vi sono sia predatori apicali che risorse della rete originaria. Molte risorse sono foglie perché non possiedono legami forti verso i consumatori, ma solo interazioni intermedie o residuali. Una volta che, nel meccanismo di costruzione di una struttura essenziale, sono rimossi dalla rete i legami intermedi e deboli, questi nodi non presenteranno legami uscenti e saranno collegati al sistema per mezzo del solo legame entrante (i.e. avranno un solo legame entrante che è la risorsa di massimo). In figura 3.7 quattro strutture essenziali di taglia crescente.

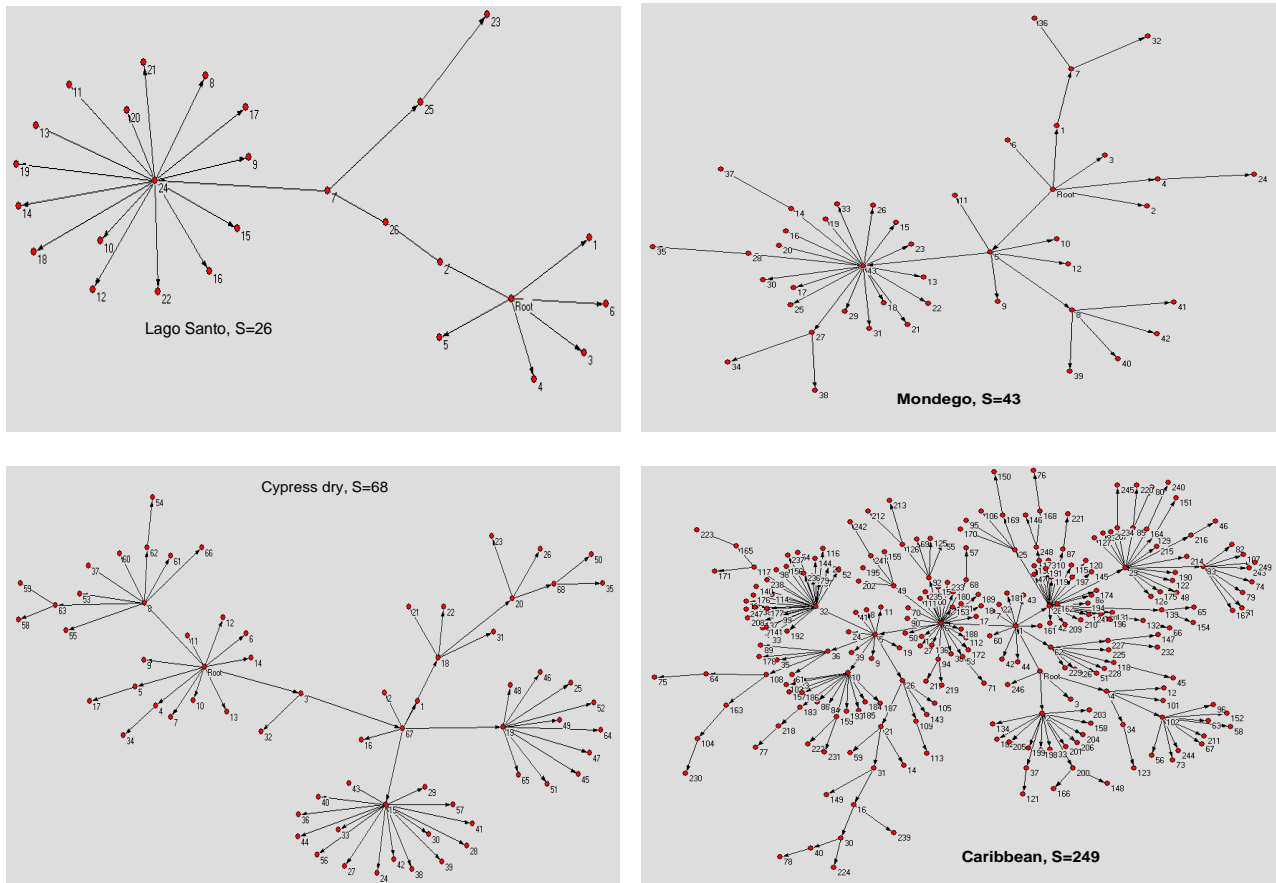


Figura 3.7: strutture essenziali delle reti trofiche Lago Santo S=26, Mondego estuary S=43, Cypress dry season S= 68, Caribbean S=249. E' ben visibile come poche specie detengano moltissime interazioni forti (i centri dei “simil fiori” dell’albero da dove partono molte interazioni di massimo) e si affermino come specie chiave dell’ecosistema. Sopprimendo questi hubs si lascerebbe la maggior parte delle specie senza la loro risorsa di massima magnitudine con conseguente e ipotizzabile grande danno per la stabilità della rete. Allo stesso modo, molte specie risorsa non sono fonte fondamentale di energia per nessuna specie e sono le cosiddette foglie dell’albero.

3.8 L’INDICE A_{ES}

Il problema in cui sono incorso nello studio delle strutture realizzate con i soli legami di massimo, è che AS e ES, almeno in parte, accrescono e diminuiscono in proporzione. In altre parole, se una struttura essenziale possiede alto AS allora facilmente presenterà anche un elevato ES.

Un ulteriore problema della indicizzazione della sensibilità all’errore è che “ad un solo livello di distribuzione”, cioè considerando la distribuzione dei nodi dominati ad un solo cammino di lunghezza, ES permane invariato qualsiasi sia la struttura realizzata. In altre parole dato come invariante il numero dei nodi dominati nella rete, ES è costante qualsiasi sia la struttura.

Vedere figura 3.8 per chiarire il concetto.

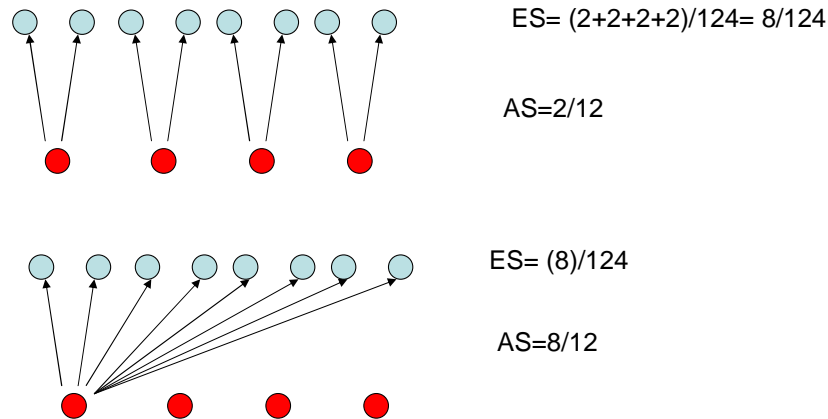


Figura 3.8 : due strutture prede-predatori con un solo legame entrante per ciascun predatore ad indicare le nostre strutture essenziali. In alto struttura (S=12) con distribuzione omogenea: AS è minimo e ES è pari a 8/124. In basso rete con distribuzione scalare: AS massimo (se si considera la serie di prede e predatori come invariante) ed ES è 8/124 come la configurazione sopra. Nel primo caso però posso interagire con la rete con maggior probabilità, colpendo casualmente un nodo posso arrecare estinzione secondaria 4 volte su 12. Nel secondo caso invece solo in un caso posso arrecare estinzione secondaria. In questo senso la rete di sopra è “più sensibile all’errore” rispetto alla rete sotto. ES non riesce a misurare la differenza.

Come fare per ovviare a questi inconvenienti?

Ho utilizzato l’indice A_{ES} .

A_{ES} misura la probabilità che accada una estinzione secondaria nella rete rimuovendo casualmente un nodo. A_{ES} è, in altre parole, la frazione di nodi che nel tree possono causare almeno una estinzione secondaria.

Esso è dato dal numero degli addendi significativi, cioè diversi da zero, che concorrono a formare l’indice ES. Se il numero degli addendi significativi è 4 significa che ho quattro possibilità di arrecare una estinzione secondaria colpendo un nodo del sistema.

Si formalizza in:

$$A_{ES} = (\sum i(\text{dom}) \neq 0) / N \quad \forall i \neq r \quad (3.1)$$

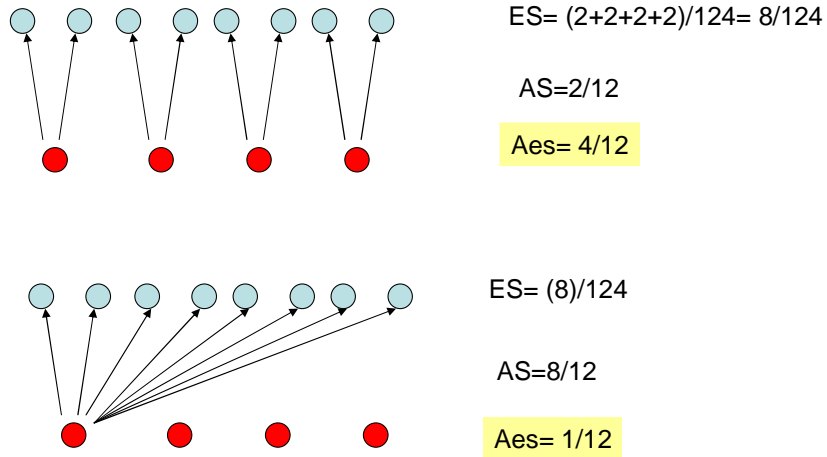


Figura 3.9 : l'indice A_{ES} riesce a comprendere le variazioni di distribuzione che avvengono ad informazione costante. La rete omogenea, parte alta della figura, produce un A_{ES} pari a $4/12$ (posso provocare estinzione in quattro modi) mentre la rete scalare produce un A_{ES} pari a $1/12$ (posso provocare estinzione in un solo modo). La differenza di sensibilità all'errore è intercettata.

A_{ES} è quindi correlato alla propensione all'errore della rete, ed è dato anche dal numero di nodi che non sono foglie. Le foglie sono i nodi apicali che non hanno legami uscenti e che possiedono un solo link entrante. Ponendo f il numero delle foglie A_{ES} diventa:

$$A_{ES} = (N - f) / N \quad (3.2)$$

Vedere figura 3.10 per un'esemplificazione del calcolo dell'indice.

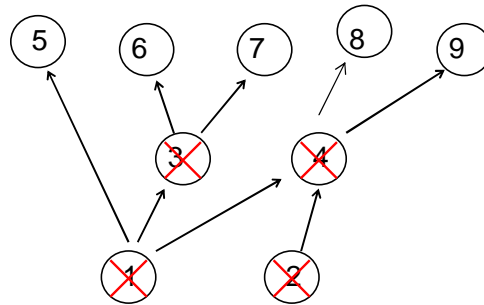


Figura 3.10: in questa semplice struttura posso arrecare estinzione secondaria in 4 casi (sopprimendo i nodi 1, 2, 3, 4) rispetto ai 9 nodi totali (i nodi 5, 6, 7, 8, 9 sono foglie, cioè nodi senza legami uscenti e non producono estinzione secondaria). L'indice A_{ES} sarà quindi 4/9: rimuovendo casualmente un nodo posso arrecare estinzione secondaria in 4 volte su 9.

Altra caratteristica importantissima di A_{ES} è che è circa inversamente proporzionale a AS .

All'aumentare di AS diminuisce A_{ES} .

In questo modo posso porre la sensibilità all'attacco e quella all'errore all'interno di un trade-off che si rivelerà fondamentale nell'interpretare i risultati di questo studio.

3.9 L'INDICE DI SHANNON COME MISURA DELLA SENSIBILITA'

L'indice di Shannon-Wiener H' è un indice di diversità usato in statistica.

$$H' = - \sum_{j=1}^s p_j \log p_j$$

dove p_j è la proporzione della j -esima specie ($\sum_j p_j = 1$) e s è il numero delle specie.

E' stato introdotto all'interno della teoria dell'informazione da Claude Elwood Shannon nel 1948 (Shannon 1948) ed è ampiamente usato in ecologia come misura della equiripartizione. Esso è massimo quando l'informazione è perfettamente distribuita, ed è minimo quando l'informazione è perfettamente raccolta. H' è alto quando l'informazione è distribuita in modo omogeneo ed è basso quando l'informazione è distribuita in modo scalare.

Ad informazione costante quindi, l'indice di Shannon normalizzato (i.e. $H'/\log(S)$, in modo che $0 \leq H' \leq 1$) è perfetto nella misura della ripartizione del danno ed in questo studio sarà utilizzato come indice di sensibilità. Vedere figura 3.11 per chiarire il concetto.

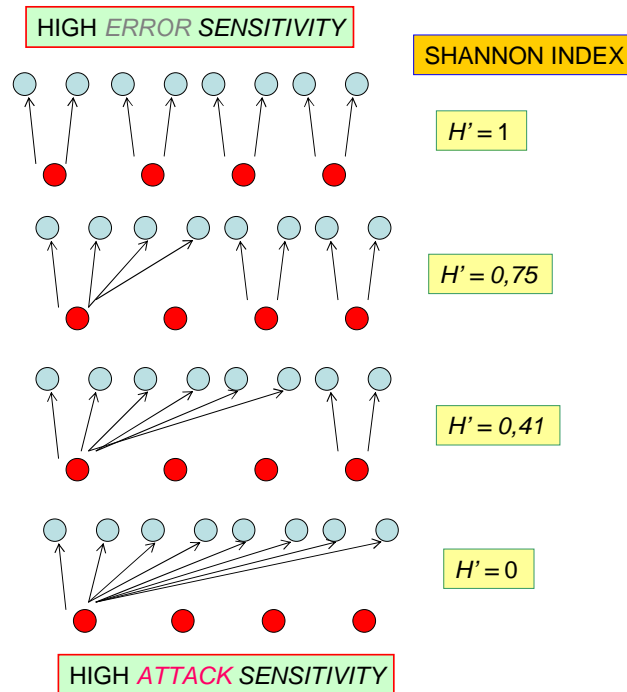


Figura 3.11: H' decresce passando dalla struttura omogenea in alto, dove ogni risorsa possiede due legami uscenti, alla struttura perfettamente scalare in basso, dove una sola risorsa detiene tutti i legami. La sensibilità all'attacco cresce passando dalla struttura omogenea in alto ($AS=2$, minimo attacco) alla struttura in basso ($AS=8$, massimo attacco). La sensibilità all'errore decresce passando dalla struttura omogenea in alto ($A_{ES} = 4$, massima sensibilità all'errore) alla struttura in basso ($A_{ES} = 2$, minima sensibilità all'errore). In questo senso H' è proporzionale alla sensibilità all'errore e inversamente proporzionale alla sensibilità all'attacco ed è una perfetta misura della sensibilità della struttura essenziale.

3.10 AS vs A_{ES} : LE RETI TROFICHE EVITANO L'ERRORE

Le strutture essenziali appaiono sensibili all'attacco e resistenti all'errore. Questo è causa del fatto che poche specie-risorsa detengono la maggior parte delle interazioni forti (hubs energetici) e sono quindi specie fondamentali per il sostentamento di molti consumatori. Siccome poche specie si appropriano della maggior parte delle interazioni di massimo, molte altre rimarranno senza e non potranno produrre estinzione secondaria se rimosse. Se miriamo i nodi più connessi delle strutture essenziali possiamo cagionare un danno enorme alla rete (elevato AS, elevata sensibilità all'attacco), se invece eliminiamo nodi in modo casuale la maggior parte delle rimozioni non produrrà estinzione secondaria (ridotto A_{ES} , minima sensibilità all'errore).

La distribuzione non omogenea delle interazioni forti per risorsa massimizza la sensibilità all'attacco della rete e minimizza la sensibilità all'errore. Vedere figura 3.12.

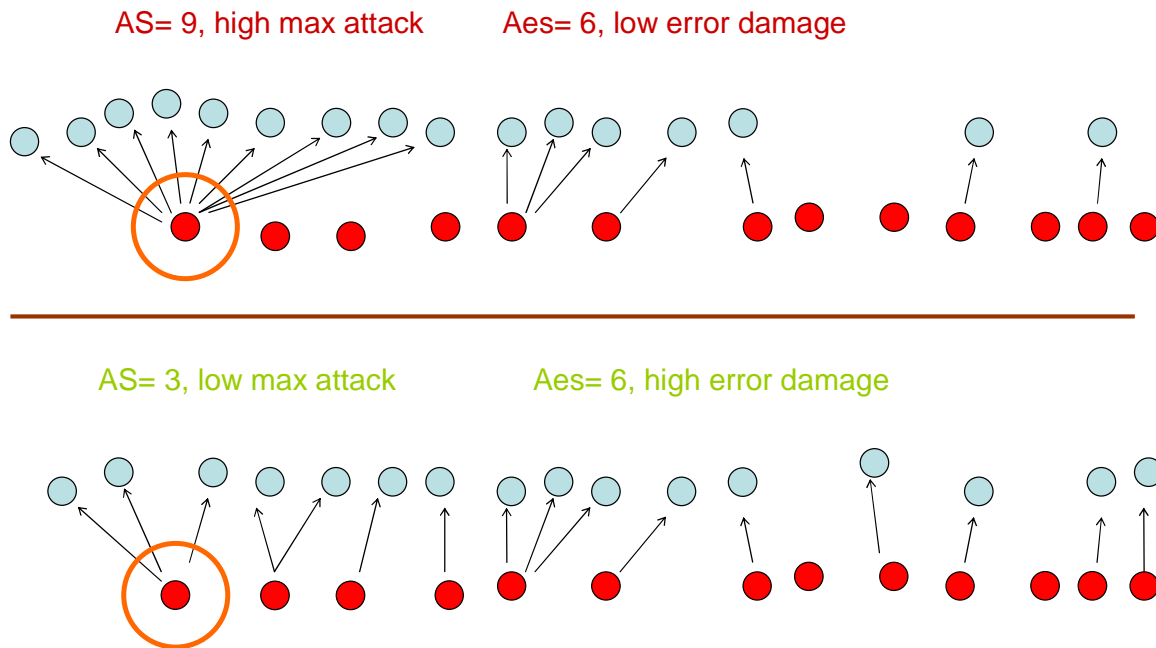


Figura 3.12: le reti reali sono raffigurate in modo esemplificativo nella serie prede-predatori sopra in figura, dove la distribuzione è scalare, in cui poche specie possiedono molti links uscenti e sono fondamentali alla fitness di molti consumatori (alta sensibilità all'attacco); allo stesso tempo molte risorse non detengono legami (le specie in rosso senza links uscenti) e non possono produrre estinzione secondaria (bassa sensibilità all'errore). Una diversa distribuzione delle interazioni forti, più omogenea come sotto, avrebbe ridotto il Max attack e aumentato A_{ES} . (N.B. Ciascuna risorsa avrebbe in realtà un legame entrante, se la rete appare disconnessa è solo per esigenze di spazio)

3.11 RILEVANZE STATISTICHE: I TEST DI PERMUTAZIONE

Le interazioni di massimo sono davvero raccolte al di sopra di pochissime specie?

La distribuzione dei legami forti dispone di alternative all'interno della rete qualitativa? In altre parole esistono dei cammini diversi per i flussi di maggiore intensità energetica rispetto a quelli realizzati dalle interazioni di massimo nelle 18 reti trofiche analizzate? E' necessario capire se i legami forti originano da poche specie perché imposto dalla architettura qualitativa globale o è invece il risultato di un processo sviluppatosi tra diverse possibili configurazioni.

Per rispondere a queste domande applico un semplice test di permutazione (bootstrap test) ridistribuendo casualmente le magnitudini di legame all'interno degli spettri alimentari. Ottengo quindi delle reti qualitative identiche a quelle reali dove le magnitudini di interazione sono assegnate in modo random. Estraggo poi da queste reti casuali la struttura essenziale e ne testo la sensibilità attraverso gli indici AS, ES, A_{ES} , H' , cioè procedo nella analisi con il medesimo metodo con cui sono state esaminate le reti reali. Le reti realizzate per mezzo del test di permutazione fungeranno quindi da modello nullo con cui confrontare la struttura delle reti reali.

Ipotesi nulla.

Se le interazioni forti si raccolgono nel modo più omogeneo possibile tra specie-risorsa allora la differenza tra sensibilità all'attacco e all'errore di strutture essenziali reali e permutate non sarà significativa:

Sensibilità all'attacco reale= Sensibilità all'attacco modello nullo

Sensibilità all'errore reale= Sensibilità all'attacco modello nullo

Ipotesi alternativa.

Se le interazioni forti si raccolgono sopra poche e determinate specie-risorsa allora la differenza tra sensibilità all'attacco di strutture essenziali reali e permutate sarà significativa:

Sensibilità all'attacco reale= Sensibilità all'attacco modello nullo

Sensibilità all'errore reale= Sensibilità all'attacco modello nullo

In sintesi il test di permutazione ci dice se le magnitudini di massimo avrebbero potuto disporsi in modo meno scalare all'interno della rete trofica.

I test di permutazione confermano l'ipotesi alternativa in modo netto. L'indice AS prodotto dalle strutture essenziali reali è superiore a quello prodotto dalle strutture essenziali casuali (T Wilcoxon test, $p < 0,01$), a conferma che la distribuzione delle interazioni di massimo è scalare e pochissime risorse chiave ne detengono la maggior parte.

A_{ES} , che ad informazione costante è in relazione inversa ad AS, è nettamente superiore nelle reti permutate (T Wilcoxon test, $p < 0,01$): ciò indica che è molto più facile provocare una estinzione secondaria nelle reti realizzate distribuendo casualmente le magnitudini rispetto a quelle reali.

L'indice di Shannon che descrive l'omogeneità di una distribuzione è solidamente maggiore nelle strutture permutate (T Wilcoxon test, $p < 0,01$), le strutture casuali, perciò, sono più omogenee

rispetto a quelle reali. Infine, a conforto degli indici precedenti, ES è maggiore nelle strutture permutate rispetto a quelle reali (T Wilcoxon test, $p < 0,05$). I risultati sono illustrati graficamente in figura 3.13. In appendice la tabella con gli indici delle strutture essenziali reali e quella relativa agli indici delle strutture permutate.

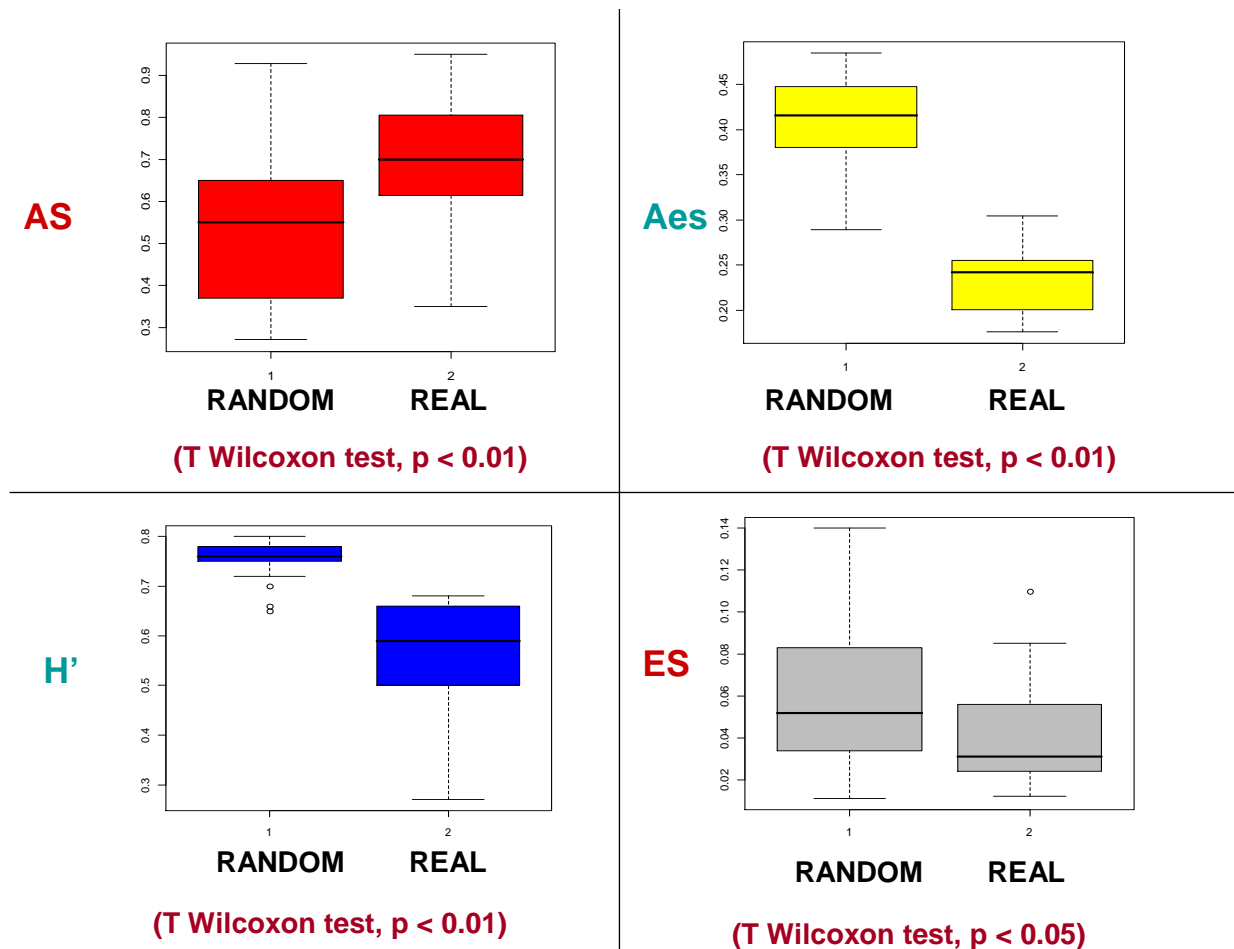


Figura 3.13: in alto a sinistra: le reti reali mostrano AS statisticamente superiore a quello delle reti la cui magnitudine del links è stata distribuita in modo casuale (T Wilcoxon test, $p < 0,01$). In alto a destra A_{ES} è significativamente inferiore nelle reti reali se comparate con le reti random (T Wilcoxon test, $p < 0,01$). In basso a sinistra: l'indice di Shannon H' è nettamente superiore nelle reti prodotte dal test di permutazione (T Wilcoxon test, $p < 0,01$). In basso a destra: ES delle reti reali è inferiore a quello delle reti random (T Wilcoxon test, $p < 0,01$).

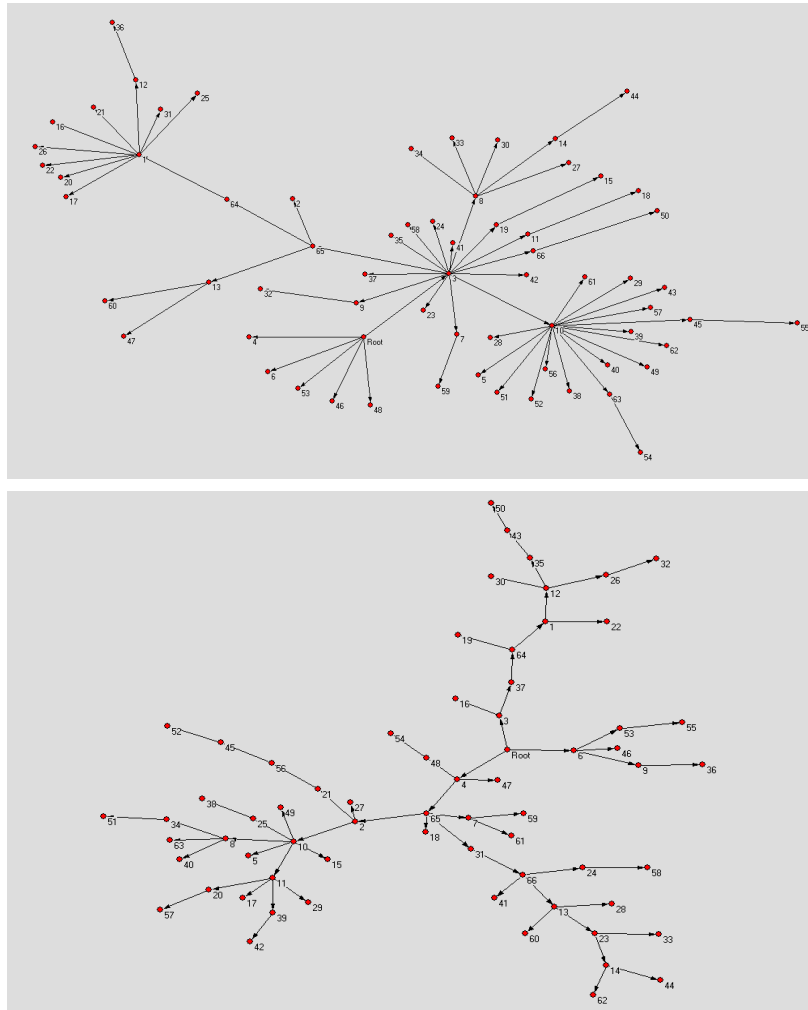


Figura 3.14: in alto struttura essenziale di Everglades wet S=66, in basso la struttura essenziale di Everglades wet S=66 dopo la permutazione. E' visibile come gli hubs siano di taglia inferiore nella struttura permutata rispetto alla rete reale; questo significa che distribuendo le magnitudini casualmente si produce una struttura essenziale più omogenea e meno sensibile all'attacco.

I test di permutazione, in sintesi, ci dicono che le interazioni di massimo avrebbero potuto disporsi in modo più uniforme all'interno della rete: l'architettura dei legami qualitativi avrebbe permesso infatti una distribuzione delle strongest interactions meno accentrata rispetto a quella osservata. Il che è come dire che la via scelta e realizzata, cioè massimizzare l'attacco e minimizzare l'errore, non è imposta dalla forma qualitativa della rete.

3.12 INTERAZIONI DI MASSIMO vs CONNETTANZA

Le specie-risorsa che detengono la maggior parte delle interazioni di massima magnitudine sono anche le più connesse nella rete?

Tra le 18 reti trofiche testate solo in un caso la specie che detiene il maggior numero di interazioni di massimo è anche il nodo più connesso. La connettanza globale non è quindi in relazione con la connettanza riferita alle interazioni di massimo. E' da evidenziare però, che in 14 food webs la specie più connessa è un nodo non vivente detrito o materia organica disciolta. Se escludiamo dalla analisi i nodi non viventi notiamo che solo in 4 casi il nodo più connesso è anche una risorsa di massimo; questo denota la mancanza di relazione univoca tra la connettanza qualitativa, anche considerando solo i nodi viventi, e la connettanza riferita alle interazioni di massimo. Se nelle nostre analisi individuiamo una "risorsa di massimo" non è detto che questa sia il nodo più connesso; per converso, se selezioniamo un hub non è probabile che questo sia risorsa di massimo per il maggior numero di consumatori. Questa mancanza di relazione diretta tra i generi di connettanza complica i meccanismi di interpretazione dell'estinzione nelle reti trofiche.

Tra le 18 reti trofiche testate solo in 3 casi la specie che detiene il maggior numero di interazioni di massimo è anche il nodo di maggior connettanza uscente. In altri 2 casi la risorsa con il maggior numero di interazioni di massimo era di massima connettanza uscente ma condividendo il grado con altri nodi. Appare chiaro, che la connettanza, sia "in + out" che "out" non è in relazione con la connettanza riferita ai links di maggior magnitudine. In questo senso, la rete globale, maschera l'esistenza di questi "hubs energetici" che si profilano come specie chiave dell'intero ecosistema. Vedere tabella 3.2 per i confronti effettuati e descritti in questo paragrafo tra le varie forme di connettanza.

3.13 INTERAZIONI DI MASSIMO vs BIOMASSA

Le specie che detengono la maggior parte delle interazioni di massima magnitudine sono anche quelle con il maggior contenuto di biomassa nell'ecosistema?

Anche se può apparire come ovvia, la relazione tra biomassa della specie-risorsa e magnitudine delle interazioni sopra di essa è smentita da una prima analisi. Su 16 reti analizzate (mancano i dati di Lago Santo e Caribbean), in nessun caso il nodo di maggior contenuto di biomassa è anche quello da cui dipartono il maggior numero di interazioni di massimo. In 11 reti però il nodo di maggior biomassa è un nodo non vivente: POC, DOC, detritus, ecc. Se escludo nella analisi i nodi non viventi, che in alcuni ecosistemi sono forzatamente i nodi con maggior biomassa (e.g. il detrito negli ecosistemi lacustri), osservo che solo in 4 reti la specie a maggior contenuto di energia corrispondeva a quella con il maggior numero di interazioni di massimo. Questo dato è davvero interessante: le specie "più grandi", quelle cioè di maggior biomassa puntuale nell'intero

ecosistema, non sono le stesse da cui originano le interazioni fondamentali al sostentamento del consumatore.

RETI TROFICHE	best strong	best out degree	best total degree	best total living
Lake Santo	24	7	24	7
Final Narraganset bay	19	32	32	19,21,24
Chease lower	1	1,16,17	34	16,17
Chease middle	1	16,17	34	9,16,17
Chease upper	17	17,34	34	17
Chease mesohaline	8	2,35	36	8
Lake Michigan	17	16	36	16
Mondego	43	43	43	27
St. Mark river	12	5	51	19,27
Everglades dry	3	10	66	10,11
Everglades wet	10	10	66	10
Cypress dry	15	19	68	19
Cypress wet	15	19	68	19
Mangrove dry	2	2	93	60
Mangrove wet	2	2	93	57
Florida dry	43	44	123	44
Florida wet	43	43,44	123	44
Caribbean	32	33	79	79

Tabella 3.2: confronto tra le diverse tipologie di distribuzione dei links per le 18 reti trofiche analizzate. Best strong: indica le specie-risorsa che detengono il maggior numero di links nella SE. Best total: indica la specie più connessa nella rete trofica qualitativa. Best outgoing: indica la specie con il maggior numero di legami uscenti nella rete trofica qualitativa. Best total living: indica la specie vivente più connessa. Solo in Lake Santo food web il nodo da cui originano il maggior numero di interazioni di massimo è anche quello più connesso nella rete qualitativa. Solo in 3 casi il nodo con il maggior numero di interazioni di massimo è anche il più connesso se si considerano i legami uscenti (Everglades wet, Mangrove dry, Mangrove wet). In altri 3 casi il nodo più connesso nella SE è anche il nodo di maggior “connettanza uscente” ma divide il grado con altre specie inficiando il valore del confronto (Chease lower, Chease upper, Florida wet).

3.14 SHANNON vs MAGNITUDINE

Come abbiamo visto nel paragrafo 2.8, una distribuzione omogenea avrà un indice di Shannon superiore rispetto ad una distribuzione scalare. In questo senso l'indice di Shannon applicato alla distribuzione dei consumatori per risorsa è una misura adatta della sensibilità: se l'indice è alto significa che le risorse sono distribuite equamente (i.e. le risorse detengono mediamente lo stesso numero di consumatori) e la sensibilità all'attacco è minimizzata; se H' è basso indica che i consumatori sono distribuiti in modo preferenziale (scalare), cioè poche risorse si appropriano della maggior parte dei consumatori e la sensibilità all'attacco è massimizzata (colpendo i pochi hubs risorsa arreco un grande danno perché coinvolgo la maggior parte dei consumatori).

Abbiamo anche visto, per mezzo dei test di permutazione, che la distribuzione delle interazioni più forti è molto scalare, e tra i cammini esistenti nella rete, quelli di massima magnitudine sono diretti verso pochissime risorse. Queste risorse sono quindi specie chiave della comunità.

Ma come si comporta la sensibilità all'attacco misurata per mezzo dell'indice di Shannon al variare della magnitudine? La distribuzione dei legami intermedi e deboli per risorsa è scalare quanto quella osservata nei legami forti? Secondo la logica sottesa dai test di permutazione questo non dovrebbe essere così, e i legami deboli dovrebbero essere più sparsi (meno aggregati) che quelli forti.

Per verificare come sono distribuiti i legami di diversa entità energetica all'interno della rete applico un semplice metodo, metto in gerarchia le interazioni all'interno di ogni spettro alimentare secondo la loro magnitudine relativa, e testo poi la distribuzione al variare della gerarchia. Così avrò in modo discreto una immagine di tutta la rete trofica rispetto a come le interazioni consumatore-risorsa sono distribuite al variare della magnitudine. Vedere appendice a fine capitolo per una spiegazione più ampia del metodo.

Attraverso questa analisi si vede chiaramente come la distribuzione delle risorse diviene più ordinata, "more scaling", al crescere della magnitudine. In figura 3.15 è illustrata la relazione tra "forza del legame" e H' per ognuna delle 18 reti trofiche. I legami deboli sono più sparsi rispetto a quelli forti.

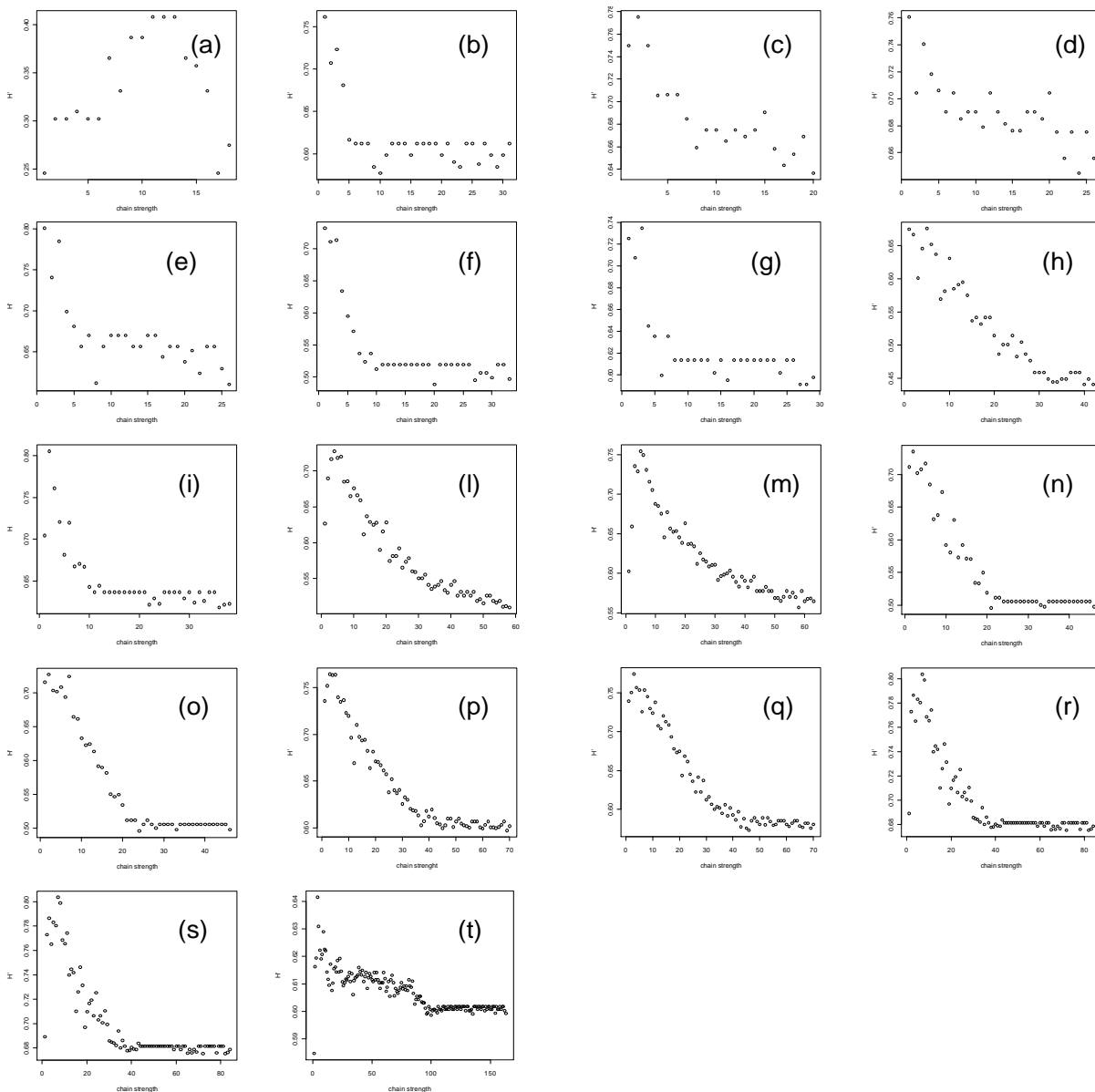


Figura 3.15: H' in funzione della magnitudine. In ascissa è indicato il rango della distribuzione in ordine crescente (i.e. distribuzioni dei legami di rango maggiore indicano taglia energetica superiore, così procedendo verso destra si incontrano distribuzioni di magnitudine crescente); in ordinata l'indice di Shannon per ogni distribuzione. Se si esclude la rete del lago Santo, la cui minima dimensione ($S=26$) probabilmente inficia il trend, la relazione è netta: H' decresce al crescere della magnitudine dei legami. Questo significa che la distribuzione dei consumatori per risorsa diventa meno omogenea al crescere della magnitudine dei links. In altre parole, la taglia degli hubs-risorsa si accresce all'aumentare della magnitudine. Come già avevamo notato dai test di permutazione i legami forti sono quindi originati da pochissime risorse; i legami deboli invece, e questo è un dato molto interessante, sono più "sparsi", cioè più omogeneamente distribuiti rispetto a quelli di magnitudine superiore. Legenda: (a) Lake Santo $S=26$, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Chesapeake bay $S=31$, (d) Middle Chesapeake bay $S=31$, (e) Upper Chesapeake bay $S=31$, (f) Lake Michigan $s= 36$, (g) Chesapeake bay mesohaline $S=36$, (h) Mondego Estuary $S=43$, (i) St. Mark River $S=51$, (l) Everglades graminoids wet season $S=66$, (m) Everglades graminoids dry season $S=66$, (n) Cypress ecosystem wet season $S=68$, (o) Cypress ecosystem dry season $S=68$, (p) Mangrove wet season $S=94$, (q) Mangrove dry season $S=94$, (r) Florida wet season $S= 125$, (s) Florida dry season $S= 125$, (t) Caribbean $S=249$.

Al crescere della magnitudine quindi, la taglia degli hubs-risorsa aumenta, e la rete diventa più sensibile all'attacco e meno sensibile all'errore. Vedere figure 3.16 e 3.17.

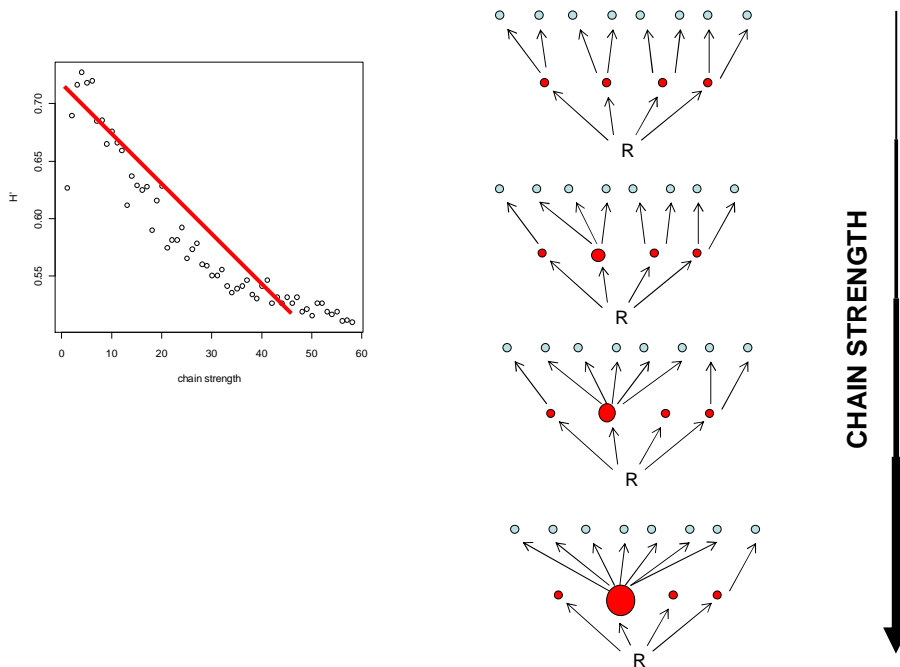


Figura 3.16: cosa significa strutturalmente il diminuire di H' all'aumentare della magnitudine?

Indica che i legami deboli sono relativamente sparsi (hubs di taglia inferiore) e i legami forti sono aggregati (hubs di taglia superiore). Nel grafico di sinistra in figura è visualizzata la relazione emersa tra H' e la forza della interazione (grafici di figura 15). A destra è illustrato il significato topologico-strutturale: i quattro grafi rappresentano gli alberi di magnitudine crescente (dall'alto al basso) esaminati nelle reti trofiche reali; i nodi in rosso indicano la serie delle risorse, i nodi in blu la serie dei consumatori. In alto l'albero di minore magnitudine, composto dai legami più deboli, dove i consumatori sono equamente distribuiti tra risorse: questo indica che i links deboli sono "sparsi". In basso l'albero di massimo, dove i consumatori puntano preferenzialmente ad una risorsa che diviene hub e specie chiave (il nodo che ingrandisce la propria dimensione). In questo senso, la sensibilità all'attacco aumenta dall'alto al basso, perché accrescendo la taglia della specie-risorsa più importante (più consumatori dipendono da essa), si inasprisce il danno in caso essa vada estinta.

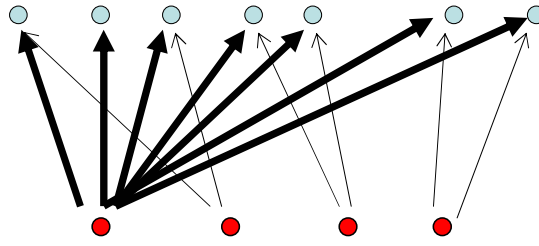


Figura 3.17: semplice blocco costitutivo della struttura quantitativa di una rete trofica. Le interazioni alimentari forti sono accentrate, cioè distribuite su pochissime risorse, (in questo caso, a scopo esemplificativo, solo sul nodo di sinistra che detiene tutte le interazioni di massima magnitudine) le interazioni deboli sono invece sparse, o almeno più sparse, più uniformemente distribuite all'interno della rete. La struttura essenziale, cioè l'insieme dei legami di massimo, è quindi la porzione di rete più ordinata, una ossatura compatta e resistente all'errore situata al di sotto della complessità della rete trofica qualitativa.

3.15 ESTINZIONE SECONDARIA *IN SILICO*: INTRODUZIONE

Per analizzare la robustezza delle reti, Dunne e al. (2002) hanno simulato in 16 reti trofiche la scomparsa di biodiversità osservando quali conseguenze questa produceva nel sistema.

Per fare questo hanno disconnesso nodi nella rete in modo casuale (sensibilità all'errore) e mirato (sensibilità all'attacco) osservando quante specie rimanevano di conseguenza senza risorse; quando una specie restava senza risorse energetiche (i.e. senza legami entranti) era considerata estinta. Attraverso questo approccio hanno scoperto che è necessario un numero molto alto di disconnessioni casuali per produrre un significativo danno in termini di estinzioni secondarie. Dal lato opposto, pochi e mirati attacchi ai nodi più connessi producevano il collasso della rete. Questo esperimento attestava le reti trofiche come "error resistance" e "attack prone", denotando un comportamento già conosciuto per altri generi di networks (Albert e al. 2000, Albert e Barabasi 2002, Newman 2003). Allesina e Bodini (2004) hanno poi mostrato come la connettanza non sia sempre buona misura per individuare l'importanza di una specie: anche nodi poco connessi ma indispensabili per l'approvvigionamento energetico del network (colli di bottiglia) possono determinare un danno enorme alla rete se estinti. In uno studio successivo volto ad indagare il rapporto tra connettanza e importanza di specie per la robustezza del network, Allesina e al. (2009) hanno suddiviso i links in funzionali e ridondanti; i links funzionali sono quelli che realmente trasferiscono energia verso una specie, i ridondanti invece trasportano energia in modo apparente attraverso cappi e cicli, percorsi cioè, che non concorrono al reale sostentamento del consumatore.

Gli autori hanno scoperto che i nodi più connessi nella rete qualitativa globale non sono necessariamente quelli che detengono il maggior numero di connessioni funzionali. Ripetendo lo scenario di estinzione proposto da Dunne (2002) per le reti “funzionali + ridondanti” e per quelle composte dai soli legami funzionali, Allesina e Bodini scoprono che la fragilità delle reti funzionali è superiore. In questo senso, l’insieme dei legami ridondanti maschererebbe la reale robustezza della rete, e la semplice connettanza qualitativa non è sempre la miglior misura per attribuire importanza a una specie. Vedere figura 3.18.

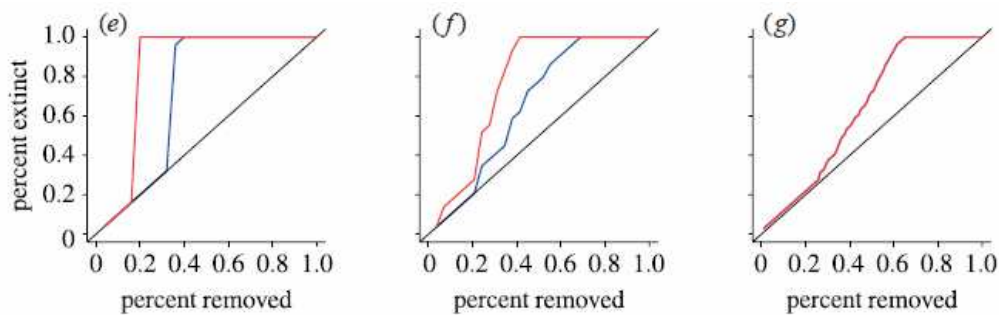


Figura 3.18: modificata da Allesina e al 2009: scenario di estinzione in silico. In ascissa percentuale di nodi rimossi, in ordinata percentuale di nodi estinti. (i.e. rimossi + estinti per assenza di risorse). La bisettrice indica l’andamento di un sistema che non presenta estinzione secondaria. Le curve descrivono l’andamento della estinzione secondaria quando i nodi più connessi sono rimossi dal sistema. La funzione rossa indica la risposta della rete alla rimozione delle specie che possiedono il maggior numero di legami funzionali. La curva blu indica la risposta della rete alla rimozione dei nodi più connessi senza distinzione dei legami (i.e. funzionali + ridondanti).

Nel proseguo di questo studio, verrà testata la robustezza delle strutture essenziali attraverso differenti scenari di estinzione simulata. Rispetto all’evidenza illustrata nel paragrafo 3.4 per cui le risorse da cui originano le interazioni di massimo non sono necessariamente i nodi più connessi, si confronterà la robustezza della struttura essenziale con la robustezza della rete qualitativa globale.

3.16 ESTINZIONE SECONDARIA *IN SILICO*: LA ROBUSTEZZA DELLE STRUTTURE ESSENZIALI

La prima simulazione testerà la robustezza delle strutture essenziali. Prendendo spunto dai metodi di Dunne, ho prodotto due scenari di estinzione, uno di attacco mirato, in cui ho disconnesso ad ogni passo la risorsa con il maggior numero di consumatori, ed uno di errore in cui la rimozione veniva effettuata in modo casuale. Per ogni rimozione ho estratto quante specie erano private della loro risorsa principale: queste erano considerate estinte anche se, in potenza, potevano disporre di

risorse alternative di taglia inferiore. Le simulazioni sono state effettuate dopo aver rimosso dalle reti trofiche i nodi non viventi (i.e. detrito, particolato organico). Per conservare il bilancio di massa dei nodi viventi, cioè l'equilibrio fra entrate ed uscite, si sono considerati come "output" i legami dai nodi viventi diretti a nodi eliminati, e come "input" i legami dai nodi eliminati ai nodi viventi. I risultati delle simulazioni sono illustrati graficamente nelle figure 3.19 e 3.20 come in Allesina e al. (2009), in ascissa percentuale di nodi rimossi, in ordinata percentuale dei nodi estinti (e.g. estinti+rimossi).

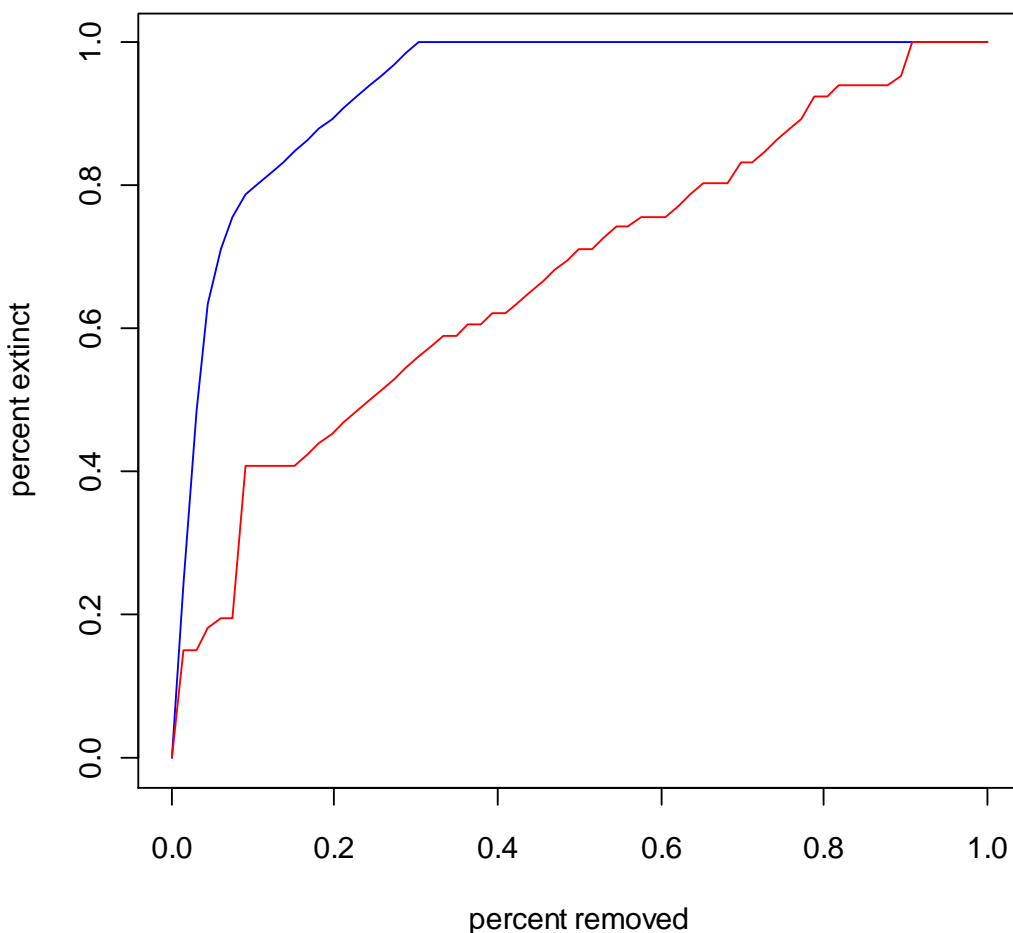


Figura 3.19: Scenario di estinzione per la struttura essenziale di Everglades wet S=66. In rosso la somma cumulata dell'estinzione per rimozione casuale (i.e. sensibilità all'errore). In ascissa la percentuale di nodi rimossi, la percentuale di nodi estinti come somma dei rimossi e degli estinti per assenza di risorsa. In blu la somma cumulata dell'estinzione per rimozione mirata (i.e. sensibilità all'attacco). La struttura essenziale è fragile se attaccata nelle risorse da cui originano la maggior parte dei links di massima magnitudine (i.e. il sistema è sensibile all'attacco) ed è relativamente resistente se la rimozione avviene in modo casuale (i.e. resistente all'errore).

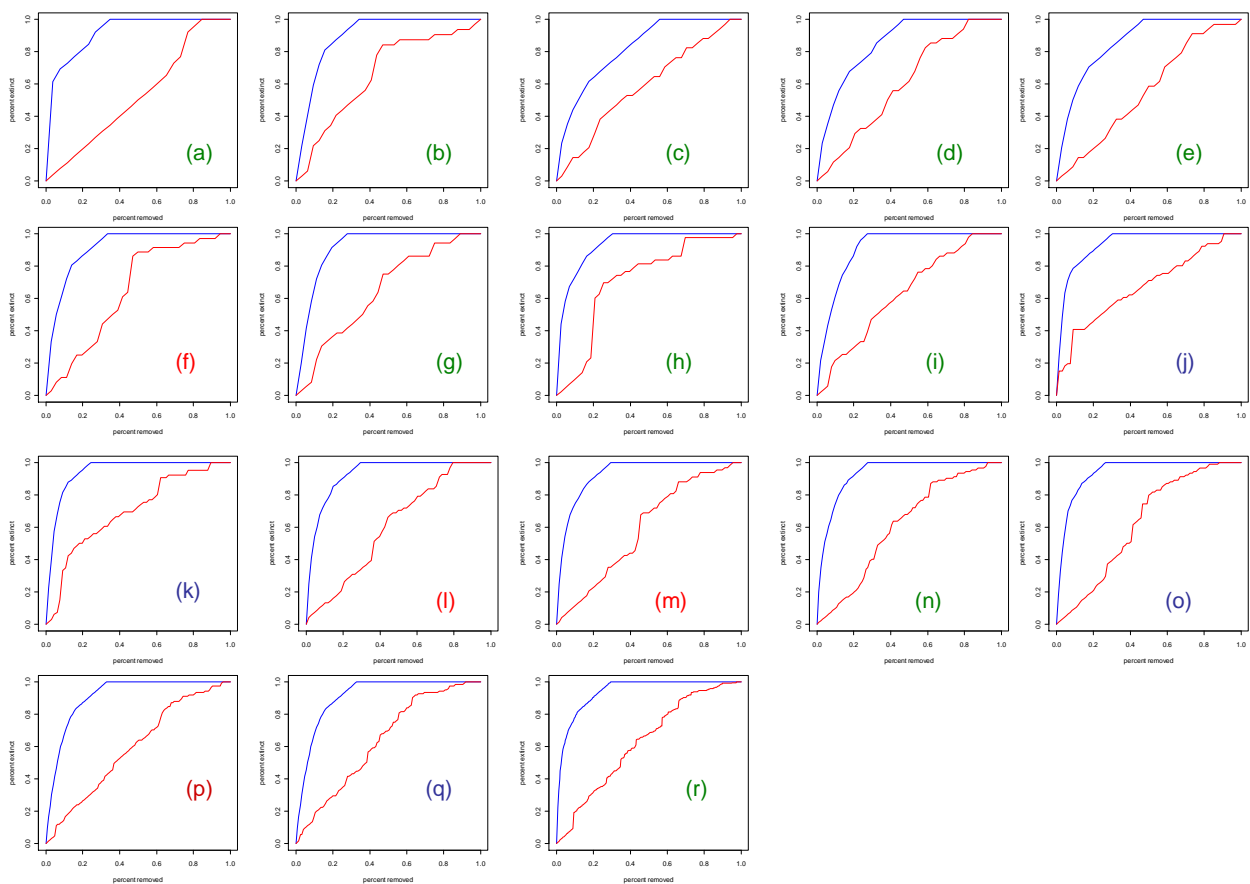


Figura 3.20: scenario di estinzione per le 18 reti trofiche analizzate. In rosso rimozione casuale. In blu rimozione mirata del risorsa più connessa. Legenda: (a) Lake Santo $S=26$, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Chesapeake bay $S=31$, (d) Middle Chesapeake bay $S=31$, (e) Upper Chesapeake bay $S=31$, (f) Lake Michigan $s=36$, (g) Chesapeake bay mesohaline $S=36$, (h) Mondego Estuary $S=43$, (i) St. Mark River $S=51$, (j) Everglades graminoids wet season $S=66$, (k) Everglades graminoids dry season $S=66$, (l) Cypress ecosystem wet season $S=68$, (m) Cypress ecosystem dry season $S=68$, (n) Mangrove wet season $S=94$, (o) Mangrove dry season $S=94$, (p) Florida wet season $S=125$, (q) Florida dry season $S=125$, (r) Caribbean $S=249$

I risultati dell'analisi mostrano una netta differenza di risposta della struttura essenziale se perturbata in modo mirato rispetto a quando è colpita in modo casuale. Quando disconnettiamo le risorse da cui originano la maggior parte delle interazioni di massima magnitudine, in poche mirate rimozioni provochiamo il collasso dell'intera rete. Questo è ben visibile in figura 3.20 se si osserva la curva blu, cioè la risposta all'attacco della struttura essenziale di Everglades wet: dopo circa il 30% di rimozioni (in ascissa) tutte le specie sono state private della loro preda di massima magnitudine, i.e. la funzione raggiunge la saturazione. La struttura essenziale si rivela invece relativamente resistente all'errore, e questo si comprende in figura 3.20 seguendo la curva rossa: per raggiungere la saturazione, cioè l'estinzione di tutte le specie, è necessario rimuovere quasi i nodi del network.

La robustezza emersa dagli scenari di estinzione prodotti perturbando le strutture essenziali, prevista dai test di permutazione, è una conferma delle ipotesi di sensibilità espresse nei paragrafi precedenti, e in linea quindi con la robustezza delle reti trofiche qualitative conosciuta in letteratura: le strutture essenziali sono resistenti all'errore ma molto fragili se colpite nelle risorse fondamentali.

3.17 ESTINZIONE SECONDARIA *IN SILICO*: STRUTTURE ESSENZIALI vs STRUTTURE PERMUTATE

Se le ipotesi confortate dai test di permutazione sono vere, le strutture essenziali ricavate dalle reti reali dovrebbero rivelarsi più sensibili all'attacco delle controparti ottenute ridistribuendo casualmente la magnitudine di legame all'interno degli spettri alimentari. Oltre a questo, le strutture essenziali dovrebbero essere meno sensibili all'errore rispetto alle controparti casuali.

Per verificare ciò ho applicato alle reti permutate il metodo illustrato nel paragrafo precedente per le strutture essenziali reali. Ho poi confrontato il comportamento alla rimozione delle reti permutate con quello già esperito per le reti reali. I risultati sono in figure 3.21 e 3.22.

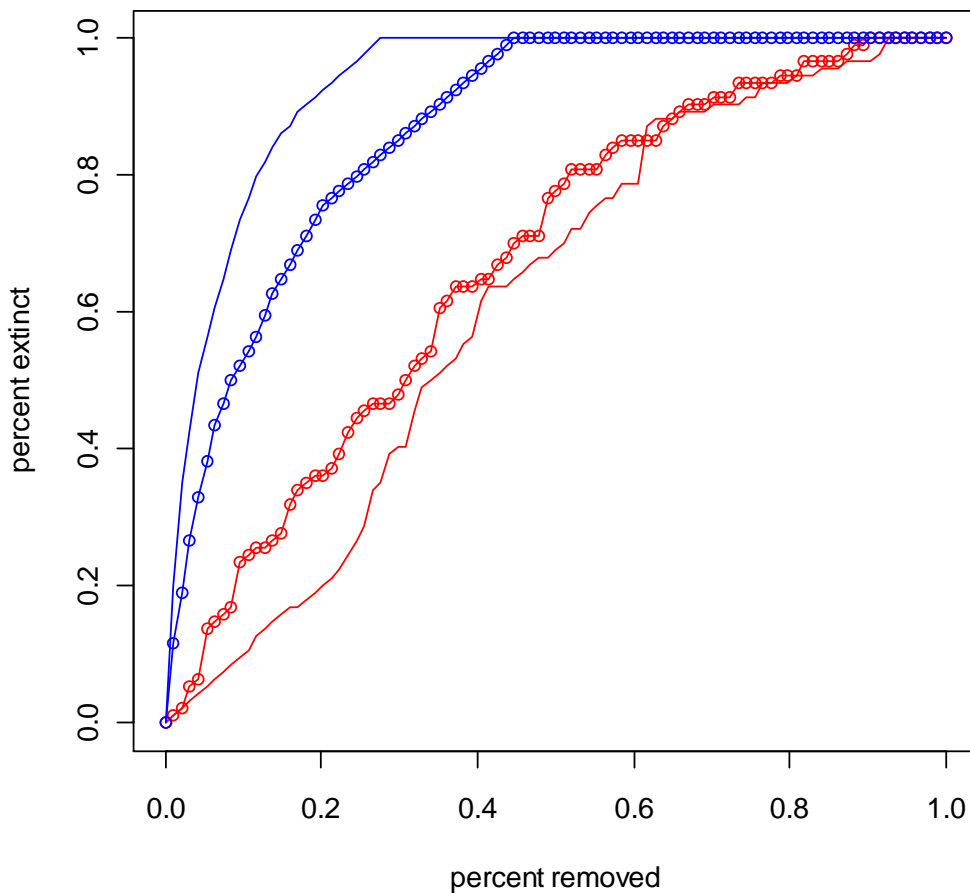


Figura 3.21: confronto tra gli scenari di estinzione delle strutture essenziali reali e delle controparti casuali per la rete Mangrove wet $S=94$. Linea blu continua: risposta della struttura essenziale reale alla rimozione mirata delle risorse con il maggior numero di legami di massimo. Linea blu con punti: risposta della struttura essenziale casuale alla rimozione mirata delle risorse con il maggior numero di links di massimo. Linea rossa continua: risposta della struttura essenziale reale alla rimozione casuale. Linea rossa con punti: risposta della struttura essenziale permutata alla rimozione casuale. La struttura reale è più fragile all'attacco rispetto alla controparte permutata (la curva più a sinistra è la più fragile perché corre più velocemente all'estinzione). La controparte permutata è invece più sensibile all'errore se paragonata al comportamento della struttura reale.

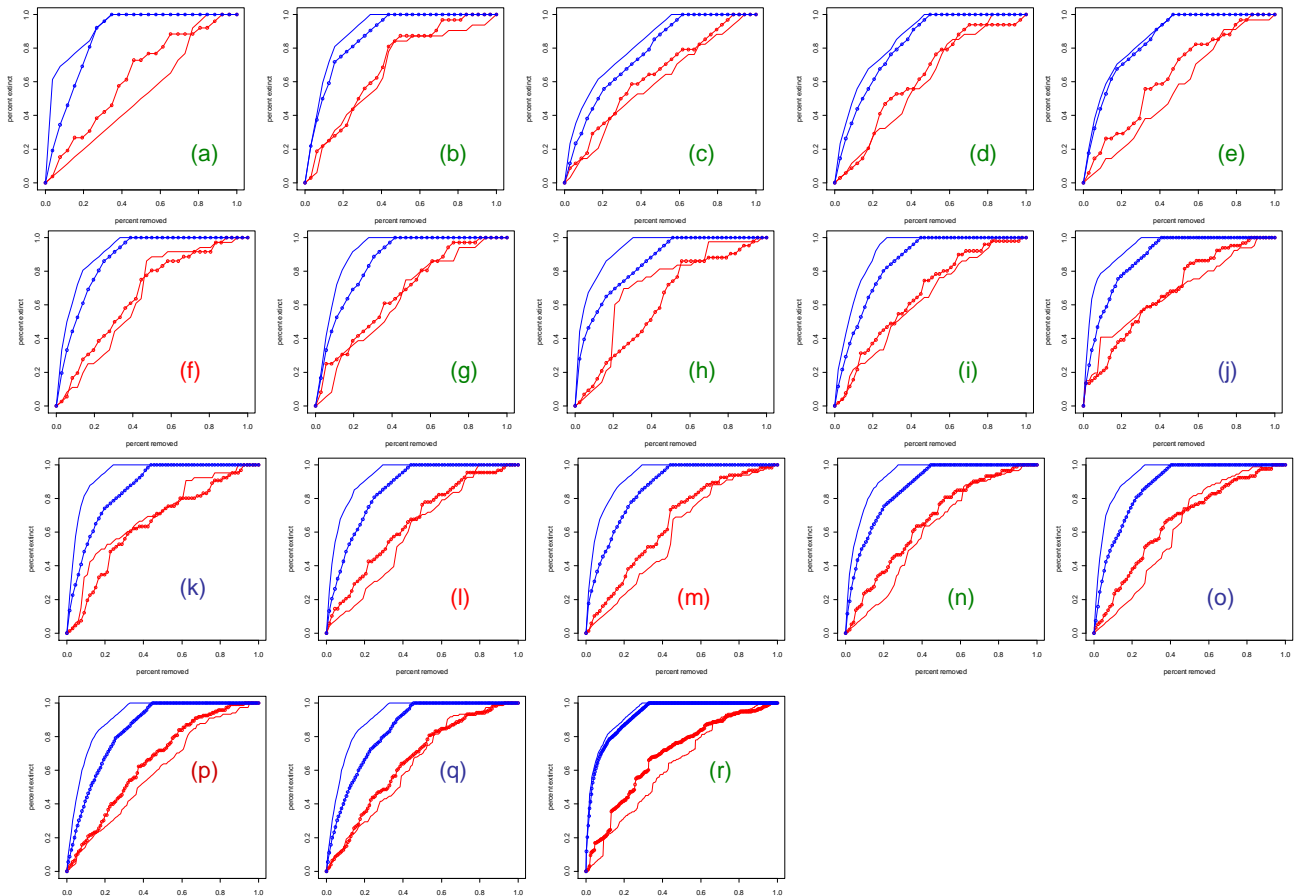


Figura 3.22: confronto tra gli scenari di estinzione delle strutture essenziali reali e delle controparti permutate per le 18 reti analizzate. Linea blu continua: risposta della struttura essenziale reale alla rimozione mirata delle risorse con il maggior numero di links di massimo. Linea blu con punti: risposta della struttura essenziale random alla rimozione mirata delle risorse con il maggior numero di links di massimo. Linea rossa continua: risposta della struttura essenziale reale alla rimozione casuale. Linea rossa con punti: risposta della struttura essenziale permutata alla rimozione casuale. Legenda: (a) Lake Santo $S=26$, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Chesapeake bay $S=31$, (d) Middle Chesapeake bay $S=31$, (e) Upper Chesapeake bay $S=31$, (f) Lake Michigan $s=36$, (g) Chesapeake bay mesohaline $S=36$, (h) Mondego Estuary $S=43$, (i) St. Mark River $S=51$, (j) Everglades graminoids wet season $S=66$, (k) Everglades graminoids dry season $S=66$, (l) Cypress ecosystem wet season $S=68$, (m) Cypress ecosystem dry season $S=68$, (n) Mangrove wet season $S=94$, (o) Mangrove dry season $S=94$, (p) Florida wet season $S=125$, (q) Florida dry season $S=125$, (r) Caribbean $S=249$.

Il confronto tra le risposte delle strutture essenziali reali e delle controparti random conferma nettamente l'ipotesi secondo cui la distribuzione delle magnitudini massimizza la sensibilità all'attacco delle reti. Le strutture essenziali reali sono più sensibili all'attacco delle reti permutate. In figura 24 si vede, per ciascuna rete trofica, che il confronto effettuato indica la struttura essenziale reale come maggiormente sensibile alla rimozione mirata delle risorse di massimo se comparata con la controparte prodotta dai bootstraps la funzione delimitata dalla riga blu continua è sempre a destra rispetto alla riga blu punteggiata.

La differenza di risposta all'errore delle reti reali e permutate è invece meno netta. La curva prodotta dalla struttura essenziale reale quando perturbata casualmente è nettamente inferiore alla funzione della controparte random in 9 reti trofiche su 18 (la curva è più a sinistra). In altre 3 reti trofiche la curva della rete reale è minore rispetto alla controparte random. In 3 reti trofiche le risposte sono sovrapponibili. In 2 reti trofiche (Mondego Estuary e Everglades wet) la rete permutata si rivela più resistente all'errore che la controparte reale.

3.18 ESTINZIONE SECONDARIA *IN SILICO*: QUANTITA' vs QUALITA'

L'ultima simulazione prevede il confronto tra la robustezza all'attacco della struttura essenziale, testata come nel paragrafo 3.16, e quella della rete qualitativa globale testata come in Dunne e al. (2002b). Il metodo è questo:

- 1a) Effettuo la rimozione della specie più connessa sulla struttura essenziale.
 - 1b) Misuro l'estinzione secondaria sulla struttura essenziale a seguito della rimozione.
 - 2a) Effettuo la rimozione dalla rete qualitativa della stessa specie rimossa al punto 1a nella struttura essenziale.
 - 2b) Misuro l'estinzione secondaria nella rete qualitativa a seguito della rimozione.
- 3) Reitero i punti 1 e 2 fino a che entrambe le reti sono collassate, cioè entrambe le funzioni di estinzione hanno raggiunto la saturazione (i.e. tutte le specie sono estinte).

Questo tipo di confronto permetterà di distinguere come la robustezza per via qualitativa maschera la robustezza per via quantitativa e che legame sussiste tra di loro. Estinguendo le risorse da cui dipartono il maggior numero di interazioni di massimo nella struttura essenziale lascio un certo numero di consumatori senza la loro preda principale producendo un probabile grande danno. Le prede lasciate senza risorsa principale potrebbero essere però connesse per mezzo di legami di taglia inferiore e deboli; per vedere questo estinguo il medesimo nodo nella rete qualitativa e misuro quante specie rimangono senza risorse. Lo scenario di estinzione della rete qualitativa prevede la propagazione, esattamente come l'esperimento di Dunne e al. (2002b). I risultati dell'esperimento in figure 3.23 e 3.24.

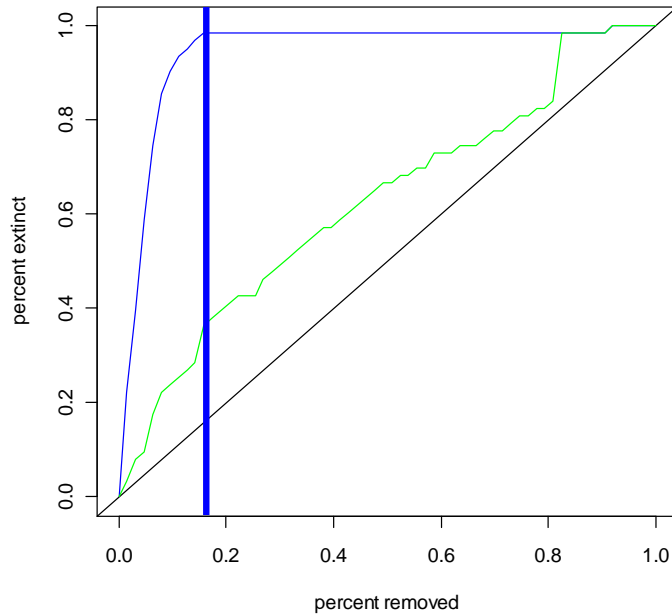


Figura 3.23: Rete trofica Everglades wet S=66, confronto tra lo scenario di estinzione per attacco sulla struttura essenziale e scenario di estinzione rimuovendo i medesimi nodi sulla struttura qualitativa. Linea blu: curva di estinzione per la struttura essenziale. Linea verde: curva di estinzione per la rete qualitativa. La curva blu raggiunge la quasi-saturazione ben più velocemente della curva verde ad indicare che in breve posso eliminare le risorse da cui originano gran parte delle interazioni di massimo e ancora vedere la rete qualitativa come connessa. La retta verticale blu intercetta la quasi-saturazione della curva blu e la funzione verde intorno a 0,4. Questo significa che anche dopo aver rimosso le risorse di massimo per ogni specie della rete ancor un 60% di queste è connessa nella rete qualitativa attraverso interazioni di taglia media e debole.

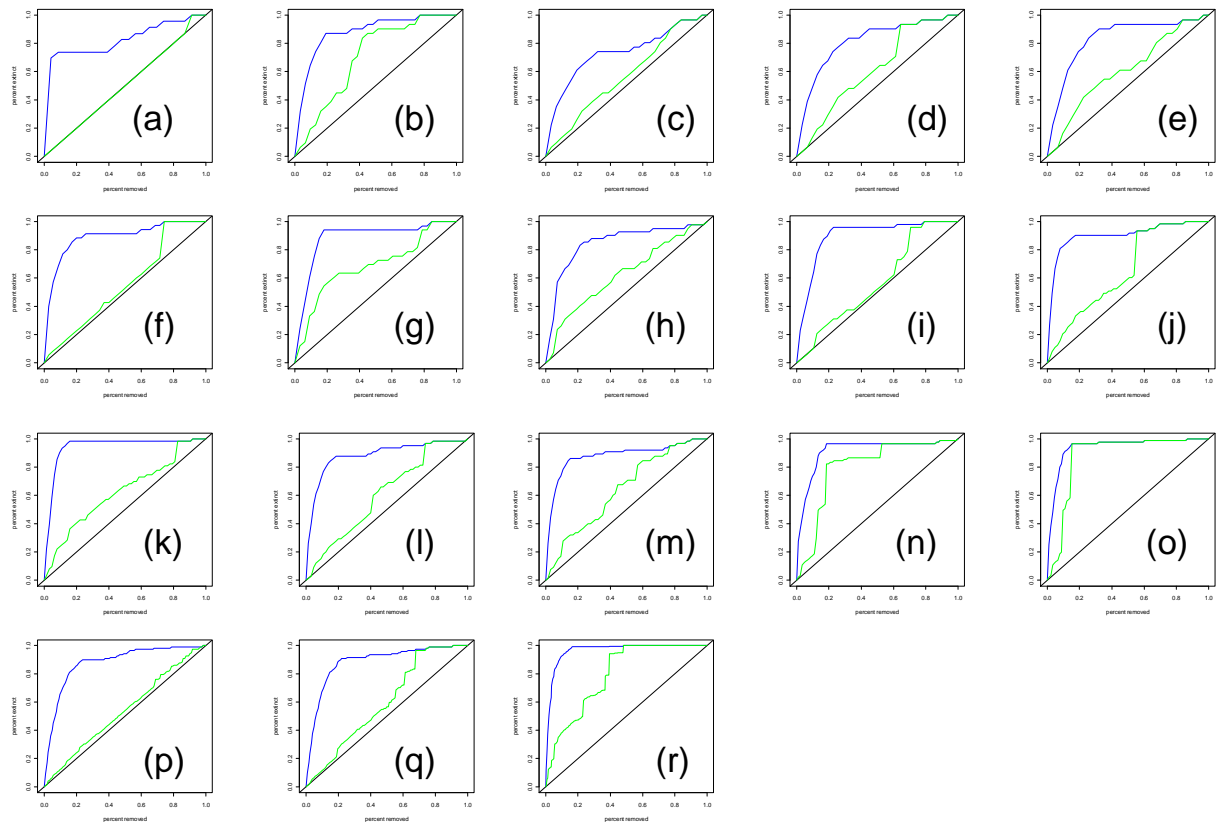


Figura 3.24: confronto per tutte le 18 reti trofiche tra lo scenario di estinzione per attacco sulla struttura essenziale e scenario di estinzione rimuovendo i medesimi nodi sulla struttura qualitativa. Linea blu: curva di estinzione per la struttura essenziale. Linea verde: curva di estinzione per la rete qualitativa. In ogni rete trofica la risposta all'estinzione mirata per la struttura essenziale è ben più rapida che la risposta misurata sulla rete qualitativa estinguendo la stessa sequenza di nodi. Legenda: (a) Lake Santo $S=26$, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Cheasapeake bay $S=31$, (d) Middle Cheasapeake bay $S=31$, (e) Upper Cheasapeake bay $S=31$, (f) Lake Michigan $s=36$, (g) Cheasapeake bay mesohaline $S=36$, (h) Mondego Estuary $S=43$, (i) St. Mark River $S=51$, (j) Everglades graminoids wet season $S=66$, (k) Everglades graminoids dry season $S=66$, (l) Cypress ecosystem wet season $S=68$, (m) Cypress ecosystem dry season $S=68$, (n) Mangrove wet season $S=94$, (o) Mangrove dry season $S=94$, (p) Florida wet season $S=125$, (q) Florida dry season $S=125$, (r) Caribbean $S=249$.

I risultati del confronto tra gli scenari di estinzione della struttura essenziale e della rete qualitativa dimostrano come la probabilità di estinzione secondaria possa essere sottostimata se si ipotizza il legame di massima magnitudine come necessario alla fitness della specie consumatrice. Infatti è possibile eliminare gran parte delle risorse fondamentali con poche mirate rimozioni ma constatare che la rete qualitativa è ancora poco danneggiata. In figura 3.24 è possibile vedere questa distanza: rimuovendo pochissime specie (percentuali di nodi rimossi < 0.2) la curva blu cresce molto più velocemente della curva verde a dimostrare che molte specie sono state private della loro risorsa

fondamentale ma sono ancora collegate nella rete per mezzo di legami di taglia inferiore o deboli. Per visualizzare con chiarezza il “gap” di previsione calcolo la differenza tra le due funzioni. Ponendo $f(a)$ la funzione di estinzione secondaria per le risorse di massimo e $f(b)$ la funzione di estinzione secondaria per la rete qualitativa, il gap di previsione in funzione dei nodi rimossi è dato da $f(c)$:

$$f(c) = f(a) - f(b) \quad (3.3)$$

In figure 3.25 è illustrato un risultato della equazione 3.3. In appendice i risultati per tutte le reti trofiche.

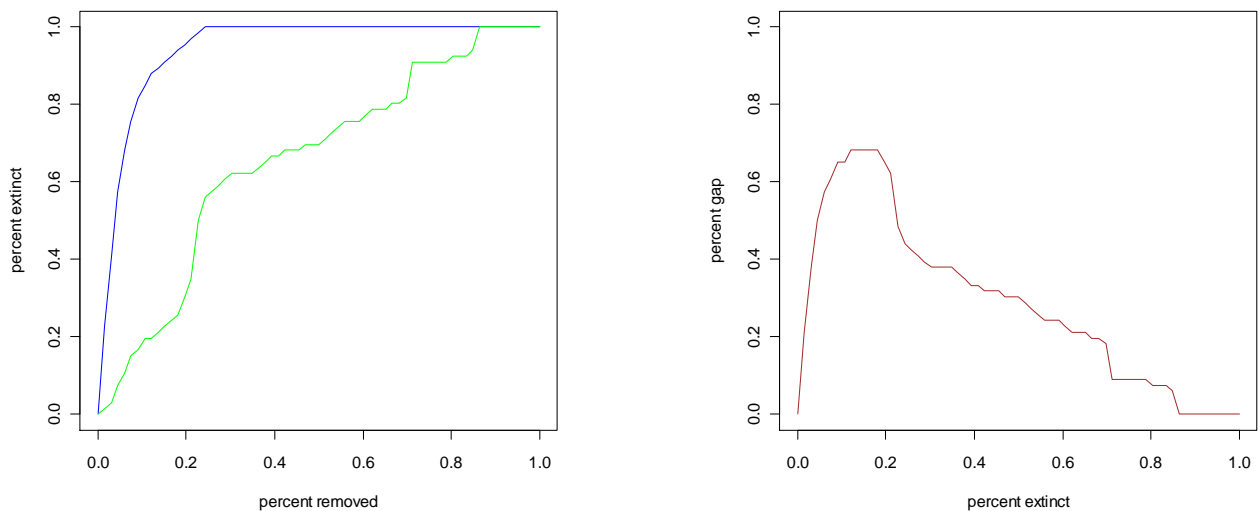


Figura 3.25: a sinistra confronto tra gli scenari di estinzione per la rete trofica Everglades dry season $S=66$. A destra la differenza tra le funzioni del cumulato di estinzione, i.e. differenza tra curva blu e curva rossa di figura sopra, a rappresentare la discrepanza di previsione $f(c) = f(a) - f(b)$. Il massimo della funzione $f(c)$ è superiore al 60% e si produce rimuovendo meno del 20% dei nodi. Questo significa che più della metà delle specie sono state private della risorsa principale ma sono ancora viste come “vitali” nella rete qualitativa perché ancorate per mezzo di legami di taglia inferiore e debole. Questo potrebbe indurre una pesante sottostima del danno cagionato alla rete.

Seguendo l’ipotesi per cui l’importanza di un legame è proporzionale alla magnitudine (Allesina e Pascual 2009) queste specie private della risorsa fondamentale saranno gravemente danneggiate. Questa condizione di fragilità non è intercettata nello scenario di estinzione per via qualitativa: l’“sequenza di estinzione” prodotta seguendo il metodo di Dunne maschera la reale robustezza della rete se si considera la magnitudine di legame. In figura 3.26 una rete artificiale illustra un esempio di questa condizione.

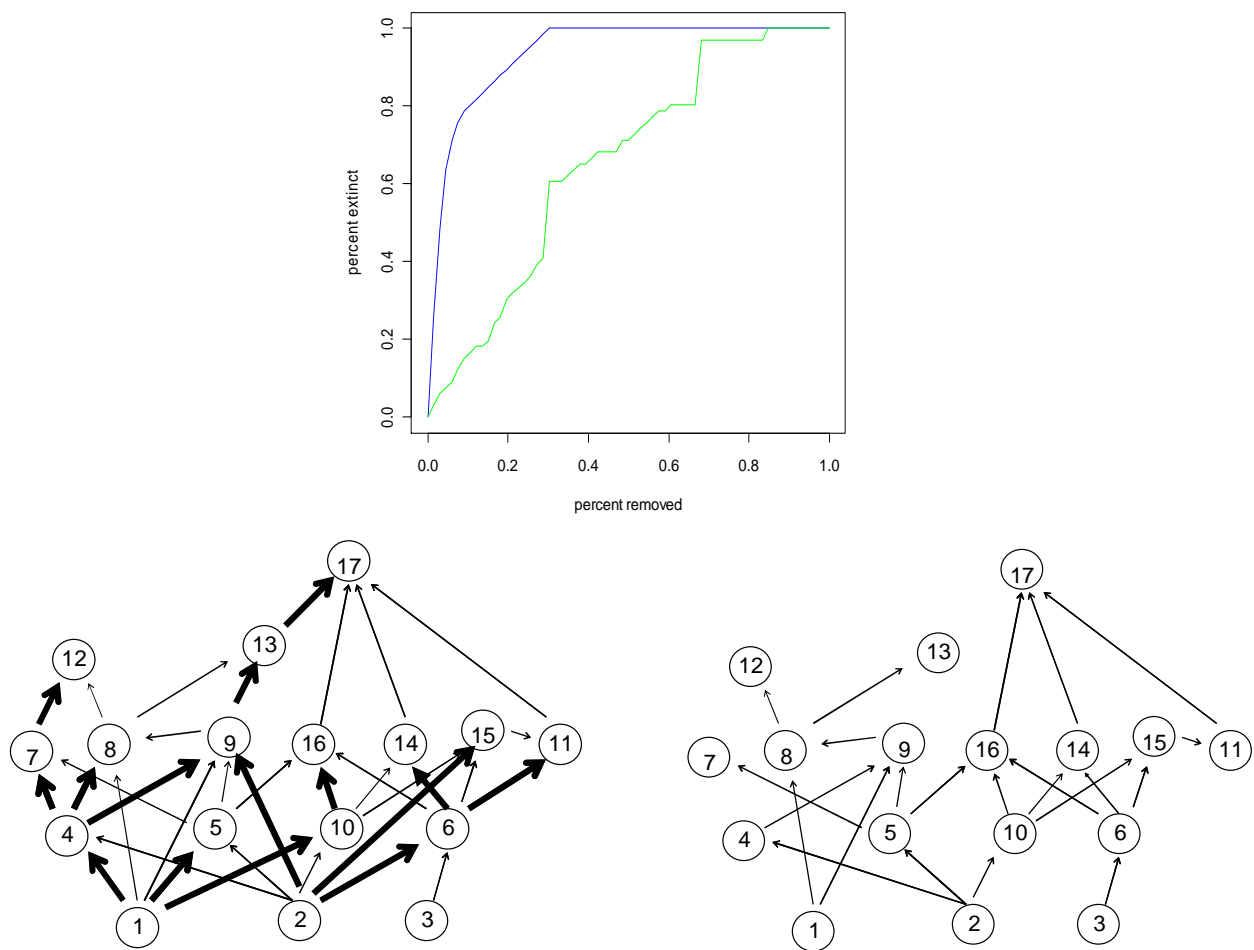


Figura 3.26: in alto il confronto tra gli scenari di estinzione per via quantitativa (curva blu) e qualitativa (curva verde). Sotto a sinistra una rete trofica artificiale prima della rimozione delle “interazioni di massimo”. A destra la rete trofica dopo la rimozione delle strongest interactions. E’ possibile rimuovere le risorse di massima magnitudine nella rete (curva blu nel grafico in alto) ma allo stesso tempo constatare come la rete qualitativa sia ancora generalmente integra (curva verde nel grafico in alto) e non si vedano estinzioni secondarie. L’estinzione scenario per via qualitativa potrebbe non individuare la vera fragilità della rete. La rete di destra connessa per mezzo di legami di taglia media o debole è in realtà funzionale? Permette la reale sopravvivenza delle specie? E’ stabile o si arrotolerà su se stessa collassando?

Questo risultato è molto importante se si considera la necessità odierna di individuare le specie chiave della comunità ai fini della conservazione. Le specie chiave non sono necessariamente le più connesse, possono essere nodi di minore connettanza da cui dipartono molte delle risorse fondamentali rivelarsi indispensabili alla stabilità e al funzionamento dell’intero ecosistema. Questa studio è anche una prima analisi della robustezza delle reti effettuata includendo la “quantità” di legame e collegando questa ai meccanismi di stabilità prodotti per via qualitativa già ben noti in letteratura.

3.19 DISCUSSIONE E SINTESI DI QUESTO CAPITOLO

Studi recenti sulla fragilità delle reti trofiche hanno considerato in che misura una estinzione primaria possa determinare una successiva perdita di biodiversità (Dunne et al. 2002, 2004; Montoya & Sole 2002; Montoya et al. 2006; Srinivasan et al. 2007). Nel far questo è sempre stato usato un approccio qualitativo, cioè non si è considerato in che misura i links tra specie trasferivano energia. Questo tipo di analisi non riesce a considerare la maggiore influenza che legami di maggior taglia possono avere nella stabilità della rete trofica. Tecnicamente lo scenario di estinzione qualitativo presuppone che una specie venga considerata estinta quando tutte le risorse scompaiono. Se una specie ha perso tutte le risorse tranne un link residuale, che rappresenta ad esempio il 2% dell'energia totale nella dieta, nello scenario di estinzione qualitativo è considerata ancora capace di persistere. E' improbabile che una specie privata di gran parte della dieta riesca a sostenersi e l'interpretazione qualitativa potrebbe sottostimare la possibilità di estinzione secondaria. La necessità di discriminare l'importanza della magnitudine di legame e capire oltre quale taglia una risorsa divenga fondamentale per il consumatore è fondamentale nella previsione dell'estinzione secondaria come emerso in un recente studio in cui è stato ricostruito e interpretato un fenomeno di estinzione secondaria realmente accaduto (Bodini e al. 2009). La risorsa di maggior contenuto energetico, predominante all'interno dello spettro alimentare, può risultare vitale al sostentamento del consumatore. All'interno di questo contesto è stato condotto questo studio, cercando di iniziare un'analisi quantitativa della struttura e della fragilità delle reti trofiche. E' stato prima mostrato che le risorse all'interno dello spettro alimentare sono "scalari" e che la risorsa di massimo contenuto energetico domina il consumatore trasferendo gran parte dell'energia. In seconda battuta abbiamo visto che la distribuzione delle risorse di massima taglia segue anche essa distribuzioni molto asimmetriche ad indicare che poche specie sono la risorsa fondamentale per la maggior parte dei consumatori. La condizione di "ordine" (i.e. non casuale, non omogenea) emersa dai modelli di distribuzione ci dice che l'energia nelle reti è "centralizzata", gran parte di essa è contenuta in pochi determinati cammini e trasferita nel network da poche specie. In questo senso le reti trofiche sono molto sensibili all'attacco (Albert e al. 2000) e una rimozione mirata di una di queste "risorse fondamentali" può provocare un danno enorme alla comunità. Diventa poi importante nel dibattito circa i metodi con cui individuare le specie chiave, la scoperta che queste risorse fondamentali non sono i nodi più connessi nella rete qualitativa. Considerare la connettività di un nodo come criterio di elezione a specie chiave, come fatto in molti storici studi (Dunne et al. 2002, 2004; Montoya & Sole 2002; Montoya et al. 2006) può determinare errori di valutazione. Come già dimostrato in precedenti studi, se si considera la "funzionalità di legame" i nodi altamente

connessi nella rete qualitativa globale non sono necessariamente i più connessi nella rete funzionale (Allesina e al. 2009). All'interno dello stesso tracciato questa indagine dimostra come gli hubs della rete trofica non siano necessariamente le specie da cui originano le risorse di massima magnitudine e che la mancanza di correlazione tra connettanza qualitativa e connettanza quantitativa può determinare sottostima della fragilità del sistema. Nemmeno la connettanza uscente è in relazione necessaria con la connettanza riferita alle interazioni di massima magnitudine. Ciò fa sì che selezionare un hub per connettanza uscente, quindi una specie che è risorsa qualitativa per molte specie nella rete, non permette di individuare con certezza i taxa da cui originano le interazioni risorsa-consumatore di massima magnitudine. L'ambiguità nella relazione tra connettanza globale e connettanza riferita alle interazioni di massimo è ben esemplificata nella rete trofica del Lago Santo; in questo network il nodo che da origine al maggior numero di interazioni di massima magnitudine è il WPOC (i.e. water particulate organic carbon) è anche il nodo maggiormente connesso nella rete qualitativa, ma è l'unico caso tra le 18 reti trofiche testate in cui si assiste ad una relazione diretta tra i due generi di connettanza. Procedendo nella analisi si osserva però che nella rete del Lago Santo il nodo più connesso per outgoing è il POC vivente (i.e. particolato organico vivente) falsificando comunque una chiara relazione tra i due generi di connettanza.

Questa ambiguità tra differenti metodi di misurazione della connettanza può portare a errare le predizioni circa la stabilità delle reti trofiche. Questo è evidente comparando lo scenario di estinzione nella SE e nella rete qualitativa: rimuovendo poche e mirate specie privo la maggior parte dei consumatori delle "risorse fondamentali" ma vedo queste specie ancora connesse per mezzo di legami di taglia inferiore.

Queste specie che sono considerate vitali se si analizza la struttura della rete qualitativa perché connesse per mezzo di legami secondari, sono in realtà private della loro risorsa fondamentale e potrebbero incorrere in estinzione. Questo è ancora più probabile se si considera che poche rimozioni privano "nello stesso momento" molte specie della loro risorsa fondamentale, provocando una somma di effetti lungo i canali trofici tale da poter degenerare in un collasso della rete.

I risultati degli scenari di estinzione confermano quindi la difficoltà che si incontra nel determinare la "migliore" sequenza di estinzione (Srinivasan et al. 2007, Allesina et al. 2009) cioè la serie di rimozioni che può provocare il massimo danno totale. Individuare "a priori" quale sia "la successione di estinzioni" più pericolosa per la comunità (quindi l'evento che deve essere evitato in ambito della conservazione ecologica) è molto complicato perché è in funzione della misura con cui noi determiniamo l'importanza delle specie. Associare la previsione qualitativa (Dunne e al. 2002, 2004; Allesina e Bodini 2004, Allesina e al. 2009) a quella quantitativa illustrata in questo studio e

potrebbe risultare un modo per migliorare e ampliare il metodo di predizione dell'estinzione secondaria in reti trofiche.

Un altro dato molto interessante, e che necessita approfondimento, è l'evidenza che i links risorsa-consumatore di massima magnitudine sono accentrati non a causa della topologia qualitativa. In questo senso le reti trofiche "scelgono" di massimizzare l'attacco, perché nell'insieme delle possibili configurazioni la struttura delle interazioni di massima magnitudine è più scalare della struttura media estratta dal test di permutazione. Questa apparente fragilità potrebbe rivelarsi conveniente e favorire la stabilità se si considera che accentrando i legami di massimo al di sopra di poche risorse molte altre non ne possiedono di conseguenza. Perturbando la rete in modo casuale la maggior parte delle volte si colpisce una specie che non è risorsa di massimo per nessuna altra specie e non si può arrecare estinzione secondaria. Ripetendo il confronto tra SE reali e controparti permutate e misurando quante specie possono provocare almeno una estinzione secondaria (i.e. possiedono almeno un legame uscente di massima magnitudine), e indicando questa misura di "sensibilità all'errore" (Albert e al. 2000) nell'indice F (foglie, cioè nodi senza links uscenti), si scopre che al di sopra delle SE reali è meno probabile rimuovere una specie che domina almeno un'altra specie (T Wilcoxon test $p < 0.01$). Le SE reali sono meno sensibili all'errore della SE permutate. In questo senso le reti trofiche accentrando le risorse di massimo minimizzano l'errore al costo di massimizzare l'attacco. Questa ipotesi potrebbe giustificare in termini di stabilità la struttura ordinata e accentrata delle interazioni di massima magnitudine. Il nostro modello trofico dove è considerato il ruolo delle interazioni forti potrebbe collegarsi alle indagini in cui sono stati indagati i patterns delle interazioni deboli e la loro funzione nel determinare la stabilità del network (Mc Cann 2000, Mc Cann e al. 1998).

La struttura "ordinata e minimale" altamente sensibile all'attacco formata dalle interazioni di massima magnitudine che abbiamo portato alla luce potrebbe essere deputata al trasferimento di gran parte dell'energia ed essere associata e supportata dalle interazioni deboli nel loro ruolo di "fattori tampone" come asserito da McCann (2000). Congiungere le due prospettive potrebbe quindi essere un passo fondamentale nella comprensione dei meccanismi che regolano il funzionamento e la stabilità delle reti trofiche. Per questo il modello di distribuzione delle interazioni fondamentali al consumatore è un fattore che deve essere inserito e razionalizzato nella metodologia di analisi delle reti ecologiche. Un ulteriore e doveroso sviluppo di questo studio è il cercare di capire se esiste una soglia di magnitudine al di sopra della quale una risorsa diviene fondamentale al consumatore, se si, individuarne le proporzioni. Questo potrebbe rivelarsi molto complicato, sia per la differente risposta che le specie possono produrre al fluttuare di una loro risorsa, sia per le dettagliate e dispendiose analisi di campo che un ricerca di questo tipo richiede.

FOOD WEB	S	H' real	H' random	Max D real	Max D random	F real	F random
LAKE SANTO	26	0,27	0,65	0,58	0,23	0,19	0,38
NARRAGANSETT BAY	32	0,51	0,75	0,22	0,22	0,31	0,53
CHEASE LOWER	34	0,64	0,79	0,21	0,088	0,35	0,59
CHEASE MIDDLE	34	0,66	0,76	0,21	0,12	0,38	0,5
CHEASE UPPER	34	0,67	0,76	0,18	0,12	0,38	0,5
LAKE MICHIGAN	36	0,5	0,76	0,31	0,11	0,22	0,5
CHEASE MESOHALINE	36	0,6	0,72	0,17	0,11	0,3	0,47
MONDEGO	43	0,5	0,73	0,42	0,23	0,23	0,49
ST. MARK RIVER	51	0,6	0,79	0,2	0,01	0,29	0,51
EVERGLADES DRY	66	0,56	0,75	0,23	0,08	0,23	0,41
EVERGLADES WET	66	0,49	0,78	0,24	0,091	0,24	0,47
CYPRESS DRY	68	0,49	0,7	0,24	0,16	0,18	0,37
CYPRESS WET	68	0,5	0,76	0,24	0,103	0,18	0,44
MANGROVE DRY	94	0,58	0,78	0,17	0,053	0,24	0,43
MANGROVE WET	94	0,6	0,76	0,19	0,09	0,25	0,44
FLORIDA DRY	125	0,66	0,8	0,34	0,048	0,26	0,45
FLORIDA WET	125	0,68	0,79	0,072	0,048	0,28	0,424
CARIBBEAN	249	0,59	0,66	0,12	0,13	0,209	0,29

Tabella 3.2: risultati della analisi per le 18 reti trofiche quantitative testate. Legenda: S: numero di specie; H' real: indice di Shannon applicato alla distribuzione della SE reale; H' random: indice di Shannon applicato alla distribuzione della SE permutata; Max D real: massimo danno cagionabile sulla SE reale; Max D random: massimo danno cagionabile sulla SE permutata; F reale: numero di nodi nella SE reale che dominano almeno un altro nodo; F random: numero di nodi nella SE permutata che dominano almeno un altro nodo.

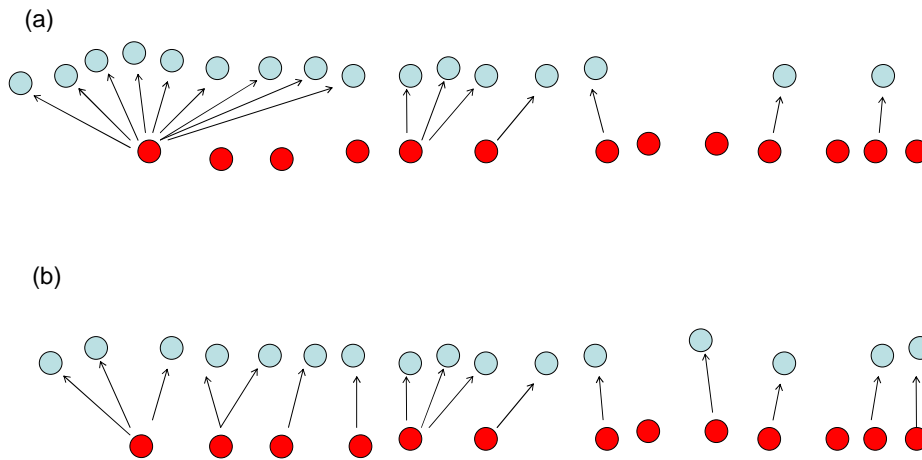


Figura 3.27: ipotetica distribuzione dei consumatori-risorsa per i legami di massima magnitudine $S=30$, 16 consumatori (circoli blu) e 14 risorse (circoli rossi), il numero di legami è $L=16$, cioè un solo link di massimo per ogni consumatore. In alto in figura 3.28a il pattern di una SE reale, una ipotetica distribuzione scalare in cui una risorsa è preda principale per molti consumatori. In questa ipotetica serie posso causare estinzione secondaria in 6 casi, cioè per le risorse da cui origina almeno un link di massima magnitudine. Il massimo danno sarà pari 9, cioè al numero di consumatori della risorsa a sinistra. In basso in figura 3.28b ipotetica serie di consumatori e risorse in cui la medesima quantità di legami di massima magnitudine è distribuita in modo più omogeneo, cioè la via che i test di permutazione dimostrano come potenzialmente realizzabile nelle reti trofiche. In 3.28b è più probabile provocare una estinzione secondaria rimuovendo casualmente un nodo, questo perché distribuendo in modo più omogeneo più risorse dominano almeno un consumatore (in 3b 11 risorse possono provocare estinzione secondaria se rimosse), i.e. la SE permutata è più sensibile all'errore della SE reale illustrata in 3.28a. Il massimo danno decresce ($\max \text{ attack}=3$, risorsa con il maggior numero di consumatori a sinistra in 3.28b), perché rendendo la distribuzione più omogenea diminuisce la taglia dell'hub risorsa a sinistra in 3a, i.e. la SE permutata è meno sensibile all'attacco. In questo senso la sensibilità all'errore e all'attacco è un "trade off": diminuendo una si aumenta l'altra e le food webs, se si considerano i legami di massima magnitudine, massimizzano la sensibilità all'attacco minimizzando l'errore.

3.20 APPENDICE DEL CAPITOLO II

3.20.1 GRAFICI DELLA DISTRIBUZIONE DELLA TAGLIA RELATIVA DELLE RISORSE FONDAMENTALI.

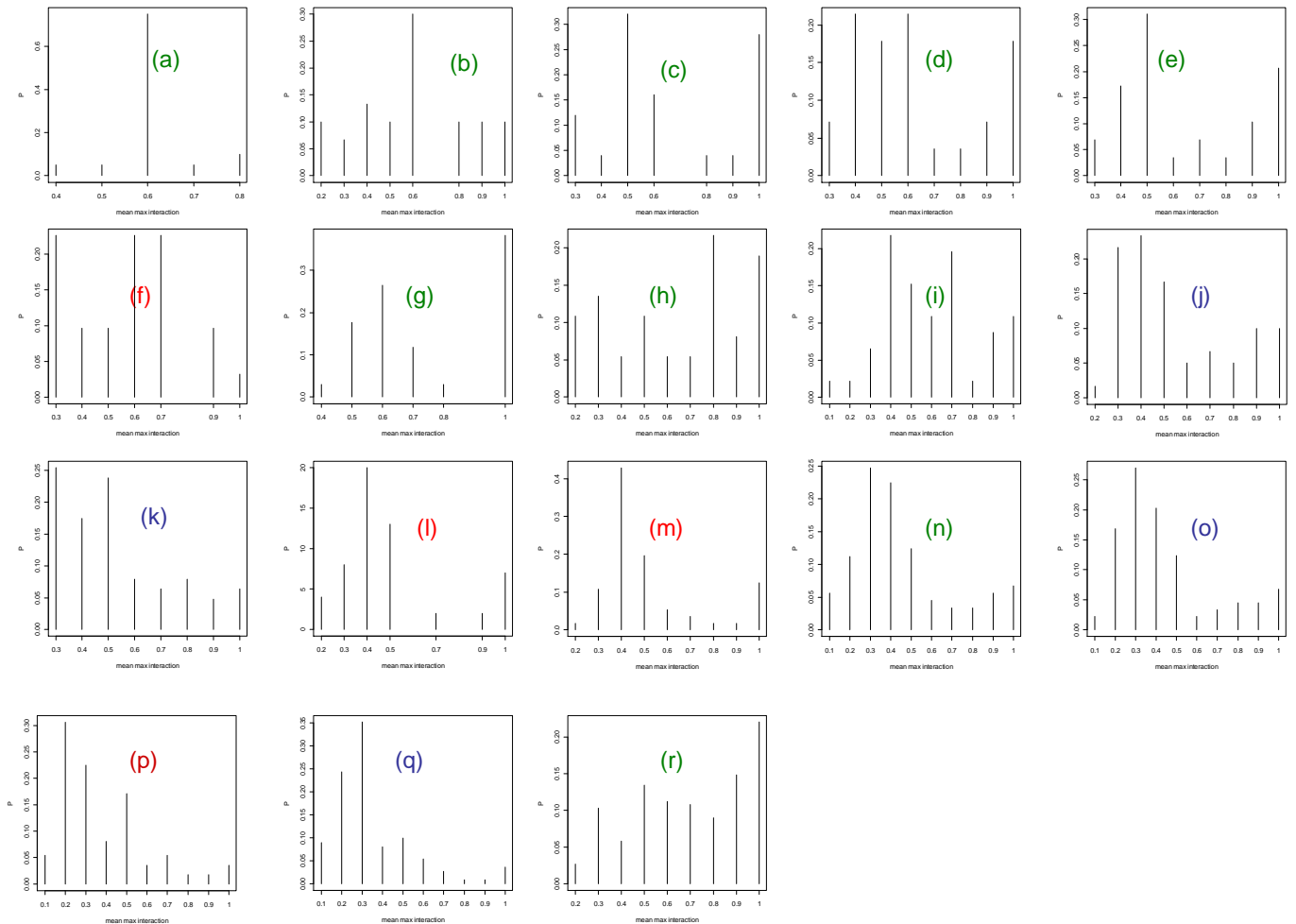


Figura 3.29: distribuzioni delle risorse di massimo per ciascuna rete trofica. Legenda: (a) Lake Santo $S=26$, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Chesapeake bay $S=31$, (d) Middle Chesapeake bay $S=31$, (e) Upper Chesapeake bay $S=31$, (f) Lake Michigan $s=36$, (g) Chesapeake bay mesohaline $S=36$, (h) Mondego Estuary $S=43$, (i) St. Mark River $S=51$, (j) Everglades graminoids wet season $S=66$, (k) Everglades graminoids dry season $S=66$, (l) Cypress ecosystem wet season $S=68$, (m) Cypress ecosystem dry season $S=68$, (n) Mangrove wet season $S=94$, (o) Mangrove dry season $S=94$, (p) Florida wet season $S=125$, (q) Florida dry season $S=125$, (r) Caribbean $S=249$

3.20.2 LISTATI

Tutte le simulazioni degli scenari di estinzione sono state prodotte in ambiente di programmazione open source R. Di seguito allego i listati con cui produrre gli esperimenti *in silico* descritti in questo capitolo. Per riprodurre gli esperimenti è sufficiente copiare i listati in R e elaborare le reti trofiche pesate.

```
#####  
## SCENARIO DI ESTINZIONE PER ATTACCO SU STRUTTURA ESSENZIALE  
## I.E. RIMOZIONE RISORSE DI MASSIMO  
## INPUT: STRUTTURA ESSENZIALE  
## OUTPUT: SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE "BEST RESOURCES"  
  
attack.tree <-function(x) { ##x<- SE  
resample <- function(x, size, ...)  
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x  
  } else sample(x, size, ...)  
D<-dim(x)[1]  
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0) ##chi sono gli autotrofi  
for(i in 1:length(autotrofi))  
  { x[autotrofi[i],autotrofi[i]]<-1 } ##assegno un cappio agli autotrofi  
top<-which(apply(x,1,sum)==0) ##chi sono i top predators  
box<-x  
e<-0  
for(i in 1:D)  
  {  
    hub<-max(apply(box,1,sum))  
    estinto<-which(apply(box,1,sum)==hub) ##selezione specie più connessa  
    estinto<-resample(estinto,1) ##se esistono hubs di pari taglia ne seleziono solo uno  
    box[estinto,]<-0  
    box[,estinto]<-0 ##elimino i legami entranti dalla specie estinta  
    estinti<-which(apply(box,2,sum)==0)  
    temp<-length(estinti) ##quante specie sono estinte?  
    e<-c(e,temp)  
  }  
e<-e/D  
count<-(0:D)/D  
e<-rbind(count,e)  
return(e)  
}
```

```
#####
## SCENARIO DI ESTINZIONE PER ERRORE SU STRUTTURA ESSENZIALE
## INPUT: STRUTTURA ESSENZIALE
## OUTPUT: SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE CASUALE

error.tree <- function(x) {

resample <- function(x, size, ...)
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
  } else sample(x, size, ...)
D<-dim(x)[1]
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0) ##chi sono gli autotrofi
autotrofi.top<-which((apply(x,1,sum)+apply(x,2,sum))==0)
for(i in 1:length(autotrofi))
  { x[autotrofi[i],autotrofi[i]<-1 } ##assegno un cappio agli autotrofi
  top<-which(apply(x,1,sum)==0) ##chi sono i top predators
specie<-1:D
box<-x
e<-0
for(i in 1:D)
  {
  estinto<-resample(specie[specie>0],1) ##estraggo la specie da rimuovere
  box[estinto,]<-0 ##elimino i links uscenti dalla specie estinta
  box[,estinto]<-0 ##elimino i legami entranti nella specie estinta
  estinti<-which(apply(box,2,sum)==0)
  temp<-length(estinti) ##quante specie sono estinte?
  e<-c(e,temp)
  specie[estinto]<-0 ##elimino la specie rimossa
  scatola<-box
  scatola[autotrofi.top,]<-0
  if(sum(apply(scatola,1,sum))==0)box[1:D,]<-0
  }
e<-e/D
count<-(0:D)/D
e<-rbind(count,e)
return(e)
}
#####
## SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE IN PARALLELO
##INPUT: x<-weighted food web, y<-ES
##OUTPUT: extinction scenario by "ES strong resources loss"
```

```
##PRINT: extinction sequence
```

```
attack.SE<-function(x,y) { ##Give x<-FW e y<-SE
```

```
  x[x!=0]<-1 ##trasformo in qualitativa
```

```
  resample <- function(x, size, ...)
```

```
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
```

```
  } else sample(x, size, ...)
```

```
  D<-dim(x)[1]
```

```
  autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0) ##chi sono gli autotrofi
```

```
  for(i in 1:length(autotrofi))
```

```
    { y[autotrofi[i],autotrofi[i]]<-1 } ##assegno un cappio agli autotrofi del tree
```

```
  #for(i in 1:length(autotrofi))
```

```
    # { x[autotrofi[i],autotrofi[i]]<-1 } ##assegno un cappio agli autotrofi della fw
```

```
  out<-rep(0,D)
```

```
  for (i in 1:length(autotrofi)) {out[autotrofi[i]]<-1 }
```

```
  gerarchia<-0
```

```
  box<-y ##SE
```

```
  e<-0
```

```
  specie<-1:D
```

```
  box2<-x ##FW
```

```
  e2<-0
```

```
  for(i in 1:D)
```

```
  {
```

```
    hub<-max((apply(box,1,sum))-out)
```

```
    if(hub>0){estinto<-which((apply(box,1,sum))-out)==hub} ##selezione specie più connessa in uscita
```

```
      estinto<-resample(estinto,1)} ##se esistono hubs di pari taglia ne seleziono solo uno
```

```
    if(hub==0){estinto<-resample(specie[specie>0],1)}
```

```
    specie[estinto]<-0
```

```
    gerarchia<-c(gerarchia,estinto) ##aggiungo nella gerarchia l'hub
```

```
    box[estinto,]<-0 ##elimino i legami uscenti della specie estinta
```

```
    box[,estinto]<-0 ##elimino i legami entranti della specie estinta
```

```
    box2[estinto,]<-0 ##elimino i legami uscenti della specie estinta
```

```
    box2[,estinto]<-0 ##elimino i legami entranti della specie estinta
```

```
    estinti2<-apply(box2,2,sum)
```

```
    estinti2<-which(estinti2==0)
```

```
    q<-length(estinti2)
```

```
    while(q>0) ##cascata di estinzioni nella FW
```

```
    {
```

```
      box[estinti2,]<-0
```

```

box[,estinti2]<-0
box2[estinti2,]<-0
box2[,estinti2]<-0
l<-rep(-1,D)
l[autotrofi]<-1
for(j in 1:D)
{for (i in 1:D)
{if(l[i]>0)
{consumatori<-which(box2[i,]!=0)
if(length(consumatori)>0){l[consumatori]<-l[i]+1}
}
}
}
cicli<-which(l==1) ##check the cycles
box[cicli,]<-0
box[,cicli]<-0
box2[cicli,]<-0
box2[,cicli]<-0
estinti2<-apply(box2,2,sum)
estinti2<-which(estinti2==0)
ifelse(length(estinti2)>q,q<-length(estinti2),q<-0)##continua fino a che si presentano estinzioni secondarie
}
estinti<-which(apply(box,2,sum)==0)
temp<-length(estinti) ##quante specie sono estinte?
e<-c(e,temp)
e2<-c(e2,length(estinti2))
}
print(as.numeric(gerarchia[-1]))
extinct<-rbind(e,e2)
plot(0:D/D,extinct[1,]/D,type="l",col="blue",xlab="percent removed",ylab="percent extinct")
abline(0,1)
lines(0:D/D,extinct[2,]/D,col="green")
return(extinct/(D))
}

```

```

#####
##FUNZIONE CHE PRODUCE STRUTTURA ESSENZIALE SCEGLIENDO IN MODO
##RANDOM LE RISORSE DI MASSIMO DI PARI TAGLIA
##INPUT: RETE TROFICA PESATA
##OUTPUT: STRUTTURA ESSENZIALE

```

```

Ess.Str <- function(fw) { ##dare FW
S<-dim(fw)[1]
food <- matrix(0,S,S)
for(j in 1:S){
for(i in 1:S){
if(max(fw[,j])>0){ifelse(fw[i,j]==max(fw[,j]),food[i,j]<-1, food[i,j]<-0)}
}
}
out<-apply(food,2,sum)
for(i in 1:S)
{if(out[i]>1)
{consumatori<-which(food[,i]==1) ##chi sono consumatori
unico<-sample(consumatori,1) ##sceglie un solo consumatore
food[unico,i]<-0
}
}
return(food)
}
#####
#####

```

3.20.3 TABELLE DELLE ANALISI SULLE STRUTTURE ESSENZIALI

Risultati misure effettuate sulle reti reali.

RETI REALI	S	ES	AS	ASimm	Aes	Shannon	L
LAKE SANTO	26	0,11	0,81	0,58	0,19	0,27	3,810000
FINAL NARRAGANSETT BAY	32	0,061	0,97	0,22	0,31	0,51	2,940000
CHEASE LOWER	34	0,058	0,79	0,21	0,35	0,64	2,65
CHEASE MIDDLE	34	0,056	0,79	0,21	0,38	0,66	2,941176
CHEASE UPPER	34	0,054	0,65	0,18	0,38	0,67	2,823529
LAKE MICHIGAN	36	0,055	0,86	0,31	0,22	0,5	2,970000
CHEASE MESOHALINE	36	0,085	0,97	0,17	0,3	0,6	4,027778
MONDEGO	43	0,038	0,77	0,42	0,23	0,5	2,650000
ST. MARK RIVER	51	0,05	0,69	0,2	0,29	0,6	3,530000
EVERGLADES GRAMINOIDS DRY	66	0,03	0,79	0,23	0,23	0,56	2,950000
EVERGLADES GRAMINOIDS WET	66	0,03	0,91	0,24	0,24	0,49	3,000000
CYPRESS DRY	68	0,019	0,53	0,24	0,18	0,49	2,323529
CYPRESS WET	68	0,031	0,62	0,24	0,18	0,5	3,088235
MANGROVE DRY	94	0,024	0,61	0,17	0,24	0,58	3,310000
MANGROVE WET	94	0,026	0,68	0,19	0,25	0,6	3,340000
FLORIDA DRY	125	0,021	0,48	0,34	0,26	0,66	3,610000
FLORIDA WET	125	0,018	0,352	0,072	0,28	0,68	3,530000
CARIBBEAN	249	0,012	0,82	0,12	0,209	0,59	3,883534

Risultati misure effettuate sulle reti permutate.

PERMUTAZIONI	S	ES	AS	ASimm	Aes	Shannon	L
LAKE SANTO	26	0,07	0,31	0,23	0,38	0,65	2,960000
FINAL NARRAGANSETT BAY	32	0,121	0,94	0,22	0,53	0,75	4,750000
CHEASE LOWER	34	0,14	0,65	0,088	0,59	0,79	3,060000
CHEASE MIDDLE	34	0,093	0,5	0,12	0,5	0,76	3,794118
CHEASE UPPER	34	0,052	0,5	0,12	0,5	0,76	3,235294
LAKE MICHIGAN	36	0,072	0,53	0,11	0,5	0,76	3,580000
CHEASE MESOHALINE	36	0,11	0,58	0,11	0,47	0,72	5,3800
MONDEGO ESTUARY	43	0,063	0,56	0,23	0,49	0,73	3,8600
ST. MARK RIVER	51	0,083	0,69	0,01	0,51	0,79	5,590000
EVERGLADES GRAMINOIDS DRY	66	0,05	0,59	0,08	0,41	0,75	4,210000
EVERGLADES GRAMINOIDS WET	66	0,056	0,68	0,091	0,47	0,78	4,727273
CYPRESS DRY	68	0,034	0,43	0,16	0,37	0,7	3,352941
CYPRESS WET	68	0,024	0,41	0,103	0,44	0,76	2,779412
MANGROVE DRY	94	0,038	0,59	0,053	0,43	0,78	4,930000
MANGROVE WET	94	0,05	0,76	0,09	0,44	0,76	6,000000
FLORIDA DRY	125	0,019	0,42	0,048	0,45	0,8	3,480000
FLORIDA WET	125	0,0197	0,256	0,048	0,424	0,79	3,860000
CARIBBEAN	249	0,011	0,55	0,13	0,29	0,66	3,626506

3.20.4 SHANNON vs MAGNITUDINE: METODOLOGIA

Per analizzare la distribuzione al variare della magnitudine ho utilizzato questo metodo:

1) Trasposizione di una matrice pesata in una matrice in cui le risorse per spettro alimentare sono poste in ordine gerarchico. La risorsa più debole sarà contrassegnata con 1, la risorsa di magnitudine immediatamente superiore con un 2, così via per le N risorse componenti lo spettro alimentare. Vedere figura 3.29 e figura 3.30.

2) Analisi delle distribuzione consumatori per risorsa secondo magnitudine di legame. Parto calcolando la distribuzione di ordine 1, cioè la distribuzione composta dalle sole interazioni più deboli per spettro alimentare; poi passo a quella di ordine 2, che è la distribuzione composta dai legami immediatamente più forti a quello di ordine 2, se esistono consumatori con una sola preda per spettro alimentare, e che quindi non possiedono risorse di ordine 2, si manterrà la risorsa di ordine 1; successivamente calcolo la distribuzione di ordine 3 che è quello composta dai legami di magnitudine immediatamente superiore a quelli di ordine 2, se esistono consumatori con 2 sole prede per spettro alimentare, e che quindi non possiedono risorse di ordine 3, si manterrà la risorsa

di ordine 2. Proseguo fino all'albero di massimo ordine per una data rete trofica. L'ultimo albero costruito sarà quindi quello composto dalle sole interazioni più forti per ogni spettro alimentare, cioè le strutture essenziali o alberi di massimo. In questo modo avrò distribuzione di magnitudine sempre crescente, anche se non in modo lineare, i cui consumatori sono sempre connessi. Vedere figura 3.30.

3) Calcolo dell'indice di Shannon per ogni distribuzione.

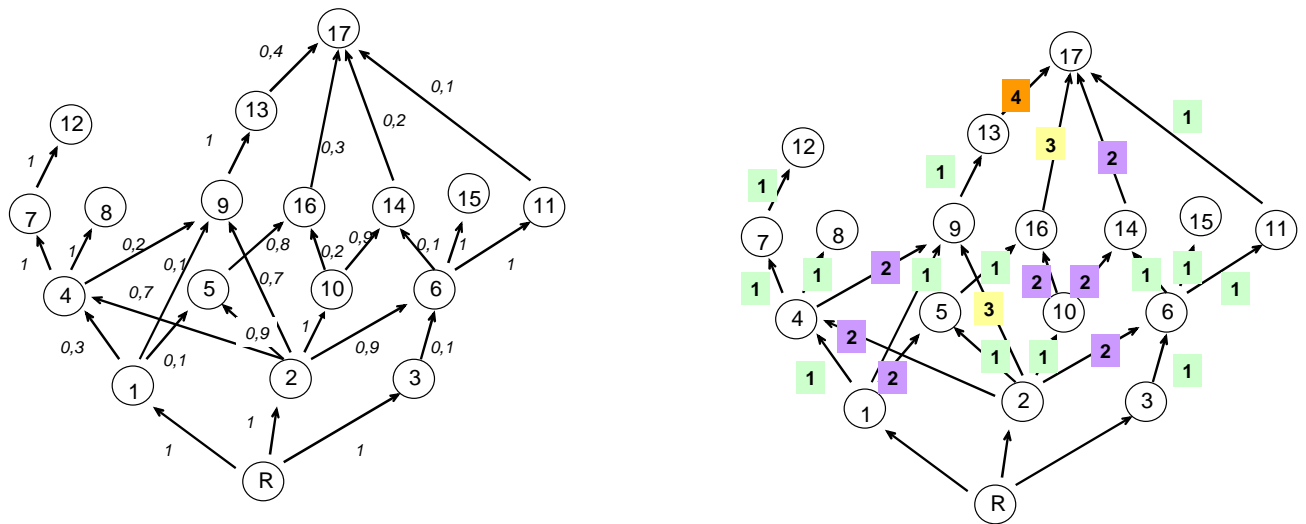


Figura 3.29: a sinistra la rete trofica pesata. Le magnitudini sono relative: la somma delle magnitudini di ogni spettro alimentare è quindi 1. A destra la relativa rete trofica ordinata per gerarchia delle magnitudini. La gerarchia del legame cresce al crescere della magnitudine. Se si osserva lo spettro della specie 17 nella food web di sinistra, si nota che il legame di minore magnitudine percentuale (0,1) è contrassegnato nella food web di destra con 1; il più forte dei quattro invece (0,4 di magnitudine relativa) sarà il più alto in gerarchia (contrassegnato con un 4 a destra).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	0	0	0	0,3	0,9	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0,7	0,1	0,9	0	0	0,7	1	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	1	1	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0,1
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0,2
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	2	1	2	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

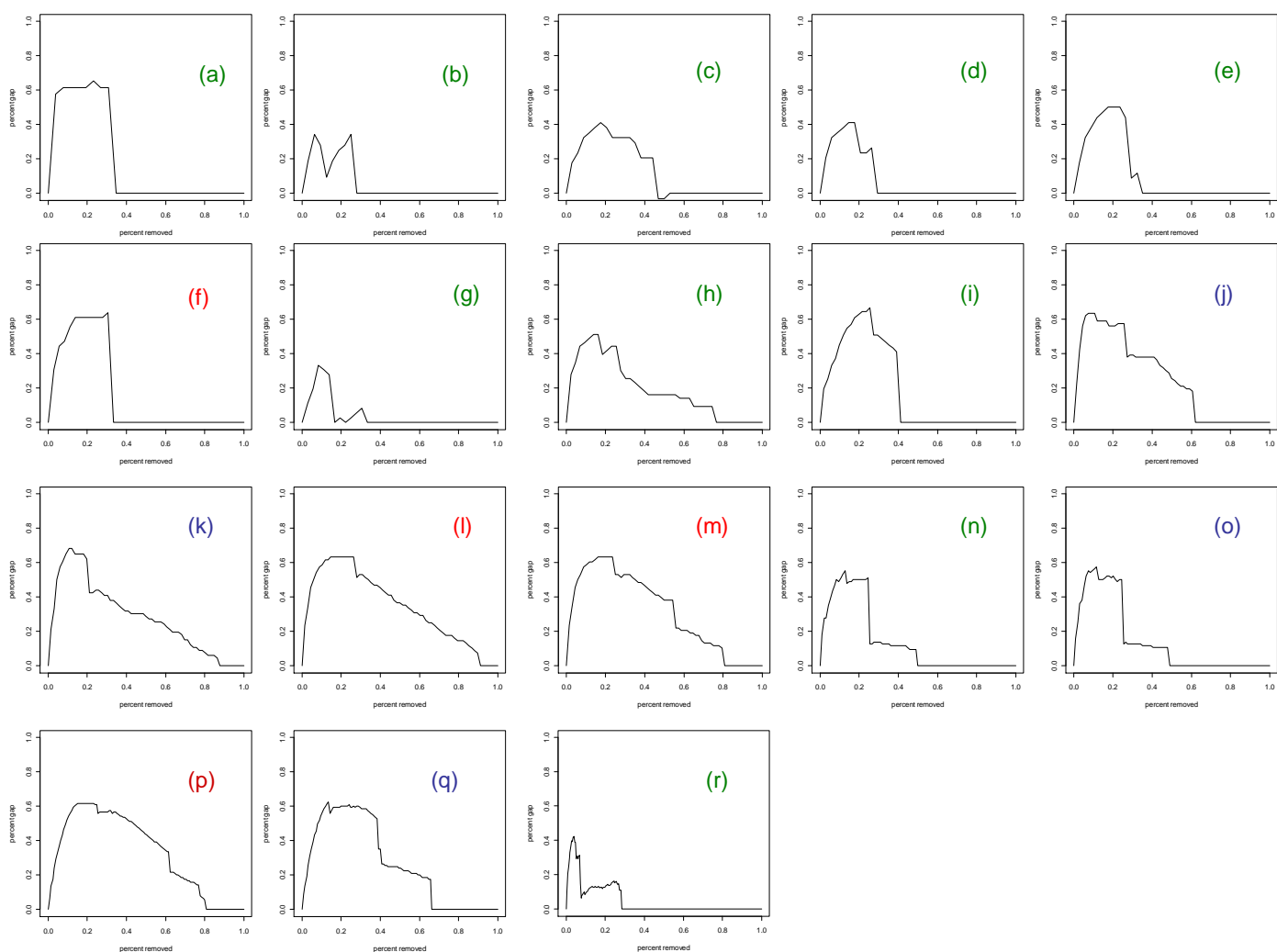
Figura 3.30: in alto la matrice di adiacenza della food web di figura 1. I legami sono pesati in modo relativo.

La somma per colonne, cioè per spettro alimentare, è quindi 1. Sotto la matrice in cui i legami sono posti in gerarchia di magnitudine all'interno di ogni spettro alimentare: il legame più debole per ogni colonna è 1 (in giallo), quello immediatamente più forte 2 (in rosa), ecc. Da notare, che il numero di legami per colonna è variabile: alcune specie infatti possono avere un maggior numero di prede rispetto ad altre.

Quando un consumatore possiede meno risorse rispetto all'ordine di magnitudine che si sta testando, si manterrà la risorsa di maggior magnitudine. In questo modo si otterranno distribuzioni dei consumatori per risorsa di magnitudine crescente in modo non lineare, e si ovvia al problema della disconnessione delle specie senza risorsa per un dato ordine di magnitudine. Per esempio, la distribuzione di maggior magnitudine sarà quella di ordine 4, e comprenderà i legami di ordine 1 per i consumatori con 1 sola preda, i legami di ordine 2 per i consumatori con 2 prede, i legami di ordine 3 per i consumatori con 3 prede, i legami di ordine 4 per i consumatori con 4 prede.

3.2.0.5 DISCREPANZA DI PREVISIONE TRA SCENARIO QUALITATIVO E QUANTITATIVO

Figura 3.31: discrepanza di previsione tra l'estinzione secondaria nella SE e nella rete qualitativa. Legenda: (a) Lake Santo S=26, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Cheasapeake bay S=31, (d) Middle Cheasapeake bay S=31, (e) Upper Cheasapeake bay S=31, (f) Lake Michigan s= 36, (g) Cheasapeake bay mesohaline S=36, (h) Mondego Estuary S=43, (i) St. Mark River S=51, (j) Everglades graminoids wet season S=66, (k) Everglades graminoids dry season S=66, (l) Cypress ecosystem wet season S=68, (m) Cypress ecosystem dry season S=68, (n) Mangrove wet season S=94, (o) Mangrove dry season S=94, (p) Florida wet season S= 125, (q) Florida dry season S= 125, (r) Caribbean S=249.



III I CAMMINI FORTI SONO CORTI: ANALISI QUANTITATIVA DELLA LUNGHEZZA DEI CAMMINI TROFICI

4.1 PROPRIETA' STRUTTURALI: LUNGHEZZA DEI CAMMINI TROFICI

La struttura delle reti trofiche è stata indagata in modo approfondito in diverse direzioni, sia nella ricerca di “proprietà universali” (Briand and Cohen, 1984, 1987; Sugihara et al., 1989, Garlaschelli e al. 2003), sia nel confronto con altri tipi di networks di tipo biologico e non (Albert e Barabasi 2000, Albert e Barabasi 2002, Strogatz 2001, Sole e Montoya 2001) che nella realizzazione di modelli capaci di riprodurre i patterns osservati (Cohen 1977b, Cohen and Newman 1985b, Williams e Martinez 2000, Cattin et al. 2004, Allesina e al. 2008). La grande attenzione circa le proprietà strutturali è da attribuire alla fondamentale importanza che esse hanno nel determinare il comportamento del sistema nel rispondere alle perturbazioni, e in questo contesto, numerosi studi hanno testato la stabilità delle reti trofiche in caso di rimozione di specie (Sole e Montoya 2001; Dunne 2002, 2004; Allesina e Bodini 2004, Allesina e al. 2009, Estrada 2007).

In un recente studio Garlaschelli e al. (2003), minimizzando la lunghezza dei cammini tra la base e ogni specie all'interno di un Minimum Spanning Tree (d'ora in avanti MST) hanno analizzato le proprietà allometriche della struttura; come risultato affermano che l'insieme dei cammini “più corti” è a invarianza di scala, e quindi il pattern non cambia osservando il MST a diverse risoluzioni. Essi scoprono che le sette reti trofiche analizzate mostrano una “relazione allometrica a legge di potenza” con esponente 1.13 ad indicare una forma universale caratterizzante l'efficienza energetica e il trasporto di energia e materia, e aggiungono che le reti trofiche si strutturano in una via di maggiore efficienza energetica rispetto ad altri networks di trasporto (Banavar e al. 1999). Tra i metodi gli autori accennavano al fatto, senza darne evidenza statistica, che i cammini più corti sono anche quelli di maggiore magnitudine energetica; costruendo il MST per un set di 7 reti trofiche (St Martin Island, St Marks Seagrass, Grassland, Silwood Park e Ythan Estuary senza parassiti, Little Rock Lake, Ythan Estuary con parassiti) asseriscono che minimizzare la distanza tra ogni specie e la base (i.e. “minimizzare la lunghezza dei cammini”) attraverso un MST produce risultati comparabili a quelli che si ottengono costruendo un albero ricoprente con le interazioni di maggiore magnitudine energetica (i.e. “massimizzare la forza dei cammini”). L'analisi di Garlaschelli postula quindi che le interazioni di massimo contenuto energetico, cioè le risorse di massima magnitudine per ogni consumatore, formano anche i cammini di minore lunghezza tra ogni

specie e l'ambiente esterno, nelle parole dell'autore: *"However, we note that the chains obtained by the two criteria (minimizing chain lengths and maximizing chain strengths) are related."* (4.1)

Se questo è vero, costruire alberi ricoprenti accorciando i cammini o assemblare alberi ricoprenti massimizzando la forza dei legami dovrebbe produrre strutture della medesima lunghezza.

La lunghezza dei cammini tra l'ambiente esterno e le specie è un fattore fondamentale nel caratterizzare il trasferimento di energia e la struttura dei networks (Post 2002) sia perché in relazione diretta con il concetto di livello trofico, una antica e annosa questione della ricerca ecologica mai chiarita in modo definitivo, sia perché determinante nei meccanismi di stabilità delle reti trofiche. Per ampliare le conoscenze in questo campo, abbiamo analizzato un set di 18 reti trofiche quantitative e abbiamo verificato l'ipotesi (4.1) di Garlaschelli cercando di capire se è reale l'assunzione per cui i cammini formati dai legami forti sono necessariamente i più corti all'interno delle reti trofiche.

4.2 CENNI SULLA LUNGHEZZA DEI CAMMINI TROFICI

Il numero di trasferimenti di energia dalla base alla sommità della rete è generalmente chiamata "lunghezza dei cammini trofici". La lunghezza dei cammini è una caratteristica strutturale delle comunità ecologiche capace di determinare l'organizzazione trofica e influenzare le funzioni chiave degli ecosistemi come il ricircolo dei nutrienti, la produttività primaria, il rilascio di carbonio in atmosfera, la concentrazione di inquinanti nei predatori apicali e tra questi l'uomo (Post 2002).

Determinare la lunghezza dei cammini trofici è cosa ambigua perché esistono misure differenti, anche se collegate tra loro, riferite al medesimo oggetto. La lunghezza dei cammini trofici può indicare sia la distanza tra una singola specie e la base, come l'altezza della intera rete trofica o di un sottoinsieme. Questa mancanza di univocità di metodo ha generato confusione ed errori.

Un'altra via è quella di identificare il livello trofico come posizionamento di una specie in una rete, e questa opzione è quella utilizzata in questa analisi.

Nel nostro studio utilizzeremo come misura della lunghezza dei cammini trofici la "mean trophic level" o livello trofico medio L , cioè è la media dei livelli trofici di ogni specie (Post 2002). Il livello trofico di una specie è una misura della lunghezza dei cammini energetici afferenti alle specie ed è definito in questo modo: la base ha livello trofico 0 perché è l'origine dei flussi energetici, gli autotrofi 1 perché sono ad un passo di distanza dalla base, i consumatori primari hanno livello trofico 2 perché sono a 1 legame di distanza dagli autotrofi e quindi a 2 legami dalla base, i predatori primari avranno livello trofico 3 perché a 1 legame dai consumatori primari, ecc... In questo senso una specie che possiede livello trofico 3 è a 3 cammini dalla base, e una specie che

possiede livello trofico 4 è a 4 cammini dalla base, ecc...L'assegnare alle specie il livello trofico in un albero è molto più semplice che in una rete. In una rete trofica le specie possono consumare a diversi livelli, un onnivoro può ad esempio essere sia consumatore primario (i.e. la risorsa è un autotrofo) che predatore primario (i.e. la risorsa è un erbivoro) e il livello trofico sarà una media della lunghezza dei differenti cammini. Il livello trofico di un onnivoro può diventare quindi un numero frazionario e decimale, e la misura perde in parte la comprensibilità ecologica. In un albero invece ogni specie ha una sola risorsa, e quindi un solo legame entrante, perciò esiste uno ed un solo cammino tra la base e la specie. Essendoci un solo cammino tra ogni specie e la base il livello trofico è definito univocamente ed in un tree non si verificano le ambiguità di misura prodotte dalla condizione di onnivoria presente invece nelle reti alimentari. Il livello trofico di una specie in un albero sarà sempre indicato da un intero. Per una raffigurazione dei livelli trofici nell'albero e del metodo per la computazione del del livello trofico medio L vedere figura 4.1.

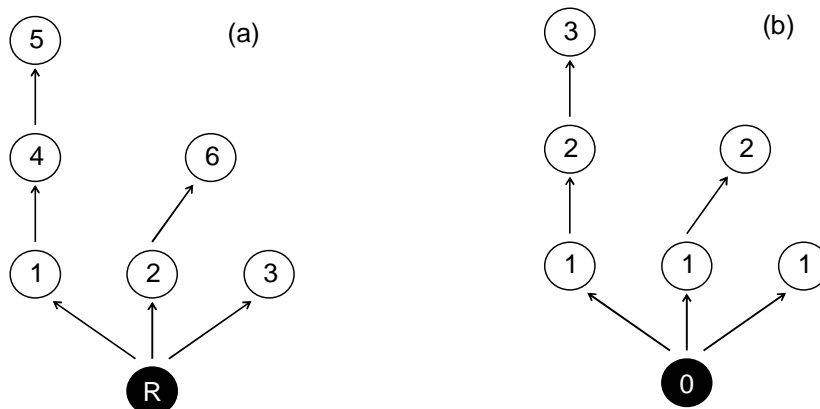


Figura 4.1: (a) albero orientato formato da 6 specie, indicate dal numero interno al circolo, più la base R. (b) lo stesso albero in cui all'interno dei circoli è indicato invece il livello trofico. La base avrà livello trofico zero perché all'origine di tutti i flussi di energia, gli autotrofi avranno livello trofico 1, perché a 1 cammino di distanza dalla base, i consumatori primari avranno livello trofico 2, sono cioè a 1 cammino dagli autotrofi e quindi 2 cammini dalla base, i predatori primari avranno livello 3 perché a 1 cammino dai consumatori primari, ecc...Come si vede in un albero esiste uno ed un solo cammino tra una specie e la base e di conseguenza il livello trofico di ogni specie è definito univocamente. Il medio livello trofico L sarà la media dei singoli livelli trofici delle specie (Post 2002).

4.3 L'ALBERO RICOPRENTE MINIMO O MINIMUM SPANNING TREE

Il Minimum Spanning Tree o albero ricoprente minimo è l'albero di minima distanza tra ogni nodo e la base (Garlaschelli e al. 2003). Il MST è quindi la struttura più corta che congiunge tutti i nodi di una rete trofica. Assemblare un MST in un grafo diretto che origina da una base è relativamente semplice e la meccanica è sottesa da un algoritmo di tipo "greedy" dove ad ogni passo del procedimento si sceglie la soluzione locale migliore. La logica di costruzione può essere riassunta in questi passaggi:

- Fissare la base.

i) Connettere tutti gli autotrofi alla base.

ii) Connettere tutti i consumatori primari agli autotrofi.

iii) Connettere tutti i consumatori secondari ai consumatori primari.

Ripetere il *iii* punto fino a che tutti i nodi sono connessi.

In questo modo si realizza la struttura più corta che connette tutti i nodi di una rete. Di pari e minima lunghezza possono esistere diverse strutture alternative e tutte sono MST.

Il codice in R che realizza il MST è in appendice alla fine del capitolo.

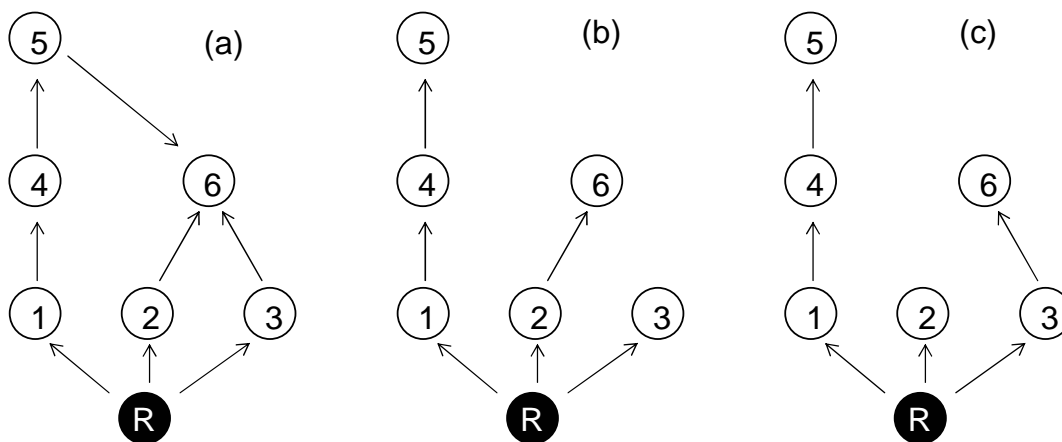


Figura 4.2: (a) una ipotetica rete trofica qualitativa $S=6$, il nodo nero è la base, (b) MST della rete trofica, (c) MST alternativo a quello raffigurato in (b).

4.4 LA STRUTTURA ESSENZIALE COME ALBERO DI MASSIMO

Come abbiamo già accennato in precedenza la SE è l'insieme dei legami di maggior magnitudine per ogni consumatore della rete trofica. Se selezionando i legami più forti imponiamo la connessione completa, cambiando un legame nei rari casi le interazioni di massimo formano cicli, otteniamo un albero, cioè una struttura connessa, aciclica e di massima magnitudine energetica.

Per realizzare gli alberi di massimo è stato utilizzato quindi l'algoritmo di Chu-Liu-Edmonds (Chu e Liu 1965, Edmonds 1967).

L'algoritmo di Chu-Liu-Edmonds è capace di risolvere un grafo diretto, pesato, in un albero ricoprente di massimo valore avente assegnata radice.

Il metodo è esemplificato in questi passaggi.

1). Gli autotrofi non hanno lo spettro alimentare e saranno connessi alla base.

2) Per ogni spettro alimentare si mantiene la sola risorsa di massima magnitudine. Se all'interno di uno spettro alimentare esistono più legami di massima magnitudine e di pari taglia ne viene considerata una casualmente.

3) Se al termine di questo passaggio si estrae la struttura aciclica, l'albero ricoprente di massima magnitudine è già formato. Se si formano cicli passare alla operazione 4.

4) Se la struttura prodotta mantenendo i legami di massima magnitudine presenta cicli essi vengono trattati in un ordine casuale. Per ciascun ciclo si contraggono i nodi uno pseudo-nodo k , e si modifica la magnitudine dei legami entranti nel nodo j del ciclo da alcuni nodi i fuori dal ciclo tramite la seguente equazione:

$$c(i,k)=c(i,j)-(c(x(j),j)-\max_{\{j\}}(c(x(j),j)))$$

dove $c(x(j),j)$ è il valore dei legami del ciclo che entrano nel nodo j .

5) Per ciascun pseudo-nodo selezionare il legame entrante che possiede la minima modifica di costo. Rimpiazzare nel nodo reale il suddetto legame con il nuovo selezionato.

6) Andare al passaggio due.

L'idea chiave dell'algoritmo è quella di evitare il ciclo rimpiazzando il legame di costo supplementare minimo. In altre parole si scioglie il ciclo attraverso la sostituzione che permette la minima riduzione di magnitudine totale.

Una volta realizzati gli alberi di massima forza possiamo confrontarne le lunghezze con quelle dei MST nella falsificazione della ipotesi (4.1) di Garlaschelli; se l'albero di massimo è più lungo di un MST allora i cammini forti non sono necessariamente i più corti. Nei prossimi paragrafi di questo capitolo, chiameremo la SE con l'acronimo TMS, cioè Tree Maximum Strength (i.e. albero di massimo), ad indicare la funzione di raffronto con il MST nell'ambito di questa analisi.

4.5 MAGNITUDINE vs LUNGHEZZA: TMS vs ALBERI CASUALI

Per analizzare la relazione tra lunghezza dei cammini e forza di essi, abbiamo analizzato le 18 reti trofiche elencate nel capitolo II. Per ogni rete trofica, dopo aver costruito i TMS, è stato realizzato un albero casuale, cioè un tree composto da una selezione random dei legami presenti nella food web qualitativa. Selezionare in modo casuale un tree significa estrarre in modo casuale un solo legame entrante per ogni specie tra quelli presenti nello spettro alimentare; questo equivale a selezionare casualmente una sola risorsa per ogni consumatore. Essendoci un solo legame entrante

per ogni specie si costruisce così un tree scelto in modo casuale tra tutti i potenzialmente realizzabili all'interno della struttura qualitativa della rete trofica. Per fare questo si è seguito il suddetto iter:

i) Per ogni spettro alimentare è stata mantenuta una sola risorsa in modo casuale.

ii) Se la selezione random dei legami forma una struttura che presenta cicli, un legame viene disconnesso e ne viene inserito un altro scelto casualmente dallo spettro alimentare che conteneva il legame rimosso. Il punto *ii)* è ripetuto fino ad ottenere una struttura aciclica.

Per ogni albero casuale è stato misurato L come fatto precedentemente per fli alberi di massimo. Questi alberi random, che statisticamente contengono sia legami forti che deboli, fungeranno da modello nullo con cui confrontare la lunghezza dei TMS. Nell'insieme dei tree che possono essere costruiti partendo dalla rete trofica, il TMS, essendo composto dalle sole interazioni di maggior taglia energetica afferenti alle specie, è anche quello di massima energia totale, dove l'energia totale non è altro che la somma dell'energia dei singoli legami (come già accennato precedentemente, questo approccio in cui la massimizzazione dell'energia dei links avviene scegliendo la "soluzione locale migliore", i.e. "risorsa di massimo per ciascun consumatore", è una procedura algoritmica di tipo "greedy" ben conosciuta nel contesto della "computer science"). Per questo un TMS trasporterà un quantità di energia superiore a quella distribuita dall'omologo albero casuale. Si deduce quindi, che se i TMS sono più lunghi di quelli random l'ipotesi (4.1) è falsificata.

4.6 MAGNITUDINE vs LUNGHEZZA: TMS vs ALBERI DI MINIMO

Un secondo confronto è stato fatto tra L degli alberi di massimo e L degli alberi di minimo. Un albero di minimo è la nemesi debole del TMS, cioè l'insieme dei legami di minore magnitudine nello spettro alimentare di ogni consumatore. Per la stessa logica espressa per la massimizzazione, un albero di minimo è anche l'albero tra i possibili che minimizza la quantità di energia totale in trasferimento tra le specie nella rete. Gli alberi di minimo sono stati assemblati con lo stesso metodo degli alberi di massimo applicato alle interazioni deboli:

i) Per ogni consumatore mantengo la sola risorsa di minimo contenuto energetico.

ii) Se esistono più prede di minimo di pari taglia ne viene considerata una sola in modo casuale.

iii) Se la struttura estratta presenta cicli un legame viene eliminato e dallo stesso spettro alimentare viene estratta una nuova risorsa scegliendo quella di minima magnitudine tra le possibili. Il *iii)* meccanismo viene reiterato fino ad ottenere un albero.

A maggior ragione in questo confronto, l'energia totale trasportata da un TMS, come somma dei singoli flussi energetici afferenti a ogni specie, sarà nettamente maggiore della energia totale

trasportata dalla controparte formata dai legami di minima magnitudine. Se lunghezza degli alberi di minimo è inferiore a quella degli alberi di massimo l'ipotesi (1) è falsificata.

4.7 MAGNITUDINE vs LUNGHEZZA: TMS vs MST

Per concludere l'analisi e definire in modo diretto la questione abbiamo costruito l'insieme dei Minimum Spanning Trees, minimizzando la distanza tra ogni specie e la base, e tra questi MST abbiamo selezionato quello di "minor peso", cioè il MST che distribuisce la minor quantità di energia tra le alternative possibili. Questo "MST debole" non va confuso con l'albero di minimo utilizzato nella analisi precedente. L'albero di minimo è l'insieme di minima magnitudine tra tutti i possibili alberi realizzabili (quindi il più debole ma non il più corto, i.e. "minimizzare la lunghezza dei cammini"). Il MST debole è invece quello di minore magnitudine tra i MST possibili, cioè tra gli alberi di minore lunghezza (quindi il più debole tra gli alberi più corti, i.e. "prima minimizzo la lunghezza dei cammini e poi minimizzo la forza dei cammini"). Per la costruzione del MST debole è stato utilizzato l'ambiente di programmazione R. In appendice è contenuto il listato che partendo da una rete trofica pesata produce in uscita il MST di minor taglia, l'assegnazione del livello trofico per ogni specie, il "livello trofico medio" e il numero di links corrispondenti alle risorse di massima magnitudine contenute nel tree. Se l'ipotesi (4.1) è vera, allora il MST debole dovrebbe essere una identità con il TMS, e dovrebbe essere composto dalle sole interazioni di massimo, ma come vedremo dai risultati, diversi MST possono essere assemblati per mezzo di legami medi e deboli.

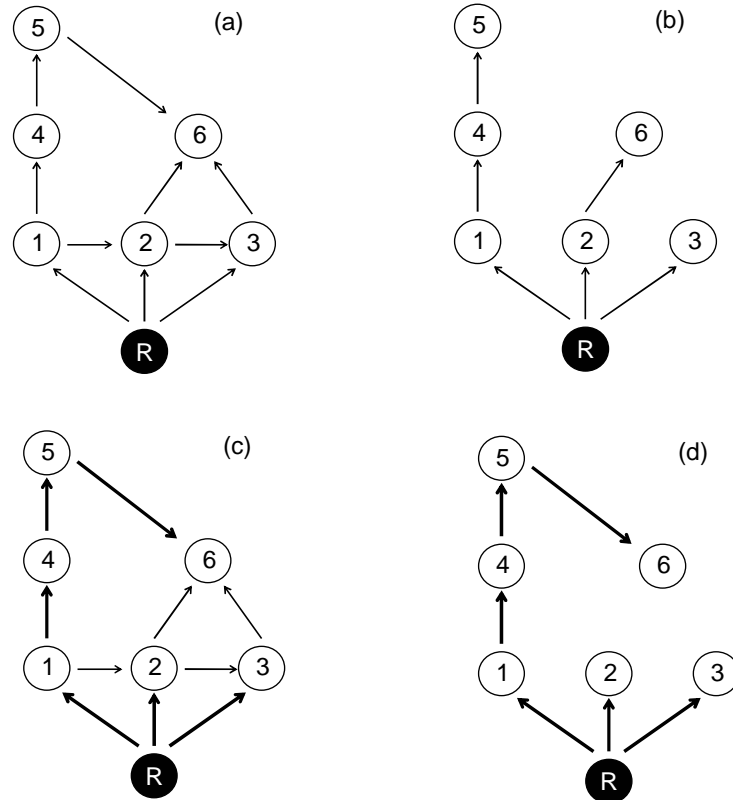


Figura 4.3: (a) una ipotetica rete trofica qualitativa $S=6$, il nodo nero è la base, (b) MST della rete trofica in (a), (c) rete trofica di (a) dove i legami sono però pesati e distinti per magnitudine; lo spessore delle frecce è proporzionale alla magnitudine. (d) albero di massima magnitudine TM estratto dalla rete quantitativa (c). Per ciascuna specie è stato mantenuto la sola risorsa di massima taglia energetica. In questo esempio, il MST è più lungo del TM.

4.8 RISULTATI: TMS vs ALBERI CASUALI

In 13 casi su 18 gli alberi realizzati massimizzando la forza dei cammini si rivelano più lunghi delle rispettive controparti casuali. Negli altri 5 casi, per le reti trofiche Lake Santo, Mondego Estuary, Cypress wet, Florida dry e Caribbean i TMS sono più lunghi delle controparti ottenute scegliendo i legami casualmente. Per queste reti trofiche selezionare casualmente i legami è stato sufficiente a produrre alberi più corti che quelli realizzati con le interazioni di massima magnitudine.

4.9 RISULTATI: TMS vs ALBERI DI MINIMO

In 13 casi su 18 i TMS sono più corti dei rispettivi alberi di minimo. In 5 casi gli alberi di minimo sono più corti degli alberi di massimo, questo accade per le reti trofiche Lake Santo, Cypress wet, Florida dry, Florida wet e Caribbean. In queste reti l'insieme dei legami deboli è addirittura più corto dell'insieme dei legami forti e confuta la possibilità di inferire una legge universale per cui i cammini più corti sono anche quelli di maggior magnitudine.

Entrambi i confronti dimostrano come costruire un TMS non produce anche e necessariamente un MST. Massimizzare la forza energetica dei legami in una rete trofica non è comparabile con il minimizzare la lunghezza di cammini tra ogni specie e la base. Questo falsifica l'ipotesi (4.1) e i metodi di Garlaschelli non si rivelano applicabili alle reti trofiche in generale. Se si vuole assemblare un MST è necessario minimizzare la lunghezza dei cammini, e facendo questo, in molti casi, si dovranno includere legami medi e deboli. Nel primo confronto infatti, realizzare una selezione random estraendo una risorsa per specie in modo casuale, formando in questo modo un insieme eterogeneo per taglia energetica, è stato sufficiente per creare configurazione più corte dei rispettivi TMS. Per estremi, nel confronto tra TMS e alberi costituiti dai legami di minimo, emerge come i cammini più deboli, cioè l'insieme delle risorse di minore energia relativa per ogni consumatore, possano in alcune reti trofiche essere addirittura più corti di quelli formati dalle interazioni forti.

E' da rimarcare che per 4 delle reti trofiche in cui L dei alberi casuali era inferiore alla L delle controparti TMS, anche L degli alberi di minimo corrispondenti era inferiore a L dei rispettivi TMS. Questo avviene per le reti Lake Santo, Cypress wet, Florida dry e Caribbean a indicare che i cammini "forti" sono più lunghi sia dei cammini formati da legami scelti casualmente, cioè quelli di ipotetica taglia media, sia dei cammini più deboli della rete.

4.10 RISULTATI: TMS vs MST DEBOLE

L'ultimo confronto, in cui è stato assemblato il MST di minore magnitudine tra i possibili, dimostra come in tutte le reti trofiche analizzate i TMS non siano MST. L dei TMS è sempre superiore della lunghezza media minima ottenuta per mezzo di MST. In questo senso, i cammini più forti non minimizzano mai la lunghezza tra la base e le specie. Il numero di interazioni forti contenute nei MST debole è sempre molto ridotto a rimarcare che non esiste relazione necessaria tra i MST e i TMS. In altre parole nel cercare un MST tra i possibili sono costretto ad includere un certo numero di legami di taglia media o deboli. In tabella 4.1 i risultati di tutti i confronti.

Tabella 4.1: risultati dei confronti tra le lunghezze per le 18 reti trofiche analizzate. L max: lunghezza degli alberi di massima magnitudine; L random: lunghezza degli alberi composti casualmente; L min: lunghezza degli alberi di minima magnitudine; strongest: numero di interazioni di massimo contenute nel MST.

FOOD WEB	L MAX	L RANDOM	L MIN	L MST MIN	STRONGEST
LAKE SANTO FINAL NARRAGANSETT BAY	3,810000	2,960000	2	1,88	1
CHEASE LOWER	2,65	3,060000	2,76	2,21	8
CHEASE MIDDLE	2,941176	3,794118	4	2,35	7
CHEASE UPPER	2,823529	3,235294	6,38	2,44	9
LAKE MICHIGAN	2,970000	3,580000	4,8	2,5	2
CHEASE MESOHALINE	4,027778	5,3800	6,07	2,83	19
MONDEGO	2,650000	3,8600	2,86	2,37	9
ST. MARK RIVER EVERGLADES	3,530000	5,590000	4,03	2,196	10
GRAMINOIDS DRY EVERGLADES	2,950000	4,210000	5,98	2,46	14
GRAMINOIDS WET	3,000000	4,727273	5,06	2,61	21
CYPRESS DRY	2,323529	3,352941	2,88	2,25	6
CYPRESS WET	3,088235	2,779412	2,98	2,25	6
MANGROVE DRY	3,310000	4,930000	3,88	2,38	15
MANGROVE WET	3,340000	6,000000	3,8	2,38	16
FLORIDA DRY	3,610000	3,480000	3,15	2,4	3
FLORIDA WET	3,530000	3,860000	3,28	2,4	3
CARIBBEAN	3,883534	3,626506	3,5	2,42	68

4.11 I CAMMINI FORTI NON SONO NECESSARIAMENTE I PIU' CORTI

Le analisi supportate in questo studio dimostrano che non necessariamente i MST sono anche TMS, e di conseguenza, non sempre i cammini più forti sono anche i più corti. Il primo semplice confronto tra TMS e alberi casuali dice che una selezione casuale dei legami è sufficiente a realizzare strutture più corte rispetto a quelle realizzate per mezzo dei legami forti. Gli alberi casuali infatti sono formati da legami di ogni taglia e sono quindi insiemi di minore contenuto energetico rispetto ai TMS. Il secondo confronto TMS vs alberi di minimo mostra come addirittura i cammini di minore magnitudine possano essere più corti delle controparti di massima magnitudine. Questi risultati sono sufficienti a confutare l'ipotesi (4.1) e non è quindi possibile in nessun modo postulare "leggi universali" (Garlaschelli e al. 2003) capaci di legare in modo assoluto la lunghezza dei cammini alla loro taglia. L'ultima analisi effettuata costruendo gli MST delle reti trofiche

conferma in modo netto la mancanza di una qualsiasi relazione tra magnitudine e lunghezza. Per tutti i casi considerati i MST sono sempre strutture più corte dei rispettivi TMS. In particolare dovendo riferirsi ai metodi legati all'ipotesi (4.1), costruire MST non produce anche TMS, e dal punto di vista algoritmico-topologico la ricerca dell'uno nelle reti trofiche reali è cosa distinta rispetto dalla costruzione dell'altro. Individuando il MST di minore magnitudine (MST debole) per ogni rete trofica si scopre poi come questo sia composto per la maggior parte da interazioni deboli. Nessuna identità quindi tra MST e TMS e come citato nella introduzione illustrando le assunzioni alla base dei MST, dalla nostra analisi emerge che massimizzare la forza dei cammini produce strutture ben diverse dal minimizzare la lunghezza dei cammini e i due criteri di selezione non sono in relazione.

La mancanza di relazione tra magnitudine e lunghezza è un dato che colma una precedente lacuna metodologica ma da una parte complica un già confuso scenario come quello alla base del concetto di lunghezza dei canali trofici (Post 2002). Lawton in passato per ragioni efficienza energetica ipotizzava la relazione tra forza e lunghezza dei cammini. Siccome solo una piccola frazione di energia è trasferita dalle risorse ai predatori (i.e. in ecologia è accettato un tasso di trasferimento da un livello trofico al seguente $\lambda=0.1$, cioè solo il 10% circa dell'energia contenuta in un livello trofico riesce ad essere trasferita al successivo), i cammini lunghi dovrebbero essere probabilmente deboli (Lawton 1989). Per converso i cammini corti dovrebbero essere anche quelli forti. Le nostre analisi sembrano confutare una forma di questo tipo, cammini deboli possono infatti essere anche molto corti e addirittura essere contenuti in MST. L'evidenza che i cammini forti possano essere più lunghi di quelli formati dai legami deboli è in contrasto anche con ragioni di tipo dinamico. I cammini lunghi sono infatti configurazioni topologiche instabili e la loro alta sensibilità potrebbe averli sfavoriti nel lungo periodo di evoluzione delle reti trofiche (Pimm e Lawton 1977). Portando questo ragionamento in ambito quantitativo, evolvere "strutture corte e forti" dovrebbe essere vantaggioso per le comunità viventi e un meccanismo capace di favorire la stabilità del sistema.

4.12 DEBOLEZZA INTRINSECA DEI CANALI LUNGHI

Come dimostrato da Allesina e Bodini (2004), in un approccio che considerava la stabilità in logica di interdipendenza energetica tra specie spiegato nel paragrafo 2.4, tra le due configurazioni estreme di un albero, la "struttura a stella" in cui tutti i nodi sono connessi all'ambiente esterno, e la "struttura a canale" in cui le specie sono allineate sequenzialmente, la struttura a stella è la meno perturbabile e quindi la forma più stabile. Si deduce che, essendo la stella anche la configurazione più corta, l'associazione "corta and forte", in cui molti consumatori sono preferenzialmente

connessi con risorse di basso livello trofico, potrebbe essere favorita dal punto di vista evolutivo per motivi di stabilità complessiva del sistema. Le nostre analisi dicono invece che i cammini forti possono essere di lunghezza superiore a determinati cammini deboli aumentando quindi la sensibilità generale del sistema alle perturbazioni.

4.13 COSA TRARRE DA QUESTA ANALISI: VINCOLI DINAMICI E COMPETIZIONE PER LA RISORSA

Come spiegare allora l'evidenza per cui nella nostra analisi determinate reti trofiche i cammini deboli sono più corti rispetto a quelli forti contraddicendo teoricamente sia meccanismi di efficienza energetica che vincoli di stabilità? La competizione tra consumatori all'interno della medesima nicchia potrebbe spiegare l'allungamento dei cammini forti. Non tutte le specie possono consumare la stessa preda, e per ragioni di coesistenza quelle sfavorite potrebbero adattarsi e cambiare accesso energetico predando risorse meno sfruttate di più alto livello trofico. Allo stesso modo in ambito quantitativo, un consumatore può dirigere maggiori sforzi di predazione verso una risorsa di più alto livello trofico allo scopo di minimizzare la competizione interspecifica e quindi sviluppare un cammino forte e lungo. Questa condizione per cui un onnivoro possiede la risorsa forte di più alto livello trofico e la risorsa debole di più basso livello trofico, è una configurazione che accorcia i cammini di taglia ridotta (e di conseguenza allunga quelli forti) che potrebbe essere determinato dal prevalere del "fattore competizione" rispetto al "fattore efficienza" nella scelta delle risorse di determinati consumatori. Nelle reti trofiche in cui i cammini forti sono lunghi potrebbe essere quindi un compromesso "efficienza vs competizione" vinto dalla competizione interspecifica e alla base della coesistenza delle specie, a generare la topologia osservata che confuta l'ipotesi (4.1). Riagganciandosi alle due strutture estreme "il canale" e "la stella", la struttura a canale massimizza la sensibilità della rete in caso di scomparsa di specie (i.e. tutte le specie seguenti il nodo rimosso rimarrebbero senza approvvigionamento energetico e andrebbero estinte (Allesina e Bodini 2004)) ma minimizza la competizione interspecifica per l'accesso alla risorsa. Nel canale trofico ogni risorsa ha un solo consumatore e quindi la competizione per l'accesso energetico è nulla. Per contrario la "stella" minimizza la sensibilità in caso di scomparsa di specie (i.e. solo estinguendo la risorsa comune posso arrecare l'estinzione secondaria, in tutti gli altri casi invece colpisco una specie che non distribuisce energia) ma massimizza la competizione interspecifica perché tutti i consumatori sfruttano la medesima risorsa. Il "trade off" tra i due modelli può servire spiegare gli schemi relativi alla lunghezza e alla magnitudine dei cammini. Siccome il modello a stella accorcia la lunghezza dei cammini dove invece il canale la allunga, un compromesso funzionale a livello

locale, cioè riguardante poche specie all'interno di una comunità, che a livello generale come struttura “vincente” all'interno di una rete, potrebbe aver determinato la relazione “magnitudine vs lunghezza” da noi osservata nelle reti trofiche.

4.14 APPENDICE CAPITOLO III

Listati: codice in R che produce MST debole e ne misura il livello trofico medio, il livello trofico per ciascuna specie e il numero di interazioni di massima magnitudine contenute.

```
#####
#INPUT: Weighted food web
#OUTPUT: Weakest minimum spanning tree
#print : Trophic level to each species, mean trophic level, number of best resources
#####
```

```
MST.MIN <- function (x) { ## x as food web
  resample <- function(x, size, ...)
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
  } else sample(x, size, ...)
  S<-dim(x)[2]
  autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)
  level<-rep(0,S)
  level[autotrofi]<-1 ## autotrophs are level 1
  MST<-matrix(0,S,S)
  while(prod(level)==0) ## begin if any level is empty
  {
    for(i in 1:S)
    {
      if(level[i]>0)next
      risorse<-which(x[,i]!=0) ## who are resources?
      livelli<-level[risorse]
      if(sum(livelli)==0)next
      minimo<-min(livelli[livelli!=0]) ## min trophic level
      ris.minime<-risorse[level[risorse]==minimo]
      min.magnitudine<-min(x[ris.minime,i])
      ris.magnitudine<-0
      for(j in ris.minime)
      {
```

```

    if(x[j,i]==min.magnitudine){ris.magnitudine<-c(ris.magnitudine,j)}
  }
  ris.magnitudine<- ris.magnitudine[-1]
  aggancio<-resample(ris.magnitudine,1)## sample one resource
  MST[aggancio,i]<-1
  level[i]<-level[aggancio]+1
}
}
strong.interactions<-0
for(i in 1:S)
{
  for(j in 1:S)
  {
    if(MST[j,i]==0)next
    if(x[j,i]==max(x[,i])){strong.interactions<-strong.interactions+1}
  }
}
print("strong.interactions")
print(strong.interactions)
print("trophic level")
print(level)
print("mean trophic level")
print(mean(level))
return(MST)
}
#####
#####

```


IV TRANSIZIONE DI RISPOSTA IN SISTEMI COMPLESSI: LA REALE RISPOSTA DELLE RETI TROFICHE ALLA ESTINZIONE DI SPECIE

5.1 ROBUSTEZZA DELLE RETI TROFICHE E SENSIBILITA' DELLE SPECIE

Nei capitoli I e II abbiamo visto come la quasi totalità degli studi che hanno inferito la resistenza delle reti trofiche alla scomparsa di specie siano di logica qualitativa, cioè considerano i legami tutti della stessa dimensione (Dunne et al. 2002, 2004; Montoya & Sole 2002, Memmot et al. 2004, Allesina e Bodini 2004, Allesina et al. 2009, Estrada 2007).

Queste simulazioni è possibile che si profilino come approssimazioni, e sottostime, della reale risposta delle reti trofiche alla rimozione. L'assunzione implicita delle analisi qualitative è che una preda estingua quando vede perdere tutte le sue risorse.

Questa asserzione è, in particolare, alla base del pionieristico e famoso studio di Dunne et al. (2002) dove si ipotizza che una specie estingua quando perde tutti i suoi legami entranti. La logica per cui un taxa vede esaurita la propria fitness dopo aver perso il 100% dell'approvvigionamento energetico si presenta come lo scenario migliore, perché una specie potrebbe già essere danneggiata in modo grave dalla scomparsa di una frazione della propria dieta e cadere in un vortice di estinzione ben prima di perdere tutte le sue risorse. La risposta delle specie alla riduzione delle risorse appare quindi come un meccanismo fondamentale nel determinare il comportamento globale delle reti trofiche alle perturbazioni. È ipotizzabile che i networks esibiscano risposta alle perturbazioni come funzione della sensibilità specie-specifica alla scomparsa delle relative risorse. Se le specie sono molto sensibili alla riduzione del proprio rifornimento energetico allora anche il sistema si rivelerà altamente frangibile alle perturbazioni. Per comprendere meglio la nozione vediamo un esempio. Se le specie estinguessero ad una minima riduzione della dieta, ad esempio ad un decremento del 10% in luogo del 100% postulato negli studi classici, la risposta del network paleserebbe una superiore debolezza. Vedere figura 5.1 per una descrizione del concetto.

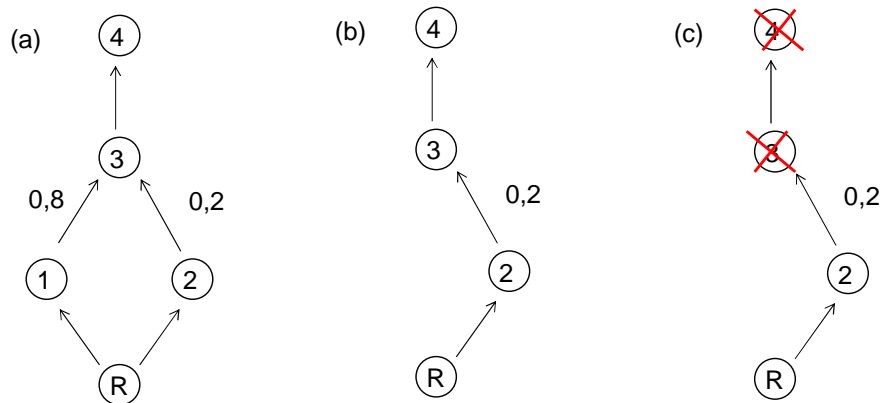


Figura 5.1: (a) semplice schema di rete trofica pesata; (b-c) medesima topologia dopo la rimozione della specie 1. Se si postula che una specie estingua dopo la scomparsa di tutte le sue risorse, come fatto negli scenari di estinzione classici in reti trofiche, la risposta della struttura è raffigurata in (b), cioè la specie 3 risulta come “vivente”, resiste alla scomparsa di 1. La specie 4 che preda 3 è viva di conseguenza. Se invece assumiamo un diversa “soglia di energia minima” attraverso cui la specie riesce a sostenersi, ad esempio il 40% della dieta originaria, la specie 3, che dopo la rimozione rimane al 20% dell’approvvigionamento originario, estingue e con essa anche la specie 4 come raffigurato in (c). In questo senso, la diversa assunzione di sensibilità delle specie determina una differente risposta del network.

5.2 ROBUSTEZZA DEL SISTEMA COME FUNZIONE DELLA SENSIBILITA’ DELLE COMPONENTI

Come evolve quindi la sensibilità della rete al variare della sensibilità delle sue componenti? Come generalizzare il comportamento delle food webs alle perturbazioni in relazione della sensibilità delle specie?

Per rispondere a queste domande, utilizzando una serie di 18 reti trofiche, abbiamo generato un nuovo tipo di scenario di estinzione che considera la sensibilità specie-specifica alla riduzione delle risorse energetiche, e abbiamo indagato come la stabilità delle reti trofiche varia in funzione della “soglia energetica” considerata come minimo vitale al sostentamento delle specie.

Come mostreremo, le reti trofiche esibiscono un notevole incremento della fragilità alla rimozione di specie in luogo di un esiguo aumento della energia postulata come “minimo necessario” per il

sostentamento. Questa scoperta aggrava le previsioni relative alla stabilità delle reti trofiche prodotte attraverso i metodi utilizzati fino ad ora in letteratura (Dunne 2002, 2004; Dunne 2006; Sole e Montoya 2001) e apre un fosco scenario in termini di conservazione ecologica. Gli scenari di estinzione classici si rivelano come una possibile sottostima della fragilità reale dei networks. Allo stesso tempo si getta un ponte tra le ben conosciute analisi effettuate sulle reti qualitative e nuovi metodi di analisi quantitativa capaci di approfondire le conoscenze circa la stabilità delle reti trofiche.

5.3 ESTINZIONE SECONDARIA *IN SILICO*: VALORE SOGLIA

Negli scenari classici di estinzione una specie è considerata estinta quando perde tutte le sue risorse. In questo senso una specie è danneggiata in modo irreparabile quando tutta la “energia in entrata” è azzerata. Se poniamo un “valore soglia” del rifornimento energetico originario al di sotto del quale la specie estingue, e indichiamo questo valore con v , negli scenari di estinzione classici v è implicitamente assunto pari a 0, cioè una specie soccombe quando la sua energia in entrata è nulla. Siccome il consumo di energia originario è pari a 1, e il valore soglia è una frazione di esso, ne consegue che v può variare nell’intervallo (0,1).

Indicando con $e(i)$ l’energia disponibile alla specie i , nel nostro modello il nodo i estingue quando:

$$e(i) \leq v \quad (5.1)$$

cioè quando l’energia affluente ad una specie è inferiore al minimo necessario alla sopravvivenza del taxa stesso.

Diventa chiaro che più alto è v , cioè tanto maggiore è l’energia vitale minima per la fitness delle specie, tanto più sensibile sarà la specie ad una riduzione della dieta. Allo stesso modo, tanto più v è alto, tanto maggiore dovrebbe essere la fragilità della rete alla rimozione delle specie. Si pone quindi una relazione tra la resistenza del sistema e sensibilità delle singole componenti: tanto più sono resistenti le componenti, tanto più forte dovrebbe risultare l’insieme quando sottoposto ad una perturbazione.

La misura della resistenza del network seguirà la logica del famoso Dunne e al. (2002). In questo scenario di estinzione si rimuove una specie ad ogni passo e si annovera quante altre specie rimangono senza risorse andando estinte. Nel nostro scenario di estinzione si eliminano le specie e si osserva invece quante altre specie vedono ridotto il proprio fabbisogno di energia e materia al di sotto del valore soglia, per cui $e(i) \leq v$ andando così estinte. La risposta delle reti trofiche alla

rimozione sarà in funzione quindi del variare di ν in modo da capire come la stabilità generale del network è influenzata dalla sensibilità intrinseca dei taxa. Nella analisi sono stati prodotti diversi scenari di estinzione per ν crescente, partendo da 0 arrivando a 1 per intervalli pari a 0.1. Come abbiamo già detto lo scenario per $\nu=0$ è quello classico, quello pari a 1 è invece lo scenario banale in cui tutte le specie estinguono alla prima rimozione, perché $e(i) \leq 1$ è sempre verificato.

Le simulazioni degli scenari di estinzione, come già spiegato nel capitolo II, sono effettuate sulle reti dopo aver eliminato i nodi non viventi.

5.4 ESTINZIONE SECONDARI *IN SILICO*: METODI DI RIMOZIONE

Il metodo di selezione delle specie da eliminare seguirà i ben conosciuti topos di rimozione casuale, ad indicare la sensibilità all'errore del sistema, e rimozione mirata, a descrivere la sensibilità all'attacco (Albert e Barabasi 2002). La rimozione mirata seguirà primariamente il criterio di connettanza dove verrà cancellato ad ogni passo il nodo che detiene il maggior numero di legami (i.e. rimozione del nodo più connesso). Allo scenario di estinzione per rimozione del nodo più connesso si unirà quello per rimozione del nodo più connesso in uscita (i.e. rimozione del nodo con il maggior numero di legami uscenti), cioè la specie che è risorsa per il maggior numero di consumatori. In questo modo si confronteranno direttamente i metodi qualitativi noti in letteratura con i nuovi strumenti di indagine quantitativa che proponiamo. Successivamente si testerà la risposta del networks alla rimozione delle “risorse di massimo”, cioè le specie che sono risorsa di massima magnitudine per il maggior numero di consumatori come ampiamente delucidato nel capitolo II in riferimento alla SE. Per finire, nel terzo e ultimo scenario, si rimuoveranno le specie di maggior biomassa puntuale all'interno dell'ecosistema. I metodi di rimozione mirata saranno quindi tre.

Se il primo attacco in cui si colpisce il sistema negli hubs è ben conosciuto, i metodi “rimozione delle risorse di massimo” e “rimozione delle risorse di maggior biomassa” sono nuovi e inseriti in questo studio nel tentativo di capire quali specie sono responsabili nel trasporto dell'energia nell'ecosistema in termini quantitativi. La comparazione tra i 3 metodi potrebbe essere utile anche nel determinare il miglior criterio di attacco, e quindi il miglior metodo di selezione delle “specie chiave”, all'interno dell'ecosistema.

Tutti gli scenari di estinzione sono prodotti in ambiente di programmazione open source R. I listati con cui generare le simulazioni sono rinvenibili in appendice paragrafo 1. Per un riassunto dei metodi relativi agli scenari di estinzione reperibili in letteratura, e per uno storico di questi, leggere la sintesi estesa di Dunne (2006).

5.5 ESTINZIONE SECONDARIA *IN SILICO*: INTRODUZIONE AI RISULTATI

Come atteso la fragilità delle reti trofiche accresce in funzione di ν : maggiore è la quantità minima di energia necessaria al sostentamento delle specie, maggior è la fragilità globale del sistema. Per capire l'andamento generale della risposta delle reti trofiche all'estinzione al variare di ν vedere figure 5.2 e 5.3.

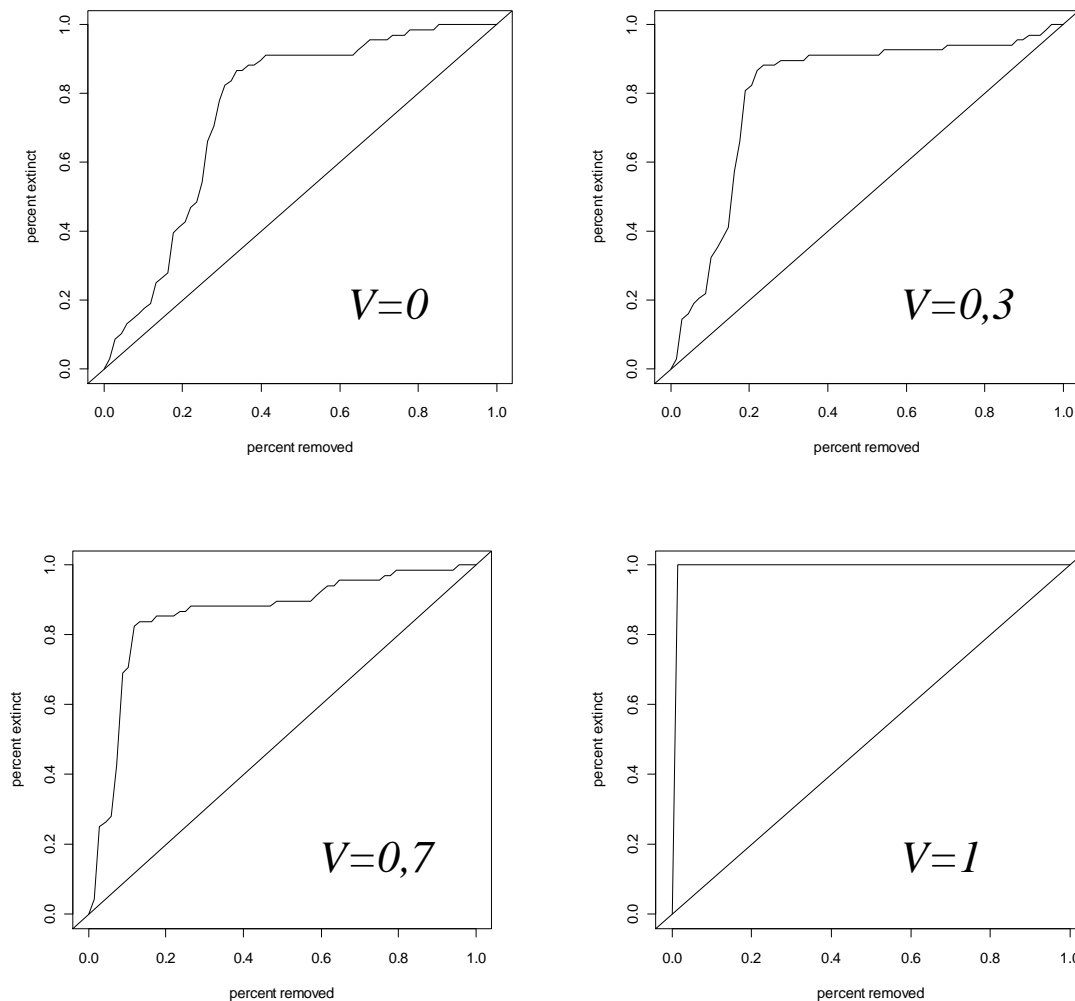


Figura 5.2: scenari di estinzione “rimozione del nodo più connesso” in funzione di ν nella rete trofica Cypress wet $S=68$. In ascissa la percentuale di nodi rimossi. In ordinata la percentuale di nodi estinti. La bisettrice indica lo scenario di estinzione in assenza di estinzione secondaria. In alto a sinistra: scenario di estinzione per $\nu=0$ che è il medesimo prodotto dal modello originario di Dunne (2002). Procedendo verso destra abbiamo gli scenari di estinzione per ν crescente. Come è ben visibile l'integrale della curva cresce al crescere di ν , questo significa che la rete diviene più sensibile, cioè ad una data rimozione più specie estinguono, se si postula un limite superiore alla energia minima necessaria al sostentamento delle specie. Questo risultato era atteso. Per $\nu=1$ si ottiene lo scenario di estinzione banale dove tutte le specie estinguono alla prima rimozione.

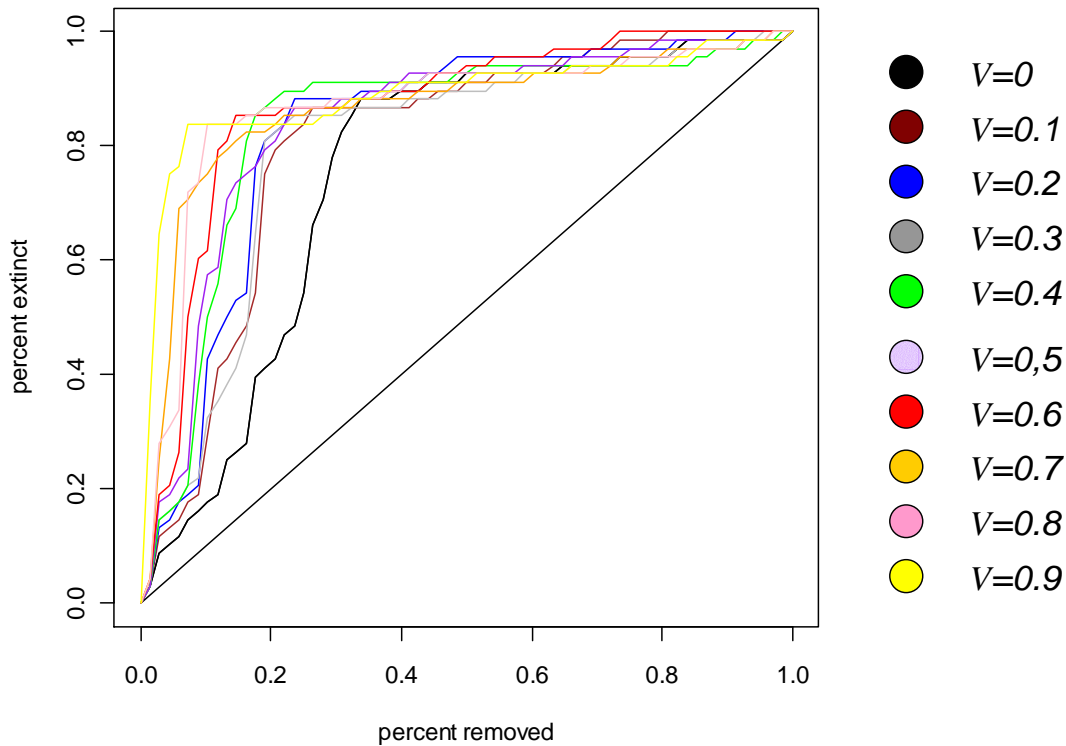


Figura 5.3: scenari di estinzione per rimozione del nodo più connesso per v crescente in Cypress wet $S=68$. A destra del piano cartesiano la legenda dei colori in funzione del valore soglia imposto allo scenario di estinzione. In ascissa la percentuale di nodi rimossi. In ordinata la percentuale di nodi estinti. La bisettrice indica lo scenario di estinzione in assenza di estinzione secondaria. E' ben visibile come la robustezza del sistema decresca al crescere di v . Al crescere di v infatti la derivata della curva accelera ad indicare un crescente numero di nodi estinti a seguito di una rimozione.

5.6 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE *IN SILICO*: RIMOZIONE DEI NODI PIU' CONNESSI

Gli scenari di estinzione prodotti rimuovendo le specie più connesse rimandano risultati veramente interessanti e allo stesso tempo preoccupanti ai fini della conservazione ecologica. In molte delle reti trofiche testate ad un minimo incremento di v , nella transizione tra $v=0$ (i.e. le specie sono considerate estinte solo quando perdono tutta l'energia in entrata) verso $v=0.1$ (i.e. le specie estinguono quando perdono lo 0.9 della energia in entrata), si assiste ad un consistente aumento del tasso di estinzione secondaria. Questo significa che il sistema diviene molto più fragile ad un minimo incremento del valore soglia. Se osserviamo l'andamento completo della serie di curve in funzione di v si osserva come la distanza di dimensioni maggiori è proprio quello tra la curva $v=0$ e

la curva $\nu=0.1$. Questa scoperta è tra le peggiori ipotizzabili, perché indica che il maggior incremento di fragilità è quello riscontrabile al primo gradino di incremento del valore soglia, dove ν è innalzato solo 10%. La serie successiva di curve per $\nu>0.3$ diviene generalmente più omogenea, e questo rimanda come la sensibilità delle reti trofiche alla rimozione cresca in modo “circa lineare” dopo la transizione di fase iniziale tra la curva $\nu=0$ e $\nu=0.2$. In figure 5.4 e 5.5 esempi di scenari di estinzione con transizione di risposta. Solo in poche reti trofiche la sensibilità è lineare per l'intero sequenza di curve in funzione di ν . In queste reti non si esperisce la transizione di fase per $\nu=0.1/0.2$ e la fragilità aumenta in modo costante al crescere del valore soglia. Questo comportamento è mostrato in figura 5.5.

La risposta del sistema alla scomparsa dei nodi di maggior connettanza uscente è assimilabile a quella prodotta eliminando i nodi più connessi. In alcune reti trofiche la disgregazione indotta rimuovendo gli “hubs per connettanza uscente” è più rapida ma il modello generale è il medesimo riscontrato per il criterio di rimozione dei nodi a maggior connettanza generale. Vedere figura 5.6.

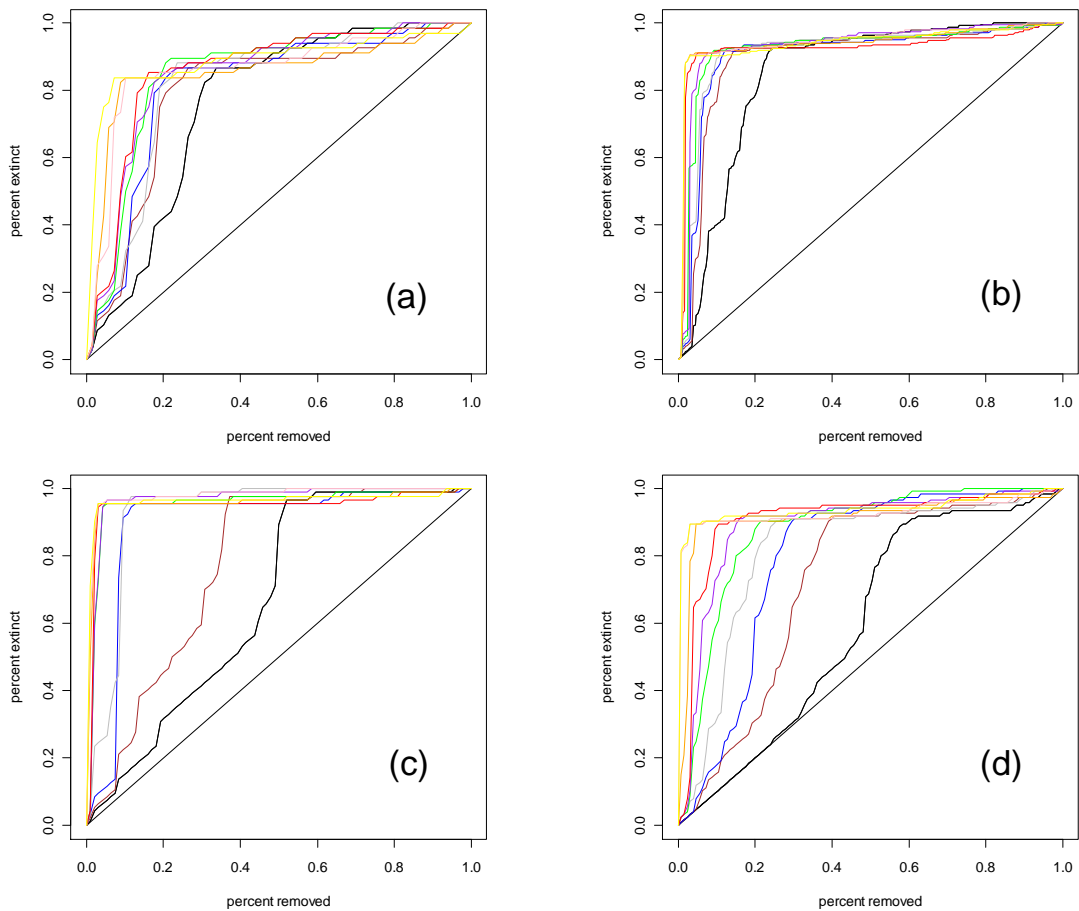


Figura 5.4: scenari di estinzione per rimozione del nodo più connesso per quattro reti trofiche. In ascissa la percentuale di nodi rimossi. In ordinata la percentuale di nodi estinti. La bisettrice indica lo scenario di estinzione in assenza di estinzione secondaria. In queste reti si assiste ad un notevole aumento della fragilità delle reti ad un minimo incremento del valore soglia v . Per le reti *a-b-d* la distanza tra la curva nera ($v=0$, risposta misurata tramite i classici scenari di estinzione qualitativi) e la curva marrone ($v=0.1$) è quella superiore. Per la rete *c* la discrepanza di risposta tra $v=0$ e $v=0.1$ è consistente, ma il salto superiore si assiste tra $v=0.1$ e $v=0.2$. Questo andamento indica come il numero di specie estinte accresca velocemente assumendo un valore soglia minimamente superiore a quello implicito degli scenari di estinzione classici (Dunne 2002, 2004; Sole e Montoya 2001; Dunne 2006). In figura *c* l'incremento di fragilità passando da $v=0$ e $v=0.2$ è enorme e la risposta del sistema diviene drammatica dopo poche rimozioni mirate. Legenda: (a) Cypress wet $S=68$, (b) Caribbean $S=249$, (c) Mangrove wet $S=94$, (d) Florida dry $S=125$.

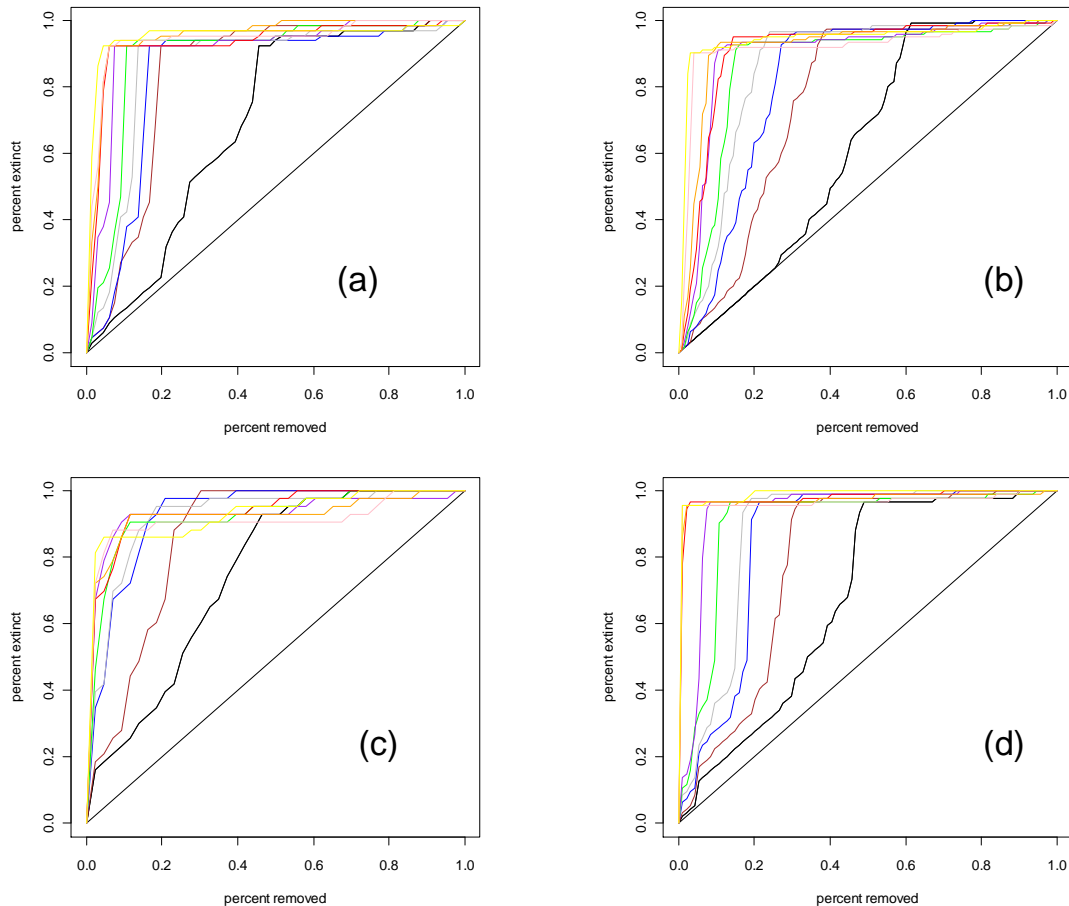


Figura 5.5: scenari di estinzione per rimozione del nodo più connesso in uscita per quattro reti trofiche. In ascissa la percentuale di nodi rimossi. In ordinata la percentuale di nodi estinti. La bisettrice indica lo scenario di estinzione in assenza di estinzione secondaria. In queste reti si assiste ad un notevole aumento della fragilità delle reti ad un minimo incremento del valore soglia v . La transizione di fase nella risposta tra $v=0$ (curva nera, scenari qualitativi classici) e $v=0.1/0.2$ (curve marrone e blu) è notevole ed evidente. Legenda: (a) Everglades wet $S=66$, (b) Florida dry $S=125$, (c) Mondego estuary $S=43$, (d) Mangrove wet $S=94$.

5.7 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE *IN SILICO*: RIMOZIONE CASUALE

I risultati degli scenari di estinzione per rimozione casuale sono di interpretazione più complessa. L'aumento della sensibilità del sistema all'aumentare di v è confermato. Ciò che distingue la rimozione casuale è la grande variabilità nella risposta. Le curve adiacenti tendono infatti a intersecarsi nel corso delle sequenze di estinzione. Questo è dovuto al fatto che rimuovendo casualmente nodi il comportamento del sistema durante la sequenza di estinzione diviene sempre meno prevedibile al crescere di v . Questo rimanda ad un aumento della stocasticità della risposta

della rete trofica alla rimozione, e per ν abbastanza alto, il sistema può frangersi totalmente ad certo punto della serie di rimozioni. La sensibilità all'errore all'aumentare di ν produce quindi un aumento della componente aleatoria e per $\nu > 0.5$ si esperiscono funzioni di percolazione: dopo un certo numero di rimozioni, dove il sistema si dimostra resistente alla perturbazione, una successiva singola rimozione può generare il collasso del network. Vedere figura 5.6 per esempi di risposta alla rimozione casuale.

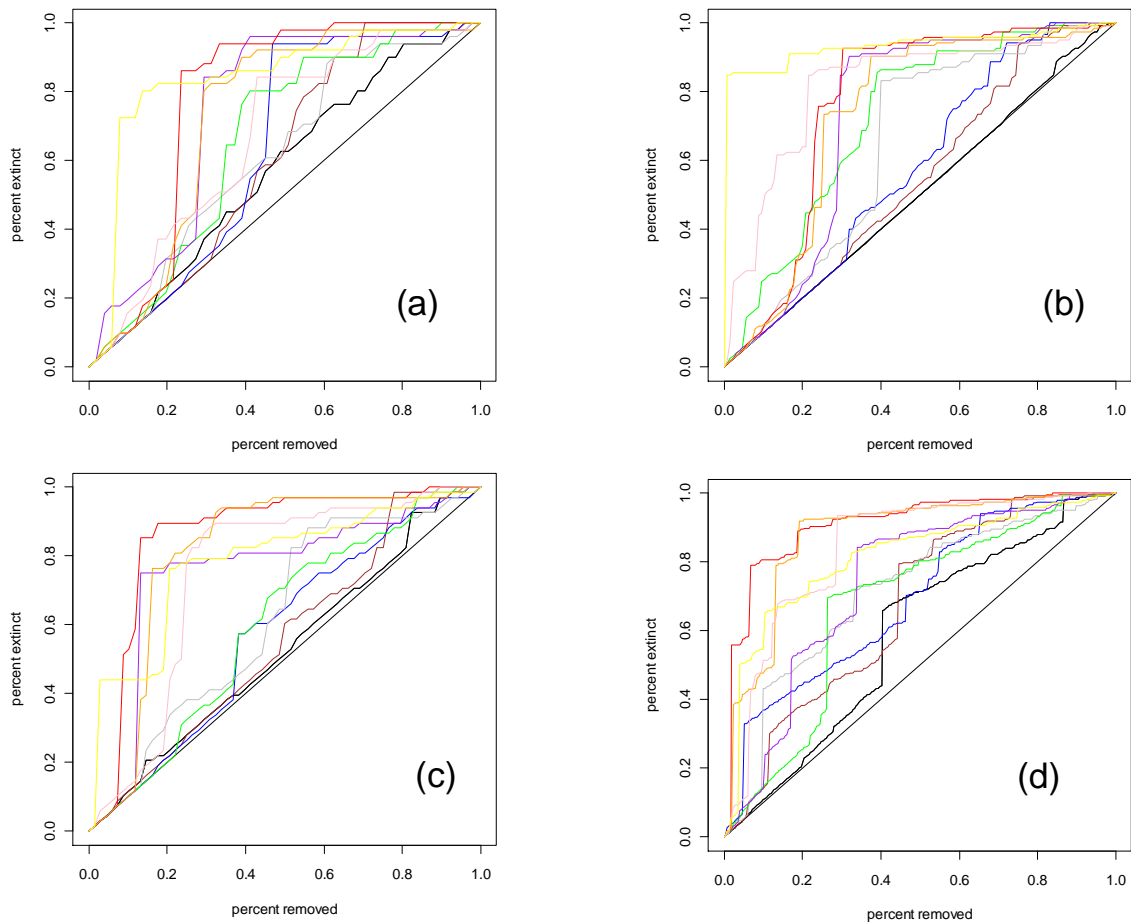


Figura 5.6: scenari di estinzione per rimozione casuale. In ascissa la percentuale di nodi rimossi. In ordinata la percentuale di nodi estinti. La bisettrice indica lo scenario di estinzione in assenza di estinzione secondaria. I risultati sono però meno intelligibili di quelli prodotti dalla rimozione mirata: spesso le curve si intersecano rendendo più confusa l'interpretazione. Rimane chiaro che l'aumento del valore soglia induce un crescita della sensibilità della risposta alla rimozione casuale di nodi e si osserva generalmente un aumento della stocasticità nella risposta: un singolo evento di estinzione, aumentando il valore soglia può risultare potenzialmente distruttivo. La curva di percolazione, indicata dalla crescita esponenziale delle estinzioni secondarie ad un certo momento della sequenza di estinzione è ben visibile per la curva rossa in *a* o la verde in *d*. Legenda: (a) St. Marks river $S=51$, (b) Florida wet $S=125$, (c) Cypress wet $S=68$, (d) Caribbean $S=249$.

5.8 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE *IN SILICO*: RIMOZIONE DELLE RISORSE DI MASSIMO

Se si rimuovono le specie che sono le risorse di massima magnitudine per la maggior parte dei consumatori si assiste ad una impressionante transizione di fase nella fragilità del sistema alla rimozione. La risposta per $\nu=0$ denota una resistenza eccellente della rete alla rimozione delle risorse di massimo: pochissime estinzioni secondarie sono annoverate per questa genere di responso. Questo è ben visibile in figura 5.7, dove le curve nere approssimano la bisettrice a determinare una minima estinzione secondaria (i.e. la bisettrice indica l'assenza di estinzione secondaria). Se però si accresce ν di un minimo 10/20% il pattern muta con violenza e la rete implode dopo poche rimozioni. Le sequenze di estinzione prodotte per mezzo del criterio di rimozione delle risorse di massimo sono viste come innocue per $\nu=0$, ma assumendo una risposta poco più sensibile dei consumatori rispetto alla riduzione dell'ingresso di energia ($\nu=0.1/0.3$) si palesano come distruttive.

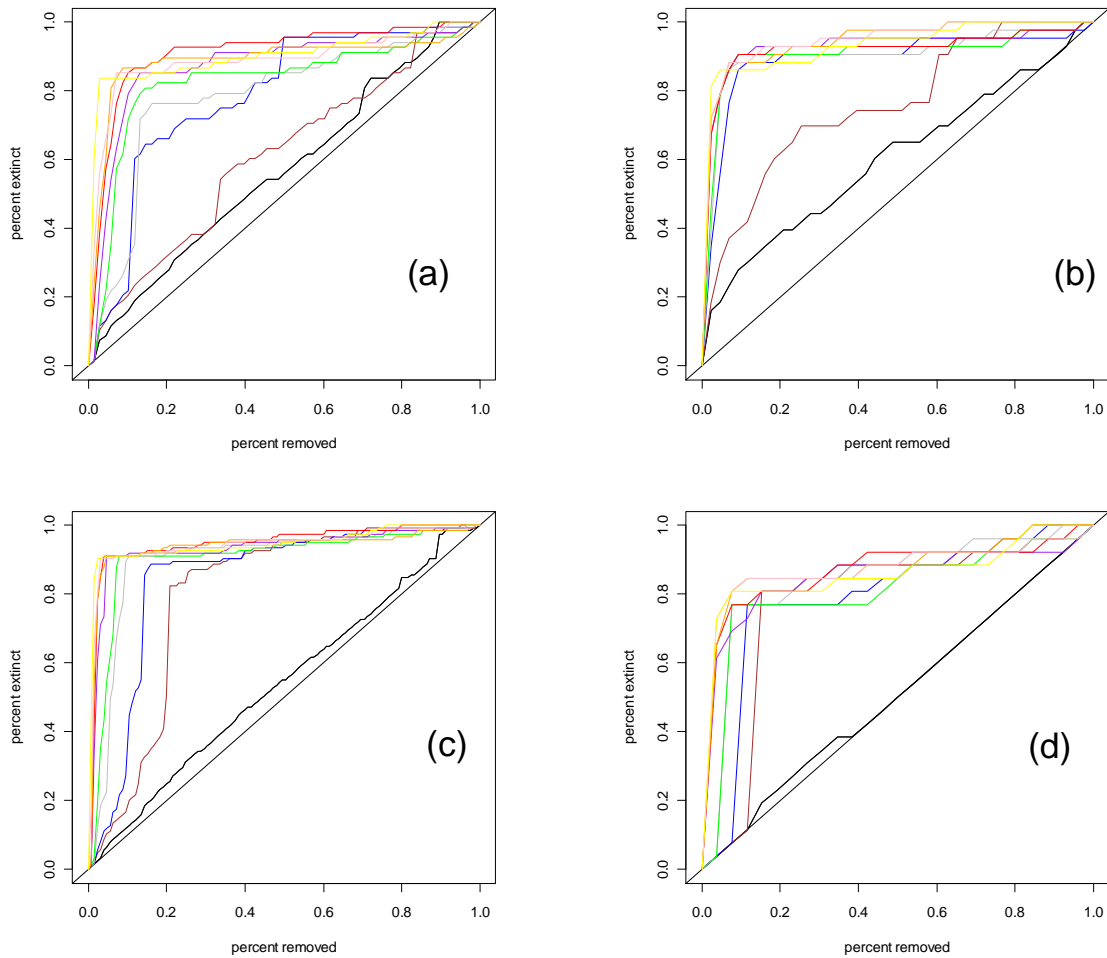


Figura 5.7: quattro scenari di estinzione per rimozione delle risorse di massima. In ascissa percentuale di nodi rimossi, in ordinata percentuale di nodi estinti. Rimuovere le risorse di massima magnitudine per i consumatori non genera un danno rilevabile per valore soglia pari a 0 e 0.1. Le curve nere ($v=0$) per tutti gli scenari, e marroni ($v=0.1$) per gli scenari *a* e *b*, aderiscono la bisettrice ad indicare una minima estinzione secondaria. Aumentando però di poco il valore soglia, nella maggior parte dei casi anche solo per un incremento di 10/20%, si assiste ad una impressionante transizione di risposta e il sistema si rivela incredibilmente fragile. Questo comportamento è rappresentato dalla notevole distanza tra la curva nera ($v=0$, i.e. scenario di estinzione di tipo Dunne) e la curva marrone negli scenari *c* e *d*, e la distanza tra la curva nera e la curva blu ($v=0.2$) negli scenari *a* e *b*. Legenda: (*a*) Cypress wet $S=68$, (*b*) Mondego estuary $S=43$, (*c*) Florida bay wet $S=125$, (*d*) Lake Santo $S=26$.

5.9 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE *IN SILICO*: RIMOZIONE SPECIE DI MAGGIOR BIOMASSA

Eliminare le specie di maggior biomassa dell'ecosistema non produce nette transizioni di risposta come assistito per i precedenti criteri di attacco. Questo è dovuto al danno molto alto che le reti mostrano in questo criterio di rimozione per gli scenari di estinzione per $v=0$. La scomparsa delle

specie a maggior biomassa genera infatti un danno generalmente superiore per $\nu=0$ rispetto agli altri criteri di rimozione. In 8 reti alimentari rimuovere le specie di maggior biomassa puntuale induce una estinzione secondaria superiore per $\nu=0$ rispetto alla reazione riscontrata attraverso la rimozione dei nodi più connessi. In altre 8 reti trofiche i criteri “rimozione delle specie di maggior biomassa” e “rimozione delle specie più connesse” producono risultati comparabili in termini di risposta del sistema. In figura 5.8 esempi di risposta alla eliminazione delle specie di maggior biomassa.

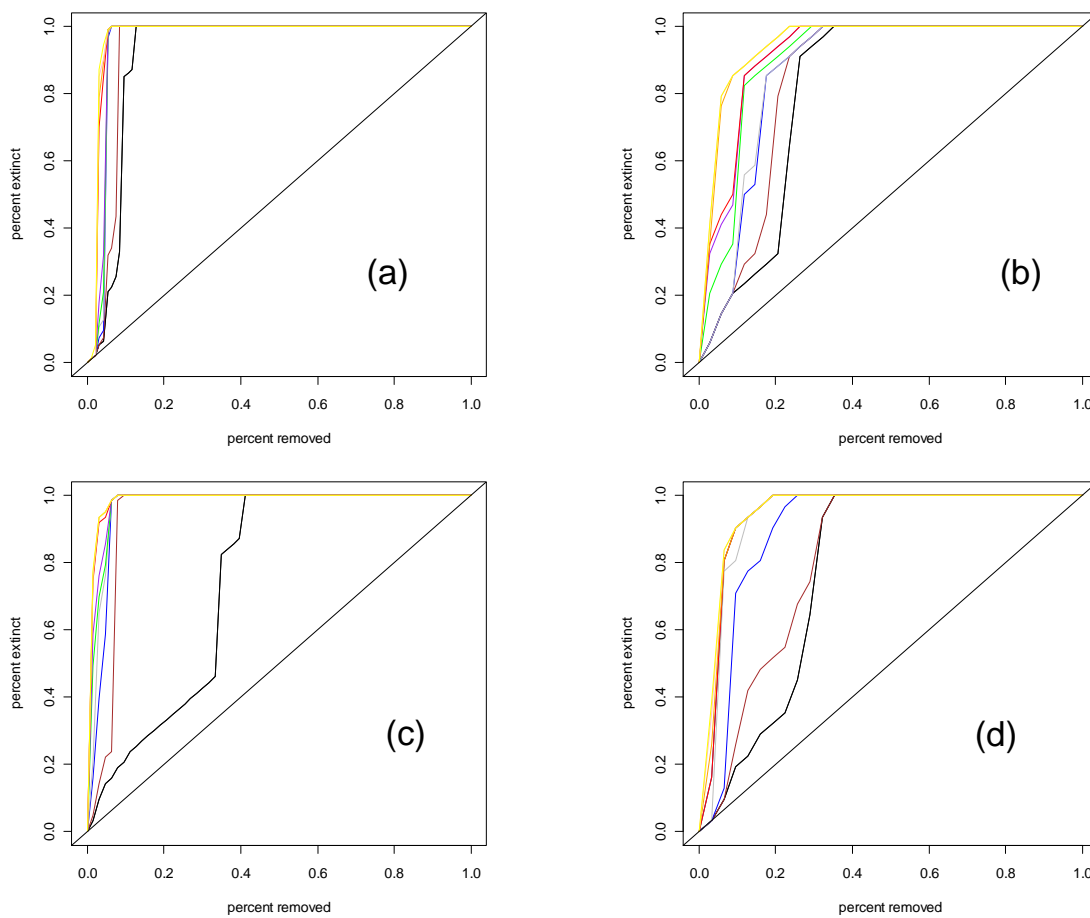


Figura 5.8: scenari di estinzione per rimozione delle specie a maggior biomassa. In ascissa percentuale di nodi rimossi. In ordinata percentuale di nodi estinti. In queste reti trofiche rimuovere le specie a maggior biomassa è il “miglior criterio di rimozione”, cioè il metodo di selezione delle specie da eliminare che produce il maggior danno nella rete trofica. Come si può vedere, se si esclude lo scenario di figura c, non si assiste a transizioni di risposta nette come per gli altri criteri di rimozione: già per $\nu=0$ (curva nera) il sistema si rivela talmente fragile da non permettere un significativo incremento della sensibilità per curve con ν crescente. Legenda: (a) Mangrove wet S=94, (b) Chesapeake bay middle S=34, (c) Everglades dry S=66, (d) Narraganset bay S=32.

5.10 TRANSIZIONE DI RISPOSTA E SOTTOSTIMA DELLA ESTINZIONE

L'emersione della transizione di fase nella risposta della rete trofiche ad un minimo ed iniziale incremento di v rivela come le previsioni di estinzione secondaria prodotte per via qualitativa ben conosciute in letteratura (Dunne 2002, 2004; Sole e Montoya 2001; Dunne 2006; Allesina e Bodini 2004) possano dimostrarsi significative sottostime della fragilità delle reti trofiche. Infatti, se postuliamo una “minima superiore sensibilità” delle specie alla riduzione della propria dieta le reti trofiche si rivelano assai più sensibili alla rimozione dei nodi più connessi. . E questo vale sia per la risposta alla eliminazione delle specie con il maggior numero di links (i.e. nodi a maggior connettanza globale), che per gli scenari prodotti cancellando i taxa di maggior connettanza uscente (i.e. nodi con il maggior numero di links in uscita).

Questo riscontro può essere spiegato dalla meccanica sottostante uno scenario di estinzione di tipo classico nel quale ogni legame possiede la stessa importanza nel sostenere le specie. Ad un certo punto della sequenza di estinzione è possibile che un determinato numero di consumatori siano collegati alla rete per mezzo di links molto deboli, minori anche del 10% della dieta totale. Nello scenario di tipo Dunne (curva $v=0$) queste specie connesse per mezzo di legami deboli sono viste come “viventi”, ma alzando di poco la soglia nelle nostre simulazioni (curve $v=0.1$ e $v=0.2$) questi taxa vengono rilevati come estinti. La sovrastima delle previsioni qualitative è dovuta a questo, al ritenere sufficienti al sostentamento dei consumatori interazioni molto deboli.

5.11 MECCANICA SOTTOSTANTE L'ERRORE DI STIMA

Se consideriamo i risultati di recenti analisi quantitative in cui è mostrato come la distribuzione delle magnitudini sia “skewed”, cioè con una coda pesante della funzione di ripartizione (i.e. grade taglia dei legami forti, molti legami deboli) (Banašek-Richter e al. 2009), e includiamo le evidenze di “dominanza” esperite nelle analisi della distribuzione delle risorse negli spettri alimentari dei consumatori indicate nel capitolo II, la sovrastima dovuta all'importanza assegnata ai legami deboli diviene superiore. Equiconsiderare legami la cui distribuzione è a coda pesante infatti, produce un errore di stima più elevato rispetto al ritenere tutti uguali legami la cui magnitudine è invece distribuita in modo casuale. In aggiunta, la “dominanza” in termini energetici di alcune risorse nella dieta dei consumatori può essere il fattore che induce transizione di fase nella risposta ai primi valori della serie di v . Per capire questo concetto osservare la figura 5.9. In questo senso, l'aver un distribuzione delle magnitudini a coda pesante nelle reti trofiche reali e negli spettri alimentari

aggrava l'errore di stima incorso analizzando le reti qualitative e genera l'importante incremento di fragilità che abbiamo riscontrato tra le risposte $\nu=0$ e le immediatamente superiori $\nu=0.1/0.2$.

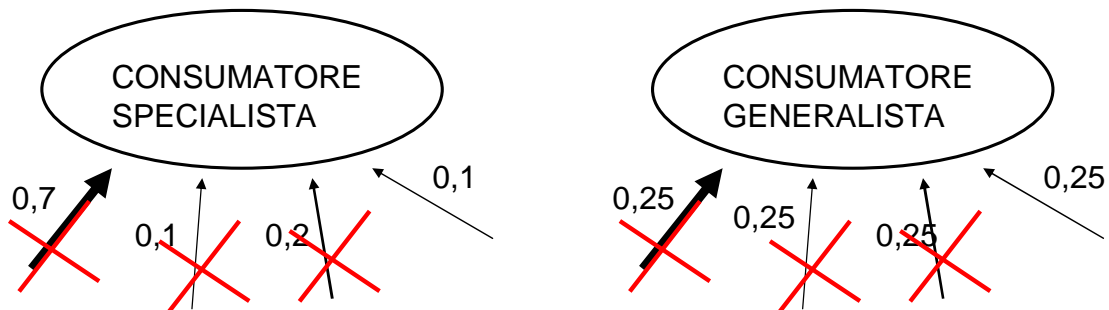


Figura 5.9: se lo spettro dei consumatori è specialista come raffigurato a sinistra, dove la distribuzione non omogenea indica la dominanza di una preda, in caso di scomparsa delle prede principali la preda residuale di minima taglia indurrebbe la transizione di fase nel passaggio tra $\nu=0$ e $\nu=0.1/0.2$. Per capire la dinamica immaginate nell'esempio di sinistra di elidere i link contrassegnati dalla croce. Il rimanente pari a 0,1, consentirebbe la sopravvivenza della specie per $\nu=0$ ma non per $\nu=0.2$. Se questo pattern è diffuso tra le specie potrebbe spiegare il pesante aumento delle estinzioni secondarie osservato nel nostro esperimento nel passaggio dallo scenario qualitativo $\nu=0$ e gli scenari quantitativi $\nu=0.1/0.2$. Nell'esempio di destra invece, essendo la distribuzione omogenea, l'estinzione della risorsa accadrebbe solo per scenari per $\nu>0.3$ allontanando la transizione di fase dai primi steps di ν e rendendo l'incremento di sensibilità del sistema meno drammatico.

5.12 SPECIE CHIAVE E METODI DI RIMOZIONE: LE RISORSE DI MASSIMO

Passando al secondo genere di scenario di estinzione osserviamo come rimuovere le risorse di massimo contenuto energetico esacerbi la transizione di fase. La risposta delle reti alla rimozione delle risorse di massima magnitudine è per $\nu=0$ eccellente (i.e. poche estinzioni secondarie sono rilevate e la curva nera è contigua alla bisettrice), ma analizzando il comportamento del sistema quando perturbato per $\nu=0.1/0.2$ si constatata un preoccupante incremento della fragilità. Se si osservano le curve marroni e blu infatti, i.e. $\nu=0.1/0.2$, poche rimozioni mirate riescono ad implodere il sistema. Gli scenari di rimozione delle risorse di massimo confermano quindi come determinate sequenze di estinzione di grande pericolosità possano essere sottostimate se si analizza la stabilità della rete per via qualitativa. In figura 5.10 è raffigurato l'andamento dell'estinzione secondaria totale in funzione del valore soglia per rimozione delle risorse di massimo per 4 reti trofiche; è ben visibile la sigmoide ad indicare la transizione di fase nella risposta del networks ai

differenti valori di ν . La grande disparità di risposta che riusciamo a produrre attraverso la rimozione delle risorse di massimo è spiegabile dal fatto che sopprimendo questi nodi riusciamo ad elidere le interazioni forti del network. Siccome gli spettri alimentari sono nella maggior parte dei casi specialisti, cioè una risorsa è per energia molto più grande delle altre, colpire le risorse da cui originano le interazioni di massimo induce la scomparsa nei nodi del legame in entrata di maggior taglia con conseguente collasso del network per $\nu=0.2$. La risposta qualitativa della rete per $\nu=0$ appare così buona, e la rete così resistente, perché procedendo lungo la serie di rimozioni si eliminano dalla rete links forti lasciando però le specie connesse per mezzo di deboli legami di taglia inferiore. La “qualità” ci traeva in inganno.

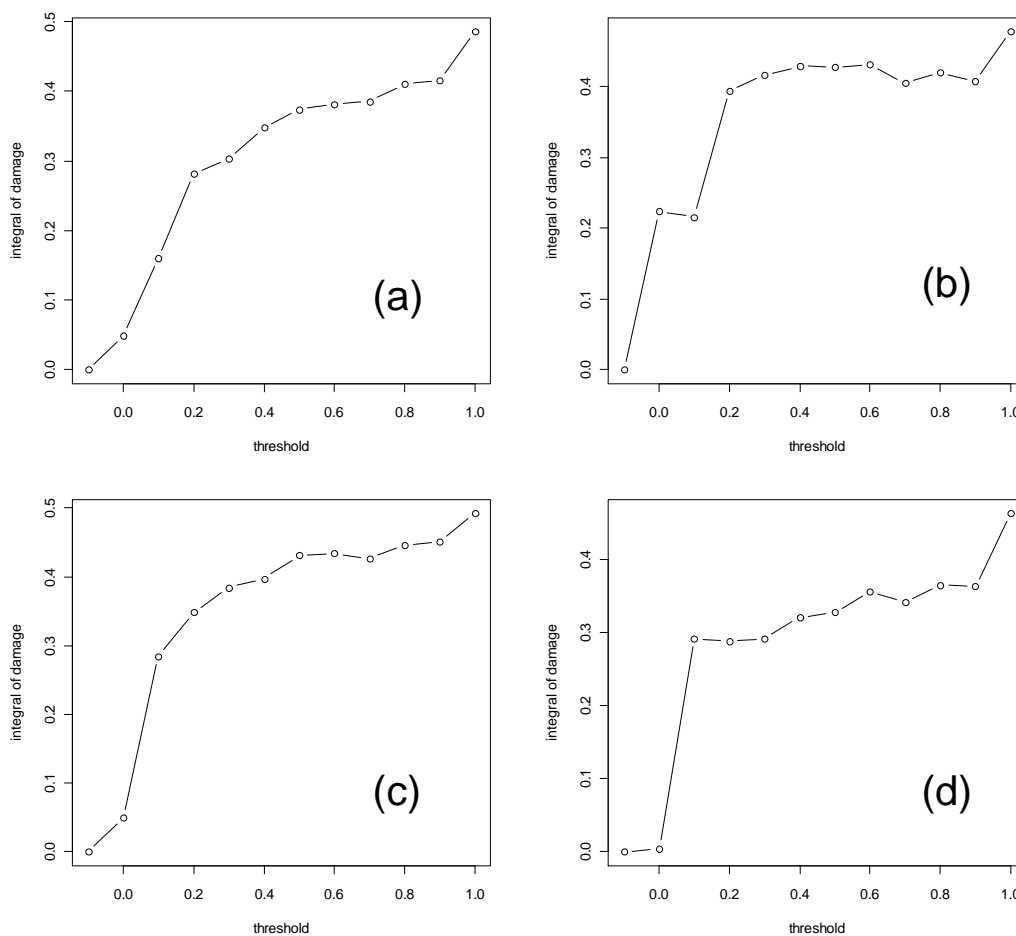


Figura 5.10: andamento della estinzione secondaria totale (i.e. differenza tra integrale delle curva indicante l’estinzione secondaria e la curva “nessuna estinzione secondaria”, cioè i.e. la bisettrice del quadrante) per 4 reti trofiche. In ascissa ν decrescente da 1 a 0, la sensibilità delle specie è quindi crescente lungo l’ascissa. In ordinata integrale dell’estinzione secondaria. Il primo punto sulla sinistra indica lo scenario in cui non avviene estinzione secondaria. Il secondo punto è lo scenario di estinzione qualitativo. I punti seguenti individuano scenari di estinzione per soglia crescente di 0.1 nell’intervallo (1,0). La transizione di fase è spiegata dalla brusca accelerazione della derivata della funzione, che avviene tra lo scenario qualitativo ($\nu=0$, secondo punto della curva) e quello per $\nu=0.1$ (terzo punto) in figure a-c-d, e tra $\nu=0.1$ e $\nu=0.2$ in figura b. Legenda: (a) Cypress wet S=68, (b) Mondego estuary S=43, (c) Florida bay wet S=125, (d) Lake Santo S=26.

5.13 QUALE SEQUENZA DI ESTINZIONE E' LA PIU' PERICOLOSA

Nel dibattito circa il riconoscimento delle sequenze di estinzione (Srinivasan e al. 2007) che possono risultare letali alla rete è necessario introdurre l'aspetto quantitativo se si vuole meglio comprendere, e meglio prevedere, quali taxa sono fondamentali nella stabilità globale. Siccome l'importanza di una specie è funzione della misura con cui la si valuta, le analisi quantitative che abbiamo prodotto introducono nuovi metodi di identificazione delle specie. Circa i metodi di elezione delle specie chiave è utile il confronto tra i differenti criteri di rimozione. Il raffronto non è semplice perché per differenti valori di ν le reti reagiscono in modi molto diversi, ma è possibile inferire alcune interpretazioni importanti. Generalmente possiamo dire che rimuovere i nodi di maggior biomassa arreca un danno sensibilmente superiore rispetto agli altri criteri di selezione. La superiore estinzione secondaria esperita eliminando le specie a maggior biomassa è ben visibile per $\nu=0$, ma diviene meno netta per valori soglia minimamente superiori. Ascriviamo questo fenomeno al fatto che le specie di maggior contenuto energetico sono quelle alla base dei canali trofici e, in prospettiva ascendente, disconnettere queste significa lasciare senza energia tutti i taxa successivi. Anche se banale, aggiungiamo che le specie di maggior biomassa sono molto importanti, in media più importanti di quelle maggiormente connesse, perché se rimosse possono compromettere drasticamente la stabilità della rete.

5.14 IMPREVEDIBILITA' DEL SISTEMA E RESISTENZA ALL'ERRORE

Un altro dato molto interessante è quello che riguarda la resistenza all'errore (i.e. rimozione casuale). Anche se la rimozione indistinta non rimanda transizioni di fase nella risposta in funzione di ν si palesa un notevole incremento della componente aleatoria al crescere del valore soglia. Per $\nu>0.4$ in molte reti trofiche il modello di risposta probabile alla rimozione casuale è di tipo percolativo. Durante la sequenza di estinzione assistiamo come la rimozione casuale non genera danni significativi fino ad un determinato tempo, ed il sistema quindi appare solido, ma la successiva singola rimozione può potenzialmente deflagrare il network. Questo pattern "rivet like", per cui la rete ad un certo punto della sequenza di estinzione casuale può collassare totalmente, è inaspettato. Le reti trofiche qualitative sono infatti ritenute resistenti all'errore (Dunne e al. 2002, Sole e Montoya 2001, Dunne 2006), dove invece i risultati da noi prodotti al variare del valore soglia mostrano come l'aumento della variabilità nella risposta possa indurre grandi danni e rivelare un fragilità superiore del network anche quando perturbato in modo non mirato. In questo senso, se

si ammette una maggior sensibilità delle specie alla riduzione della quota di energia in entrata, la rete è maggiormente influenzabile dal caso, e per v abbastanza grande un singolo evento può risultare determinante.

5.15 DOVE DEVE CONTINUARE QUESTA RICERCA

Le nostre argomentazioni rimandano la necessità di capire quale è la sensibilità delle specie, perché il sistema manifesta comportamenti molto distanti in funzione di come le componenti reagiscono alle perturbazioni. Capire come possa essere la reale risposta delle specie alla riduzione della dieta è molto complicato (Bodini e al. 2010), ma è molto probabile, e noi ipotizziamo come asserito nei capitoli iniziali, che consumatori privati del 70%-80% dello spettro alimentare possano essere danneggiati in modo tale da cadere in estinzione. Se alla riduzione della dieta a seguito della estinzione di specie, si aggiungono poi effetti deprimenti di natura non trofica che possono inficiare la fitness delle specie (inquinamento, cambiamenti climatici, scomparsa i habitat, sfruttamento antropico, fenomeni di interazione, ecc.), si staglia ancor più ragionevole la nostra ipotesi che gli scenari di estinzione per via qualitativa risultino sovrastime della resistenza delle reti. La riflessione centrale di questo studio indica come la resistenza del “sistema rete trofica” non sia solo in relazione alla sua struttura qualitativa ed al topos di perturbazione indotto (attacco, errore, tipo di rimozione), ma è anche funzione della resistenza intrinseca delle sue porzioni. Se una specie è molto sensibile alla riduzione della quantità di energia affluente a essa, allora essa inficerà negativamente la resistenza dei networks alle perturbazioni. Se la sensibilità di molte specie di una rete trofica è generalmente più alta che quella assunta negli scenari qualitativi, allora la fragilità reale potrebbe essere di gran lunga superiore. Per questo motivi sono auspicabili e davvero necessarie nuove indagini, sia sperimentali che teoriche, ma anche descrizioni di campo, per una o più specie, per gruppi funzionali o trofospecie, anche approssimate, che descrivano la reazione intrinseca delle specie alla scomparsa delle proprie risorse.

5.16 APPENDICE CAPITOLO IV

Di seguito i listati che in R generano tutte le simulazioni degli scenari di estinzione descritti in questo capitolo.

```
#####  
##SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE DEL NODO PIU' CONNESSO  
##INPUT: X<-WEIGHTED FOOD WEB, threshold<-v  
##OUTPUT: MOST CONNECTED REMOVAL EXTINCTION SCENARIO TO V  
##PRINT: EXTINCTION SEQUENCE  
  
att.quant <- function(x,threshold) {  
  
resample <- function(x, size, ...)  
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x  
  } else sample(x, size, ...)  
S<-dim(x)[1]  
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)  
diag(x)<-0  
specie<-1:S  
in.energy<-apply(x,2,sum) ## species energy intake  
for(i in 1:S)  
  { for(j in 1:S)  
    { if(x[i,j]!=0){ x[i,j]<-x[i,j]/in.energy[j]}  
    }  
  }  
diag(x)[autotrofi]<-1  
out<-rep(0,S)  
out[autotrofi]<-2  
e1<-0  
sequence<-0  
  
for(i in 1:S)  
  { box<-x  
  box[box!=0]<-1  
  degree<-((apply(box,1,sum)+apply(box,2,sum)-out) ##links degree distribution  
  hub<-max(degree)  
  if(hub>0) { estinto<-which((apply(box,2,sum)+apply(box,1,sum)-out)==hub) ## most connected removal  
  estinto<-resample(estinto,1)} ## if equals hubs exist choose one random  
  else{ estinto<-resample(specie[specie>0],1)}
```

```

specie[estinto]<-0
sequence<-c(sequence,estinto) ## extinction sequence
x[estinto,]<-0 ## delete out-links
x[,estinto]<-0 ## delete in-links
now.energy<-apply(x,2,sum)
lost.energy<-1-now.energy
secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold) ##who is extinguishing?
q<-length(secondary.FW)

while(q>0) ##domino extinction
{
  x[secondary.FW,]<-0
  x[,secondary.FW]<-0
  now.energy<-apply(x,2,sum)
  lost.energy<-1-now.energy
  secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold) ## who e(i)<v
  ifelse(length(secondary.FW)>q,q<-length(secondary.FW),q<-0)
}
e1<-c(e1,length(secondary.FW))
}
extinct<-rbind(c(0:S),e1)
print(sequence[-1])
return(extinct/S)
}

#####
##SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE DEL NODO PIU' CONNESSO IN USCITA
##INPUT: X<-WEIGHTED FOOD WEB, threshold<-v
##OUTPUT: MOST OUTGOING REMOVAL EXTINCTION SCENARIO
##PRINT: EXTINCTION SEQUENCE

att.quant.out <- function(x,threshold) {

resample <- function(x, size, ...)
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
  } else sample(x, size, ...)

S<-dim(x)[1]
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)
diag(x)<-0
specie<-1:S

```

```

in.energy<-apply(x,2,sum)
for(i in 1:S)
{ for(j in 1:S)
  {if(x[i,j]!=0){x[i,j]<-x[i,j]/in.energy[j]}
  }
}
diag(x)[autotrofi]<-1
out<-rep(0,S)
out[autotrofi]<-1
e1<-0
sequence<-0

for(i in 1:S)
{ box<-x
  box[box!=0]<-1
  degree<-((apply(box,1,sum)-out) ##links outgoing degree distribution
  hub<-max(degree)
  if(hub>0) { estinto<-which((apply(box,1,sum)-out)==hub)
  estinto<-resample(estinto,1)}
  else{ estinto<-resample(specie[specie>0],1)}
  specie[estinto]<-0
  sequence<-c(sequence,estinto)
  x[estinto,]<-0
  x[,estinto]<-0
  now.energy<-apply(x,2,sum)
  lost.energy<-1-now.energy
  secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
  q<-length(secondary.FW)

  while(q>0)
  {
    x[secondary.FW,]<-0
    x[,secondary.FW]<-0
    now.energy<-apply(x,2,sum)
    lost.energy<-1-now.energy
    secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
    ifelse(length(secondary.FW)>q,q<-length(secondary.FW),q<-0)
  }
  e1<-c(e1,length(secondary.FW))
}
extinct<-rbind(c(0:S),e1)

```

```

print(sequence[-1])
return(extinct/S)
}

#####
##SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE CASUALE
##INPUT: x<-WEIGHTED FOOD WEB, threshold<-v
##OUTPUT: RANDOM REMOVAL EXTINCTION SCENARIO TO V
##PRINT: EXTINCTION SEQUENCE

err.quant <- function(x,threshold) {

resample <- function(x, size, ...)
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
  } else sample(x, size, ...)

S<-dim(x)[1]
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)
diag(x)<-0
specie<-1:S
in.energy<-apply(x,2,sum)
for(i in 1:S)
  { for(j in 1:S)
    { if(x[i,j]!=0){ x[i,j]<-x[i,j]/in.energy[j] }
    }
  }
diag(x)[autotrofi]<-1
out<-rep(0,S)
out[autotrofi]<-2
e1<-0
sequence<-0

for(i in 1:S)
  { box<-x
  box[box!=0]<-1
  estinto<-resample(specie[specie>0],1)
  specie[estinto]<-0
  sequence<-c(sequence,estinto)
  x[estinto,]<-0
  x[,estinto]<-0
  now.energy<-apply(x,2,sum)

```

```

lost.energy<-1-now.energy
secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
q<-length(secondary.FW)

while(q>0)
  {
  x[secondary.FW,]<-0
  x[,secondary.FW]<-0
  now.energy<-apply(x,2,sum)
  lost.energy<-1-now.energy
  secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
  ifelse(length(secondary.FW)>q,q<-length(secondary.FW),q<-0)
  }
e1<-c(e1,length(secondary.FW))
}
extinct<-rbind(c(0:S),e1)
print(sequence[-1])
return(extinct/S)
}
#####
##SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE “BEST RESOURCES”
##INPUT: x<-WEIGHTED FOOD WEB, threshold<-V
##OUTPUT: BEST RESOURCES REMOVAL EXTINCTION SCENARIO TO V
##PRINT: EXTINCTION SEQUENCE
##REQUIRE: Ess.Str()

att.maxint <-function (x,threshold) {

diag(x)<-0
SE<-Ess.Str(x) ##made best resources food web
resample <- function(x, size, ...)
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
  } else sample(x, size, ...)
S<-dim(x)[1]
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)
specie<-1:S
in.energy<-apply(x,2,sum)
for(i in 1:S)
  { for(j in 1:S)
    {if(x[i,j]!=0){x[i,j]<-x[i,j]/in.energy[j]}
    }
  }
}

```

```

}
diag(x)[autotrofi]<-1
out<-rep(0,S)
out[autotrofi]<-2
e1<-0
sequence<-0

for(i in 1:S)
{ box<-x
  box[box!=0]<-1
  degree<-apply(SE,1,sum)
  hub<-max(degree)
  if(hub>0) { estinto<-which(apply(SE,1,sum)==hub)
  estinto<-resample(estinto,1)}
  else{ estinto<-resample(specie[specie>0],1)}
  specie[estinto]<-0
  sequence<-c(sequence,estinto)
  x[estinto,]<-0
  x[,estinto]<-0
  SE[estinto,]<-0
  SE[,estinto]<-0
  now.energy<-apply(x,2,sum)
  lost.energy<-1-now.energy
  secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
  q<-length(secondary.FW)

  while(q>0) ##domino extinction
  { x[secondary.FW,]<-0
    x[,secondary.FW]<-0
    SE[secondary.FW,]<-0
    SE[,secondary.FW]<-0
    now.energy<-apply(x,2,sum)
    lost.energy<-1-now.energy
    secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
    ifelse(length(secondary.FW)>q,q<-length(secondary.FW),q<-0)
  }
  e1<-c(e1,length(secondary.FW))
}
extinct<-rbind(c(0:S),e1)
print(sequence[-1])
return(extinct/S)

```



```
}
```

```
#####
```

```
##SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE SPECIE MAGGIOR BIOMASSA
```

```
##INPUT: X<-WEIGHTED FOOD WEB, threshold<-v, biomasse<-vector of species biomass
```

```
##OUTPUT: MAX BIOMASS REMOVAL EXTINCTION SCENARIO TO V
```

```
##PRINT: EXTINCTION SEQUENCE
```

```
att.biom <-function (x,threshold,biomasse) {
```

```
  resample <- function(x, size, ...)
```

```
    if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
```

```
    } else sample(x, size, ...)
```

```
  diag(x)<-0
```

```
  S<-dim(x)[1]
```

```
  autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)
```

```
  specie<-1:S
```

```
  in.energy<-apply(x,2,sum) ##energia in entrata nelle specie
```

```
  for(i in 1:S)
```

```
    { for(j in 1:S)
```

```
      { if(x[i,j]!=0){ x[i,j]<-x[i,j]/in.energy[j] } ##trasformo FW pesata in FW relativa per colonna
```

```
    }  
  }
```

```
  diag(x)[autotrofi]<-1
```

```
  out<-rep(0,S)
```

```
  out[autotrofi]<-2
```

```
  e1<-0
```

```
  sequence<-0
```

```
  for(i in 1:S)
```

```
    { box<-x
```

```
      box[box!=0]<-1
```

```
      massimo<-max(biomasse)
```

```
      estinto<-which(biomasse==massimo) ##who is max bio species?
```

```
      estinto<-resample(estinto,1)
```

```
      sequence<-c(sequence,estinto)
```

```
      x[estinto,]<-0
```

```
      x[,estinto]<-0
```

```
      biomasse[estinto]<-0
```

```
      now.energy<-apply(x,2,sum)
```

```
      lost.energy<-1-now.energy
```

```

secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
q<-length(secondary.FW)

while(q>0)
  {x[secondary.FW]<-0
  x[,secondary.FW]<-0
  biomasse[secondary.FW]<-0
  now.energy<-apply(x,2,sum)
  lost.energy<-1-now.energy
  secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
  ifelse(length(secondary.FW)>q,q<-length(secondary.FW),q<-0)
  }
e1<-c(e1,length(secondary.FW))
}
extinct<-rbind(c(0:S),e1)
print(sequence[-1])
return(extinct/S)
}

```

```

#####
#####

```

V LE RETI TROFICHE SONO REALMENTE RESISTENTI ALL'ERRORE? ANALISI SULLA IMPREVEDIBILITA' DEI SISTEMI COMPLESSI

6.1 L'ERRORE NELLE RETI TROFICHE

Le nozioni di errore e attacco derivano dalla fisica e sono state applicate in campo ecologico con successo (Albert e al. 2000; Albert e Barabasi 2002, Newman 2003). Un sistema complesso è ritenuto resistente all'errore quando si dimostra resiliente ad una perturbazione casuale, cioè quando non viene danneggiato in modo consistente dalla rimozione indistinta di un nodo. Una struttura è giudicata resistente all'attacco quando non è danneggiata attraverso la soppressione mirata di un nodo. Abbiamo già visto che le reti trofiche, come altri generi di sistemi complessi, sono ritenute sensibili all'attacco perché altamente danneggiabili se la rimozione interessa determinate specie chiave. Sono altresì considerate resistenti all'errore perché stabili se il nodo è eliminato in modo casuale.

Le analisi quantitative affrontate nel capitolo precedente in cui si è indagata la risposta delle reti a diversi *topos* di rimozione, in funzione della sensibilità delle specie alla riduzione dell'approvvigionamento energetico, hanno dimostrato come determinati scenari di estinzione per via qualitativa possano sovrastimare l'entità del reale evento di estinzione. In particolare, la resistenza all'errore è vista diminuire al crescere della sensibilità postulata per le specie. Se la sensibilità delle specie è abbastanza grande le reti, che per via qualitativa si palesavano come resistenti, diventano sensibili all'errore.

6.2 COME LA SENSIBILITA' DELLE SPECIE INFLUENZA LA RISPOSTA ALL'ERRORE

Rimane da capire in che misura la resistenza delle reti all'errore è influenzata dalla sensibilità delle sue componenti. Oltre che soglia di sensibilità delle specie una rete diventa fragile se perturbata in modo casuale? L'aumento della fragilità delle reti in funzione della sensibilità delle specie è lineare o segue funzioni differenti? Per rispondere a queste domande, e per ampliare le conoscenze circa la resistenza all'errore abbiamo simulato la risposta delle reti alla rimozione casuale in 18 reti trofiche pesate. Abbiamo poi messo in relazione il comportamento per rimozione casuale, ai diversi valori di

sensibilità delle specie, con la classica risposta all'attacco delle reti qualitative prodotta attraverso la rimozione del nodo più connesso (Dunne e al. 2002, 2004, Sole e Montoya 2001). Siccome gli scenari di rimozione del nodo più connesso *sensu* Dunne e al. (2002) sono storicamente ritenuti una misura di "danno ingente", cioè serie di rimozioni capaci di danneggiare in modo grave la rete alimentare, abbiamo usato l'entità di questa risposta come confine con cui valutare l'incidenza del danno alla rimozione casuale. In altre parole abbiamo estratto il danno provocato attraverso la rimozione del nodo più connesso in reti presenza-assenza e lo abbiamo confrontato con il danno cagionato per rimozione casuale in reti quantitative a diversi valori di sensibilità imposti alle specie. Quando le due misure collimavano, la rete era ritenuta "sensibile all'errore". In questo modo è stato possibile valutare il comportamento delle reti trofiche sottoposte a perturbazione casuale ai diversi gradi di sensibilità assunti per le specie. Mostriamo come le reti trofiche siano generalmente molto resistenti alla rimozione casuale, e per produrre un danno significativo è necessario postulare una elevata sensibilità intrinseca alle specie.

6.3 IMPREVEDIBILITA', STOCASTICITA' ED ECCEZIONI ALLA RESISTENZA ALL'ERRORE

Vedremo che la nota resistenza all'errore delle reti trofiche è confermata nelle nostre analisi quantitative con alcune interessanti eccezioni. I risultati degli scenari di estinzione quantitativi per rimozione casuale mostrano infatti una rapida crescita della variabilità della risposta, e anche se generalmente le reti si riaffermano resistenti alla rimozione casuale, alcuni eventi distruttivi diventano possibili già ai primi incrementi della sensibilità imposta alle specie. La grande variabilità nella reazione delle reti trofiche all'aumentare della sensibilità delle specie riscontrata nelle nostre simulazioni staglia la stabilità e il comportamento delle reti trofiche in un "orizzonte di imprevedibilità". Questo conferma le difficoltà predittive appurate di recente nel comportamento dei networks ecologici quando nuove variabili (come la dipendenza tra specie in prospettiva diversa da quella ascendente) sono aggiunte a quelle asserite nei modelli di previsione classici (Ingram e Steel 2010).

6.4 RIMOZIONE CASUALE IN RETI QUANTITATIVE

Nel capitolo precedente è emerso che se si analizza la stabilità delle reti trofiche assumendo una diversa sensibilità specie-specifica alla riduzione della energia affluente si scopre come queste strutture possano dimostrarsi molto più sensibili rispetto alle previsioni qualitative ottenute per

mezzo della assunzione (5.1). Indicando quindi con $v(i)$ la quantità di “energia in entrata” minima al sostentamento della specie, negli scenari di estinzione quantitativi una specie i è reputata estinta quando $e(i) \leq v(i)$.

Le simulazioni prodotte seguono il metodo classico (Dunne e al. 2002), si rimuovono in modo casuale i nodi e si osserva a ogni soppressione quante specie sono andate estinte: maggiore è il numero di estinzioni secondarie, maggiore è la sensibilità della rete trofica. Appare evidente la relazione a priori tra la sensibilità v e la stabilità delle reti trofiche; all’aumentare di v deve crescere la fragilità del network. Gli scenari di estinzione sono prodotti per serie di v comprese nell’intervallo (0,1) a distanze di 0.1 (i.e. la risposta è indagata per percentuali dello spettro alimentare crescenti di 10% ad ogni passo). La simulazione per $v=0$ corrisponde allo scenario classico (Dunne e al. 2002), la simulazione $v=1$ indica lo scenario di estinzione banale in cui tutti i nodi vanno estinti alla prima rimozione (i.e. questo è risultato del fatto che la (5.1) è sempre verificata se v è pari all’intera energia affluente alle specie). In figura 6.1 esemplificazione dei metodi relativi agli scenari di estinzione.

Per ogni rete trofica sono stati prodotti scenari di estinzione per tutta la serie di valori di v . Per ogni valore di v abbiamo prodotto 30 repliche in modo da valutare valor medio e variabilità nella risposta del network alla rimozione casuale. Al di sopra di ogni rete trofica abbiamo poi generato 50 scenari di estinzione per attacco in cui veniva rimosso il nodo più connesso (Dunne e al. 2002). Il danno medio cagionato per attacco è stato confrontato con il danno prodotto nella rete per rimozione casuale. In questo modo è possibile valutare se esiste, ed in modo indipendente per ciascuna rete trofica, la soglia di v in cui il sistema diviene frangibile all’errore. L’entità dell’estinzione secondaria causata per attacco è stata scelta come misura con cui confrontare la resistenza all’errore perché storicamente ritenuta danno significativo a carico del sistema. Per una sintesi della nozione di attacco in reti trofiche (Dunne 2006). Le simulazioni sono state effettuate in ambiente di programmazione R. In appendice a fine capitolo i listati con cui produrre gli scenari di estinzione.

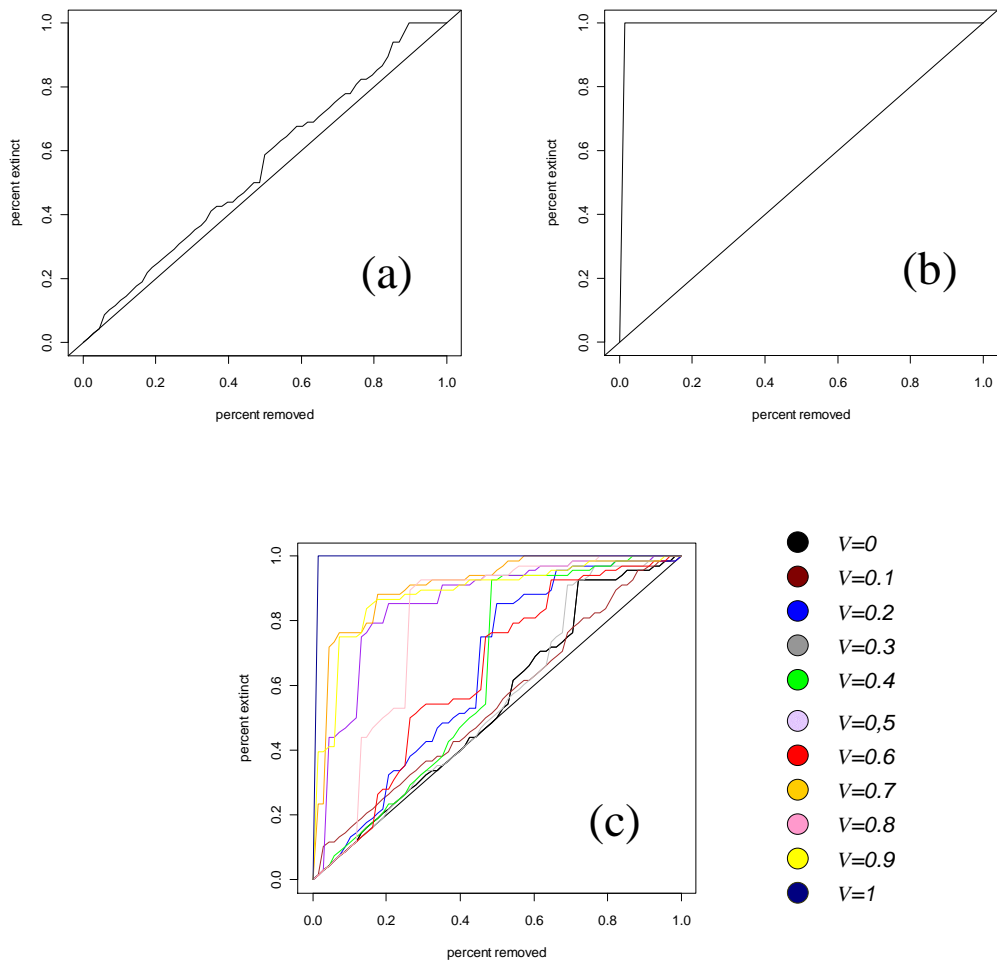


Figura 6.1: esempio di scenario di estinzione per Cypress wet $S=68$. In *1a* scenario di estinzione per $v=0$. In ascissa percentuale di nodi rimossi. In ordinata percentuale di nodi estinti. La bisettrice indica lo scenario in cui non accade nessuna estinzione secondaria e la rete trofica risponde con la massima resistenza. In *1b* scenario di estinzione banale per $v=1$; tutti i nodi vanno estinti alla prima rimozione e corrisponde alla massima fragilità della rete. In *1c* scenari di estinzione al variare di v . Le curve di diverso colore indicano i rispettivi valori di sensibilità assunti per le specie in legenda a destra della figura. L'integrale della curva può variare da 0.5 nel caso non avvenga nessuna estinzione secondaria (i.e. massima resistenza del sistema) a 1 quando tutti i nodi estinguono alla prima rimozione (i.e. minima resistenza del sistema).

6.5 RISULTATI RIMOZIONE CASUALE *IN SILICO*: COMPORTAMENTO MEDIO

Gli scenari di estinzione *in silico* confermano la generale resistenza delle reti alla rimozione casuale dei nodi. La sensibilità del sistema al crescere di v aumenta in modo circa lineare se si considera il comportamento medio del sistema. Prima di cagionare attraverso la rimozione casuale

un danno pari a quello ottenuto con la rimozione mirata del nodo più connesso è necessario assumere un aumento significativo della sensibilità delle specie. Nella maggior parte delle reti analizzate per eguagliare il danno causato per sensibilità all'errore e il danno cagionato per rimozione del nodo più connesso si deve imporre $\nu > 0.4$. Per la metà delle reti è addirittura necessario assumere $\nu > 0.7$ prima di assistere ad una correlazione di entità nella risposta del sistema ai due *topos* di perturbazione. E' quindi necessario postulare un significativo aumento della sensibilità delle specie alla riduzione della energia affluente ad esse per danneggiare in modo consistente la rete attraverso perturbazioni casuali. Solo nelle reti trofiche di Florida dry e Florida wet la soppressione indistinta di nodi produce danni comparabili per $\nu < 0.4$, ma questo è dovuto al fatto che questi sistemi si sono dimostrati più resistenti all'attacco rispetto a tutti gli altri ed è perciò richiesto un incremento di ν minore per produrre danni comparabili attraverso il criterio casuale e quello selettivo. Questo primo risultato, illustrato in figura 6.2 (grafici a-b-c-d), è la conferma della conosciuta resistenza all'errore delle reti trofiche (Dunne et al. 2002, 2004; Montoya & Sole 2002, Memmot et al 2004, Allesina e Bodini 2004, Allesina et al. 2009, Estrada 2007).

6.6 RISULTATI RIMOZIONE CASUALE IN SILICO: L'ASCESA DELLA IMPREVEDIBILITA'

Se però si trascende il comportamento medio e si analizza ogni singola iterazione si scopre un imponente aumento della variabilità nella risposta della rete. Postulando un minimo aumento di ν , pari a 0.1 e 0.2, la reazione della rete alla rimozione diviene imprevedibile: se la maggior parte degli scenari di estinzione indicano il network come resistente, pochi altri invece ne descrivono il collasso. Se osserviamo la figura 6.2 nei grafici (e-f-g-h) si individuano eventi distruttivi, capaci cioè di superare l'entità del danno cagionato per rimozione mirata, indicato dalla retta parallela alle ascisse, già per $\nu = 0.1$. In figura 6.2g ad esempio, la maggior parte degli scenari di estinzione per $\nu = 0.1$ produce danni ridotti e la quasi totalità gli istogrammi è ben al di sotto del valore del danno inflitto per attacco. Una sola simulazione invece si allontana dalle altre e rimanda un danno elevato alla food web. Assumendo quindi una minima superiore sensibilità alle specie il comportamento del sistema diviene aleatorio ed un singolo evento è capace di schiantare la struttura nonostante la risposta media denoti una generale resistenza. In appendice a fine capitolo i risultati delle simulazione per tutte le reti trofiche a cui è aggiunto l'andamento della deviazione standard in funzione di ν .

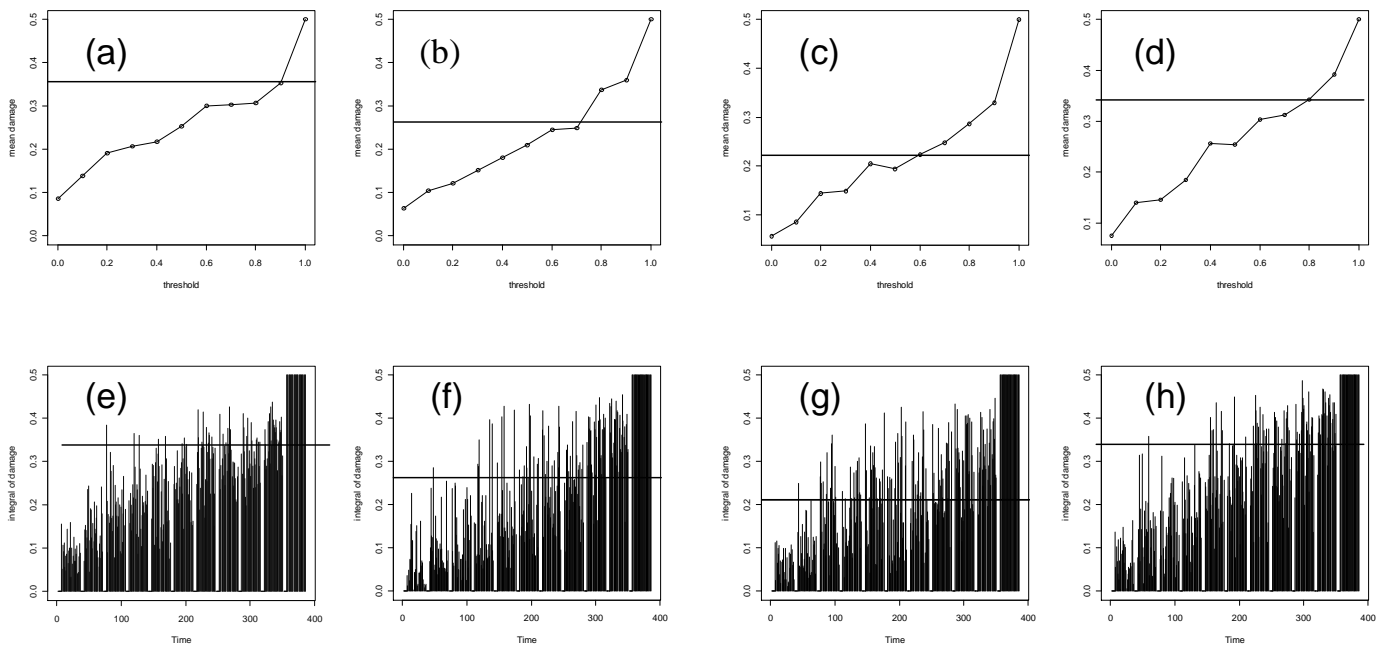


Figura 6.2: scenari di estinzione per errore per 4 reti trofiche, i grafici sulla stessa colonna appartengono alle simulazioni effettuate sulla medesima rete trofica. In alto grafici (a-b-c-d) in ascissa la soglia v . In ordinata la media dell'integrale di estinzione secondaria per ciascun insieme di iterazioni per dato v . Ogni punto sulla linea indica il danno medio per errore per le 30 simulazioni per dato v . Il primo punto sulla sinistra indica quindi lo scenario classico per errore. L'ultimo punto sulla destra indica lo scenario di estinzione banale ed il massimo danno cagionabile alla food rete trofica (i.e. 0.5). La retta orizzontale parallela all'asse delle ascisse indica il danno medio cagionato per rimozione mirata sulla medesima rete trofica. In basso grafici (e-f-g-h) In ascissa iterazioni per v crescente. Ogni "pacchetto" di istogrammi rappresenta le 30 simulazioni per un dato valore di v . Il pacchetto più a sinistra è lo scenario di estinzione per errore classico (Dunne e al. 2002). All'estrema destra il pacchetto in cui tutti gli istogrammi sono pari al massimo di estinzione secondaria è lo scenario di estinzione banale per $v=1$. In ordinata entità del danno cagionato come integrale dell'estinzione secondaria che può oscillare nell'intervallo (0, 0.5): 0 indica nessuna estinzione secondaria, 0.5 indica estinzione secondaria di tutte le specie alla prima rimozione. La retta orizzontale parallela all'asse delle ascisse indica il danno medio cagionato per rimozione mirata sulla medesima rete trofica. Quando l'istogramma interseca la linea significa che la simulazione per "rimozione casuale" ha prodotto un danno comparabile a quello indotto per attacco. Legenda: (a-e) Caribbean S=249, (b-f) Lake Michigan S=51, (c-g) Mondego S=43, (d-h) Narraganset bay S=32.

6.7 COSA TRARRE DA QUESTO STUDIO: L'INCERTEZZA DI PREVISIONE

All'interno di questa robustezza generale delle reti quantitative all'errore, affiora al crescere di v un ingente aumento della stocasticità nella risposta. La grande variabilità di responso che riscontriamo nelle nostre simulazioni già per $v > 0.1$ determina la possibilità che sporadici eventi possano deflagrare il sistema. Se visualizziamo un insieme di risposte del sistema alla rimozione casuale in

termini di estinzione secondaria, come nel nostro studio è l'unione delle 30 iterazioni per ciascun v , l'esito che osserviamo indica come la maggior parte di queste, ad indicare il comportamento medio, è di ridotta entità; tra questi eventi normali però pochi altri si palesano di elevata misura. Queste "eccezioni" precisano l'evento distruttivo, cioè lo scenario di estinzione in cui la rimozione casuale ha prodotto una estinzione secondaria pari o superiore a quella prodotta per rimozione del nodo più connesso nella rete qualitativa. Al crescere di v quindi, l'insieme di valori che racchiude le risposte del sistema alla rimozione casuale esibisce un notevole incremento della variabilità.

Appare evidente come l'esperto aumento della stocasticità all'aumentare di v renda il comportamento del sistema tendenzialmente imprevedibile. Perché anche conoscendo la reazione media, un singolo evento può allontanare la risposta verso valori molto alti di fragilità, portare molte specie all'estinzione, e distruggere la rete trofica. In questo senso, una generalizzazione di risposta diviene impossibile, perché ad identiche variabili di ingresso nei nostri esperimenti (i.e. medesima rete trofica, stesso criterio di rimozione, pari sensibilità v delle specie ecc..) non corrispondono anche determinate e necessarie misure in uscita. E' come dire che le medesime cause possono produrre effetti diversi.

Questa scoperta ci permette di annoverare le reti trofiche nell'orizzonte di imprevedibilità tipico dei sistemi complessi, dove l'interazione tra le diverse componenti, e la sintesi di semplici meccanismi, produce enorme mutevolezza di risposta e meccaniche molto intricate.

Come emerso in recenti studi (Ingram e Steel 2010) le nostre analisi corroborano l'incertezza intrinseca nella risposta dei networks ecologici. Tale indeterminatezza può rendere inadeguati i metodi di previsione. Capire come la perdita di biodiversità possa implicare riduzioni successive della ricchezza biologica rimane perciò di difficile interpretazione e gli scenari che si delineano all'interno della conservazione ecologica sono ancora oscuri.

La prosecuzione necessaria di questo studio risiede nel tentativo di capire come le specie rispondono alla riduzione del consumo energetico. In questo modo diverrebbe possibile discriminare la sensibilità delle specie ed individuare quale scenario (i.e. nella nostra serie di simulazioni, quale v è quello effettivo, quello che può meglio aderire all'osservazione?) è quello che corrisponde alla risposta reale.

E' evidente che non tutte le specie esibiranno la medesima reazione al variare della energia disponibile o alla scomparsa delle proprie risorse. Il restringimento delle risorse disponibili non affliggerà in egual guisa una popolazione di leoni e una specie di coleotteri. Una generalizzazione di risposta è ardua. Ma rimane l'opportunità di capire, anche in ambiti circoscritti a generi, livelli trofici, tipologie, famiglie, specie, come la diminuzione della energia disponibile influenzi gli organismi viventi. Disporre, per esempio, di analisi che descrivano come i consumatori primari di

un determinato ecosistema reagiscono alla riduzione delle proprie risorse, potrebbe essere utile nel chiarire importanti meccanismi di diffusione della perturbazione lungo i canali trofici. I consumatori primari sono infatti anelli che distribuiscono energia dal basso verso i livelli superiori delle reti, e per questo la loro dinamica influenza tutto il sistema. Se i consumatori primari sono molto sensibili alla riduzione del proprio “accesso energetico”, allora la rete si rivelerà fragile di conseguenza. Quale è il v dei consumatori primari? Rispondere a questa domanda, sia con studi sperimentali che con descrizioni di campo, sarebbe fondamentale. Anche se con approssimazione e i limiti del caso, uno sviluppo in questa direzione è essenziale nell’ampliare le nostre conoscenze rispetto alla stabilità delle reti trofiche e dei networks ecologici.

6.9 APPENDICE CAPITOLO V

6.9.1 LISTATI

Di seguito i listati in R usati nelle analisi effettuate in questo capitolo. Le funzioni erano già presenti nella appendice del capitolo IV.

```
#####
##SCENARIO DI ESTINZIONE PER RIMOZIONE CASUALE
##INPUT: x<-WEIGHTED FOOD WEB, threshold<-v
##OUTPUT: RANDOM REMOVAL EXTINCTION SCENARIO
##PLOT extinction scenario
##PRINT: EXTINCTION SEQUENCE

err.quant <- function(x,threshold) {

resample <- function(x, size, ...)
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
  } else sample(x, size, ...)

S<-dim(x)[1]
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)
diag(x)<-0
specie<-1:S
in.energy<-apply(x,2,sum)
  for(i in 1:S)
    { for(j in 1:S)
```

```

    {if(x[i,j]!=0){x[i,j]<-x[i,j]/in.energy[j]}
  }
diag(x)[autotrofi]<-1
out<-rep(0,S)
out[autotrofi]<-2
e1<-0 ##FW
sequence<-0

for(i in 1:S)
  {box<-x
  box[box!=0]<-1
  estinto<-resample(specie[specie>0],1)
  specie[estinto]<-0
  sequence<-c(sequence,estinto)
  x[estinto,]<-0
  x[,estinto]<-0
  now.energy<-apply(x,2,sum)
  lost.energy<-1-now.energy
  secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold) ## Who goes extinct?
  q<-length(secondary.FW)

  while(q>0) ##domino extinction
    {x[secondary.FW,]<-0
    x[,secondary.FW]<-0
    now.energy<-apply(x,2,sum)
    lost.energy<-1-now.energy
    secondary.FW<-which(lost.energy>=threshold)
    ifelse(length(secondary.FW)>q,q<-length(secondary.FW),q<-0)
    }
  e1<-c(e1,length(secondary.FW))
  }
extinct<-rbind(c(0:S),e1)
plot(extinct[1,]/S,extinct[2,]/S,type="l")
abline(0,1)
print(sequence[-1])
return(extinct/S)
}
#####
##SCENARIO ESTINZIONE PER RIMOZIONE DEL NODO PIU' CONNESSO
##INPUT: X<-WEIGHTED FOOD WEB
##OUTPUT: MOST CONNECTED REMOVAL EXTINCTION SCENARIO

```

```

##PLOT: MOST CONNECTED REMOVAL EXTINCTION SCENARIO
##PRINT: EXTINCTION SEQUENCE

attack <- function(x) {

resample <- function(x, size, ...)
  if(length(x) <= 1) { if(!missing(size) && size == 0) x[FALSE] else x
  } else sample(x, size, ...)

S<-dim(x)[1]
autotrofi<-which(apply(x,2,sum)==0)
diag(x)<-0
specie<-1:S
diag(x)[autotrofi]<-1
out<-rep(0,S)
out[autotrofi]<-2
e1<-0 ##FW
sequence<-0
box1<-x
box1[box1!=0]<-1

for(i in 1:S)
{
degree<-((apply(box1,1,sum)+apply(box1,2,sum)-out) ##links degree distribution
hub<-max(degree)
if(hub>0) { estinto<-which((apply(box1,2,sum)+apply(box1,1,sum)-out)==hub)
estinto<-resample(estinto,1)}
else{ estinto<-resample(specie[specie>0],1)}
specie[estinto]<-0
sequence<-c(sequence,estinto)
box1[estinto,]<-0
box1[,estinto]<-0
secondary.FW<-which(apply(box1,2,sum)==0)
q<-length(secondary.FW)

while(q>0) ##domino extinction
{
box1[secondary.FW,]<-0
box1[,secondary.FW]<-0
secondary.FW<-apply(box1,2,sum)
secondary.FW<-which(secondary.FW==0)
}
}
}

```

```

    ifelse(length(secondary.FW)>q,q<-length(secondary.FW),q<-0)
  }
e1<-c(e1,length(secondary.FW))
}
extinct<-rbind(0:S,e1)
plot(extinct[1,]/S,extinct[2,]/S,type="l",xlab="percent removed",ylab="percent extinct")
abline(0,1)
print(sequence[-1])
return(extinct/S)
}

```

```

#####
#####

```

6.9.2 RISULTATI SCENARI DI ESTINZIONE

Di seguito le figure con i risultati di tutti gli scenari di estinzione.

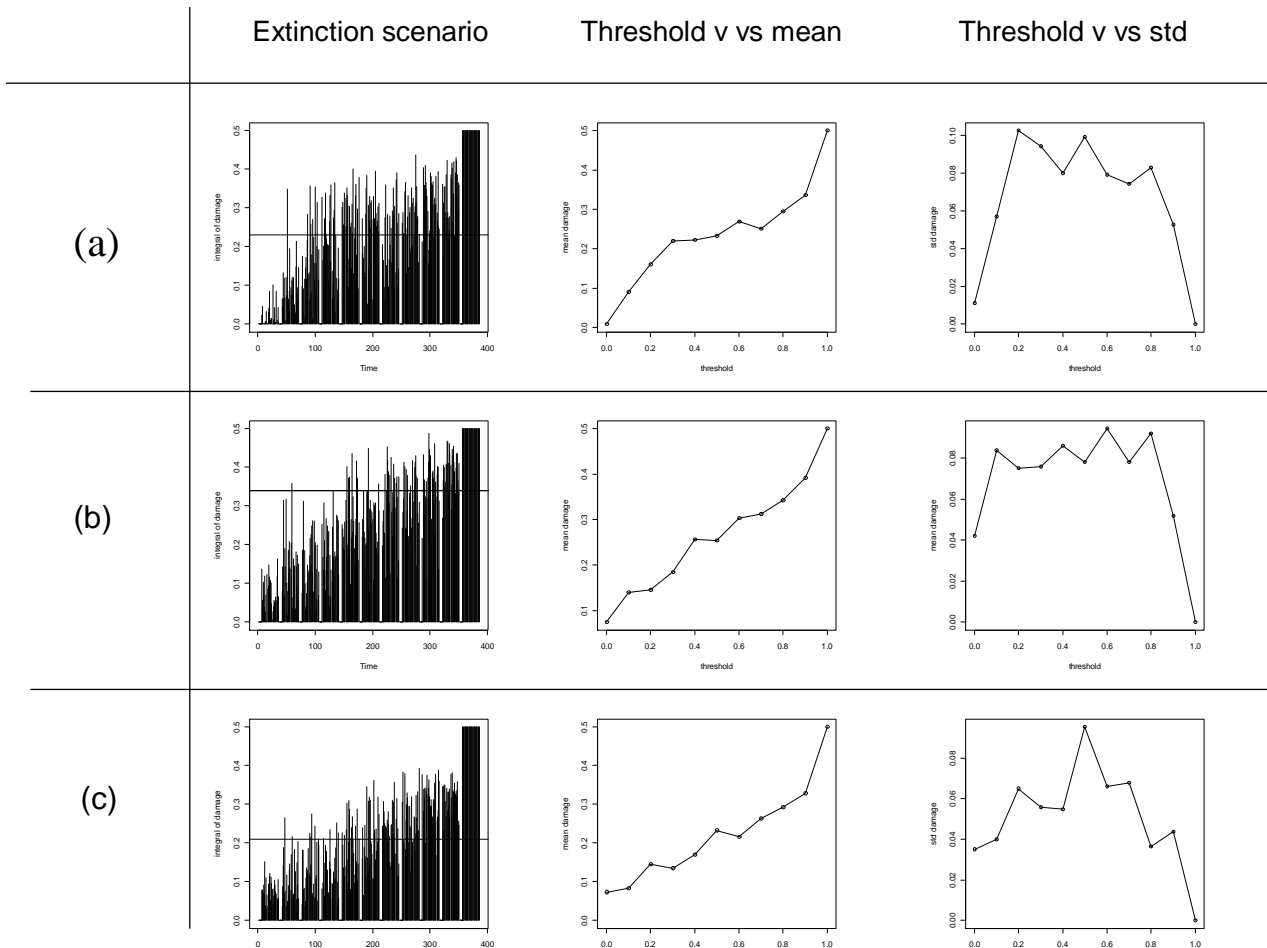
Legenda colonne:

1) Extinction scenario: illustra la risposta come integrale di estinzione secondaria nell'intervallo (0.5,1) alla "random loss" in funzione di v . La serie di valori di v con cui abbiamo analizzato la risposta della food web è da 0 a 1 per steps di 0.1 (i.e. set 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1); 30 simulazioni per ciascuno step di v ; ogni pacchetto di istogrammi costituisce l'insieme delle 30 iterazioni per ciascuno step di v . Il pacchetto alla estrema sinistra indica lo scenario per errore qualitativo classico (Dunne 2002). La linea orizzontale indica l'integrale dell'estinzione secondaria per "most connected removal" nello scenario qualitativo (Dunne 2002).

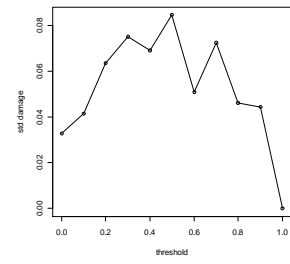
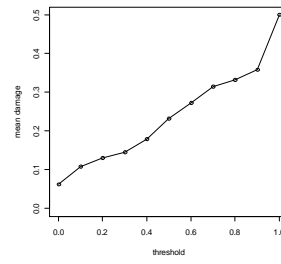
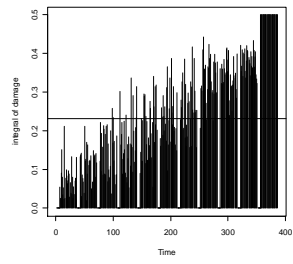
2) Threshold v vs mean: indica la media dell'integrale di estinzione secondaria per ciascun insieme di simulazione per un dato valore di v . Il primo punto indicherà la media dell'integrale di estinzione secondaria per le 30 simulazioni per $v=0$, il secondo punto indicherà la media dell'integrale di estinzione secondaria per le 30 simulazioni per $v=0.1$, il terzo punto indicherà la media dell'integrale di estinzione secondaria per le 30 simulazioni per $v=0.2$, fino a giungere a $v=1$ che raffigura lo scenario di estinzione banale in cui tutte le risposte sono il massimo danno al sistema.

3) Threshold v vs std: indica la deviazione standard dell'integrale di estinzione secondaria per ciascun insieme di simulazione per un dato valore di v .

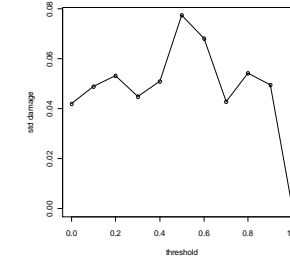
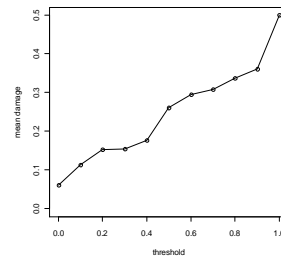
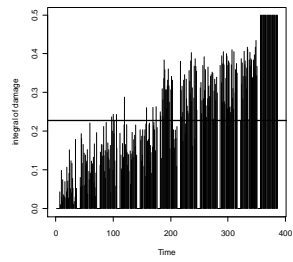
Legenda righe: (a) Lake Santo $S=26$, (b) Final Narraganset bay, (c) Lower Chesapeake bay $S=31$, (d) Middle Chesapeake bay $S=31$, (e) Upper Chesapeake bay $S=31$, (f) Lake Michigan $s=36$, (g) Chesapeake bay mesohaline $S=36$, (h) Mondego Estuary $S=43$, (i) St. Mark River $S=51$, (l) Everglades graminoids wet season $S=66$, (m) Everglades graminoids dry season $S=66$, (n) Cypress ecosystem wet season $S=68$, (o) Cypress ecosystem dry season $S=68$, (p) Mangrove wet season $S=94$, (q) Mangrove dry season $S=94$, (r) Florida wet season $S=125$, (s) Florida dry season $S=125$, (t) Caribbean $S=249$.



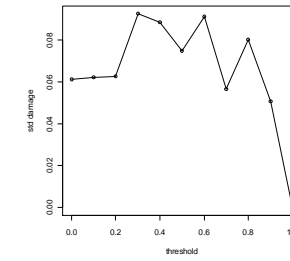
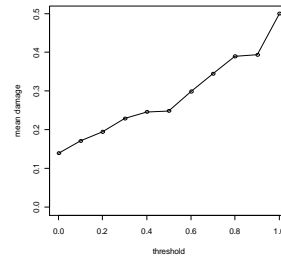
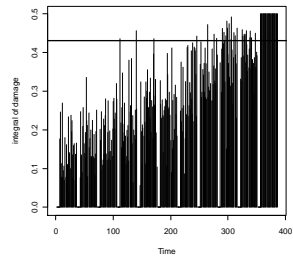
(d)



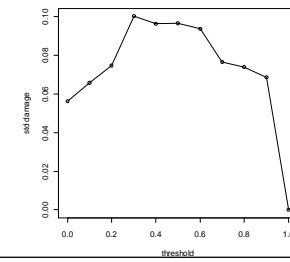
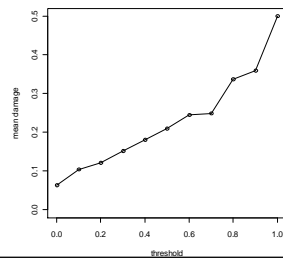
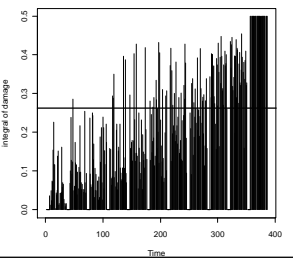
(e)



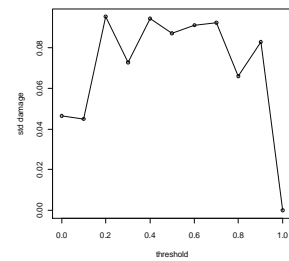
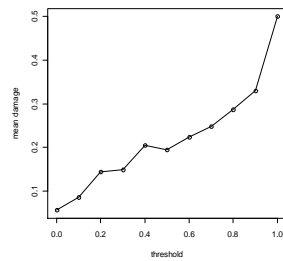
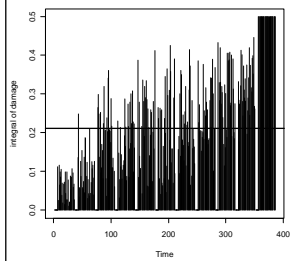
(f)



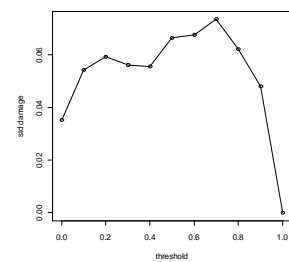
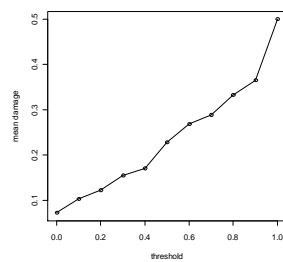
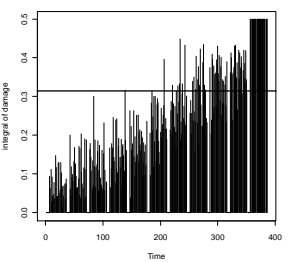
(g)



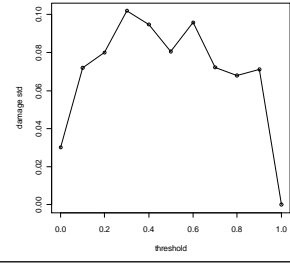
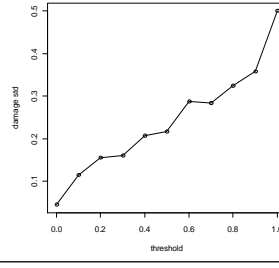
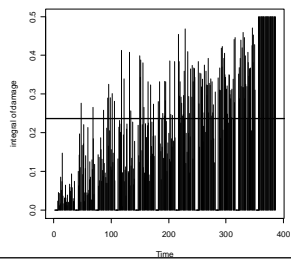
(h)



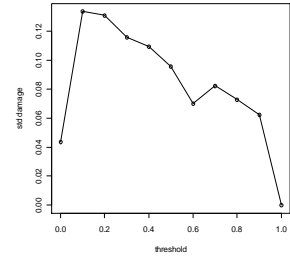
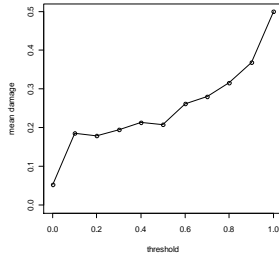
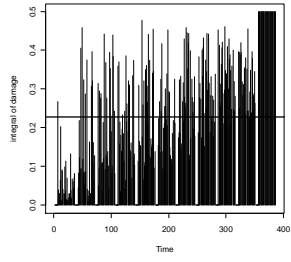
(i)



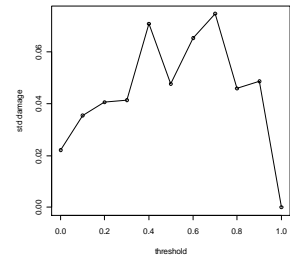
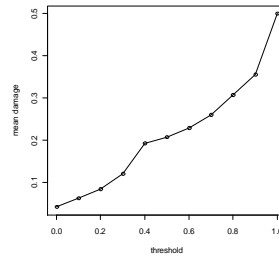
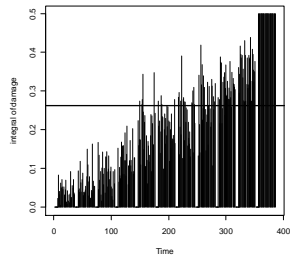
(l)



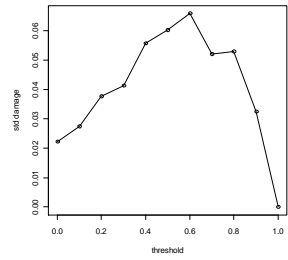
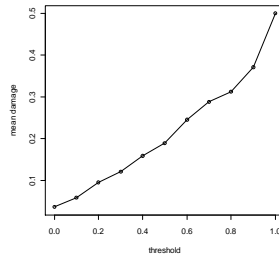
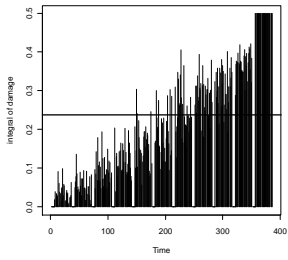
(m)



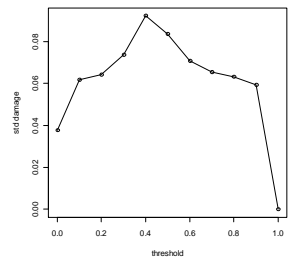
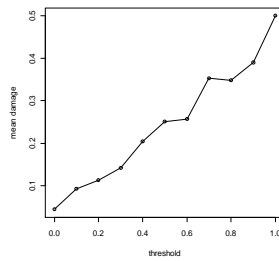
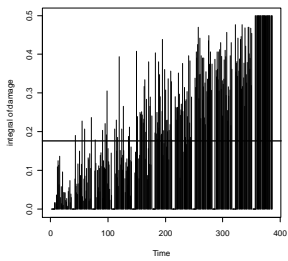
(n)



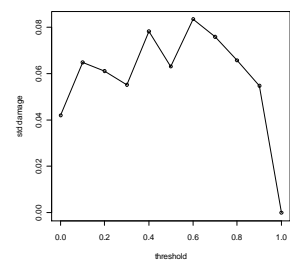
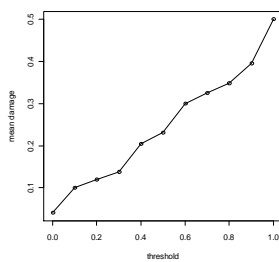
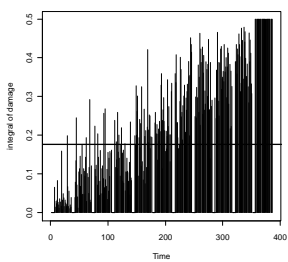
(o)



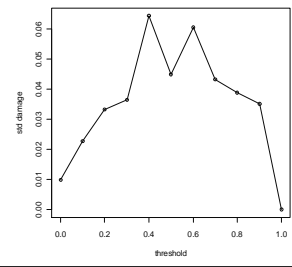
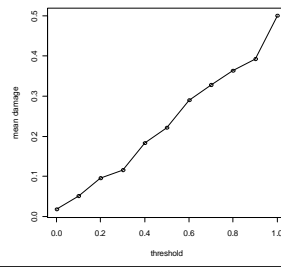
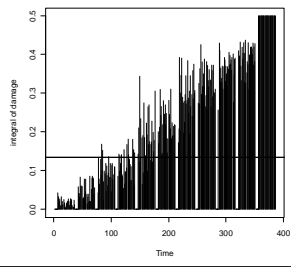
(p)



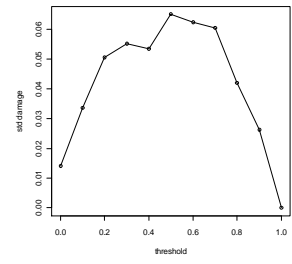
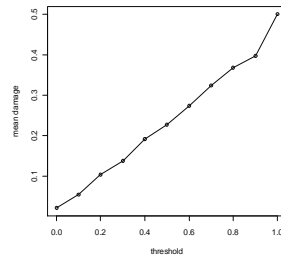
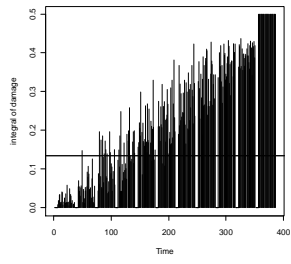
(q)



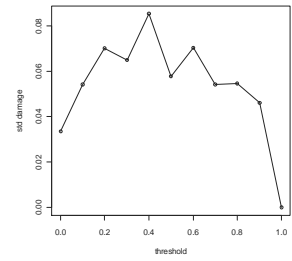
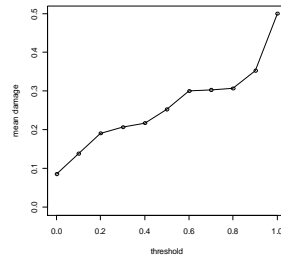
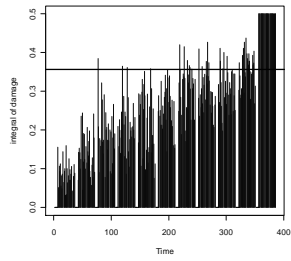
(r)



(s)



(t)



7. DOVE DEVE CONTINUARE QUESTA RICERCA

Alla fine di ogni capitolo è stato discusso il necessario proseguimento dei lavori presentati.

In sintesi questa ricerca dovrebbe procedere:

- **Nel realizzare strumenti computazionali capaci di calcolare i dominators generalizzati delle reti trofiche.** In questo modo, la dipendenza di un consumatore al di sopra di una o più specie potrà essere individuata. L'analisi dei colli di bottiglia di una rete trofica sarebbe estesa alla massima potenza. Strumenti di questo genere renderebbero possibili diverse ed innovative analisi e potrebbero svelare, in un ottica nuova, possibili "associazioni di specie chiave" per la comunità. Esistono "aggregazioni chiave" per le comunità?

- **Capire, anche in modo vago, come le specie reagiscono alla riduzione delle proprie risorse.** Si rimanda alla discussione circa il valore soglia, cioè la misura di minima di energia in entrata capace di sostenere le specie. Se potessimo dedurre, anche per poche specie, trofospecie, taxa o alcuni gruppi funzionali, quale è la sensibilità dei consumatori al diminuire della energia disponibile potremmo applicare i diversi scenari quantitativi prodotti nel capitolo IV e determinare quale è la reale resistenza delle reti trofiche. Analisi di campo, descrizione degli eventi di estinzione, ma anche esperimenti in microcosmo, potrebbero colmare questa lacuna.

- **Indagare la relazione "tra sensibilità" specie-specifica e stabilità globale della rete.** Siccome "il valore soglia" è anche una indicazione delle sensibilità delle specie, cioè più il valore soglia è alto (i.e. maggiore è l'energia minima alla sopravvivenza del consumatore) tanto più sensibile è la specie, molto interessante diviene il capire come la combinazione delle sensibilità influisca sulla stabilità del network. In altre parole, essendo probabile che diverse specie esibiscano anche sensibilità differenti (i.e. differente risposta del predatore), si tratta di capire quali specie devono mostrarsi maggiormente resistenti per stabilizzare la rete trofica. E' facile intuire che le specie chiave, che in funzione della misura sono le specie più connesse, i colli di bottiglia, le "risorse di massimo", debbano in potenza essere più resistenti. Se un hub è debole, è probabile che la rete si mostri a sua volta instabile. Se un predatore apicale o una risorsa marginale sono sensibili, in logica di interdipendenza energetica non influiranno negativamente la fitness globale del sistema.

Ragionando in modo inverso, lungo l'evoluzione delle reti trofiche, è probabile che i consumatori rivolgano i loro sforzi verso risorse "stabili". Se così fosse, gli hubs, i colli di bottiglia, le risorse fondamentali, dovrebbero essere componenti resistenti e stabili della rete.

Resistenza e stabilità come cause delle risorse chiave, cioè come cause della concentrazione dei consumatori al di sopra di esse?

Nessuna ricerca ha, per mia conoscenza, formalizzato in questo modo la questione.

- **E' necessario porre una relazione tra "forma" degli spettri alimentari e stabilità generale della rete trofica.** Se gli spettri alimentari sono specialisti, come indicato nei capitoli II, IV e V, allora la rimozione della specie dominante, cioè che ricopre la maggior quota di energia nella dieta del consumatore, arreca un grande danno. Questo è come dire, mutuando per il singolo taxa la concezione storica della sensibilità delle reti trofiche, che il consumatore è sensibile all'attacco, cioè alla rimozione della risorsa di maggior taglia. Per il ragionamento condotto nel capitolo II a riguardo della distribuzione delle interazioni di massima magnitudine, se lo spettro alimentare è specialista allora sarà resistente all'errore, perché è improbabile se rimuovo casualmente una risorsa intercettare quella dominante.

Se gli spettri alimentari sono invece generalisti, con distribuzione circa omogenea e assenza di dominanza, nessuna risorsa sarà preminente e possiamo dire che la specie è resistente all'attacco ma propensa all'errore. Essendo nessuna risorsa dominante non posso cagionare un danno significativo rimuovendone selettivamente una all'interno della dieta del consumatore. Agendo a caso invece, essendo le risorse in una dieta generalista di taglia simile, intercetterò sempre una risorsa mediamente significativa. Come questi patterns antitetici determinano la risposta dei networks ecologici? Un primo approccio è quello contenuto nel capitolo IV, dove si ipotizza che la presenza di spettri alimentari specialisti generi la transizione di fase esperita per un minimo ed iniziale aumento del "valore soglia". Rimane da capire e generalizzare come queste strutture opposte si siano sviluppate e condizionino la risposta e la solidità delle reti trofiche.

BIBLIOGRAFIA

- Aho, V., Sethi, R., Ullman, J., 1986. Compilers principles techniques and tools. Addison-Wesley.
- Albert, R., Jeong, H. & Barabasi, A.-L. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406, 378–382.
- Albert, R. and Barabási, A.L., 2002. Statistical Mechanics of Complex Networks. *Rev. of Mod. Phys.*, 74, 47.
- Allesina S., Alonso D., Pascual M., 2008. A general model for food web structure. *Science*, 320, 658–661.
- Allesina, S. & Bodini, A. 2004. Who dominates whom in the ecosystem? Energy flow bottlenecks and cascading extinctions. *J. Theor. Biol.*, 230, 351–358.
- Allesina, S., Bodini, A., Bondavalli, C., 2006. Secondary extinctions in ecological networks: bottlenecks unveiled. *Ecol. Model.* 194, 150–161.
- Allesina, S., Pascual, M., 2009. Googling food webs: can an eigenvector measure species' importance? *PLoS Comp. Biol.* 5(9): e1000494
- Allesina, S., Bodini, A., Pascual, M., 2009. Functional links and robustness in food web. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, 364, 1701-1709.
- Andersen M., Hjelset A.M., Lydersen C., Gulliksen B., 1999. Growth, age at sexual maturity and condition in bearded seals (*Erignatus barbatus*) from Svalbard, Norway. *Polar biology*, 21, 179-185.
- Anderson J.T., 1994. Feeding ecology and condition of larval and pelagic juvenile redfish *Sebastes spp.* *Marine ecology progress series*, 104, 211-226.
- Andriyashev, A. P., 1954. Fishes of northern seas of the USSR. Moscow–Leningrad: Izdatel'stvo Akademii Nauk USSR (in Russian).
- Arndt, C. E, Berge, J., e Brandt, A. , 2005. Mouthpart-atlas of Arctic sympagic amphipods with special attention to the *Onisimus* species. *Journal of Crustacean Biology*, 25, 401-412
- Baird, D., and Ulanowicz, R. E. , 1989. The Seasonal Dynamics of the Chesapeake Bay Ecosystem. *Ecol.Mono gr.* 59, 329–364.

- Banašek-Richter C., Bersier L.-F., Cattin M.-F., Merz Y., Baltensperger R., Gabriel J.-P., de Ruiter P., Tavares-Cromar A., Ulanowicz R.E., Winemiller K, Naisbit, R.E., 2009. Complexity in quantitative food webs. *Ecology*, 90, 1470-1477.
- Banavar, J.R., Maritan, A., Rinaldo, A., 1999. Size and form in efficient transportation networks. *Nature*, 399, 130–132.
- Barrett R. T., 2002. Atlantic puffins *Fratercula arctica* and common guillemot *Uria aalge* chick diet and growth as indicator of fish stocks in the Barents sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 230, 275-287.
- Barret R.T. e Krasnov J.V., 1996. Recent responses to change in fish stock of prey species by seabirds breeding in the southern Barents sea. *ICES, Journal of marine science*, 53, 713-722.
- Bascompte, J., C. J. Melián and E. Sala., 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102, 5443-5447.
- Bawa, K.S., Markham, A., 1995. Climate change and tropical forests
Trends in Ecology evolution, 10, 348-349.
- Bellingeri, M., e Bodini, A., 2010. Secondary extinction in food webs. The strong way. Submitted to *Ecological Complexity*.
- Belopolsky L.O., 1971. Composition of forage of the sea birds of the Barents sea
- Benjaminsen e Christensen, 1979. The natural history of bottlenose whales *Hyperoodon ampullatus*
Behaviour of marine mammals, 3, 143-164.
- Berlow, E. L., A-M. Neutel, J. E. Cohen, P. De Ruiter, B. Ebenman, M. Emmerson, J. W. Fox, V. A. A. Jansen, J. I. Jones, G. D. Kokkoris, D. O. Logofet, A. J. McKane, J. Montoya, and O. L. Petchey. 2004. Interaction Strengths in Food Webs: Issues and Opportunities. *J.A nimal Ecol.*, 73, 585–598.
- Berlow, E. L., 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*. 398, 330–334.
- Blanchard J.L., Pinnegar J.K. e Mackinson S., 2002. Exploring marine mammal-fishery interactions using “ecopath with ecosim”:modelling the barents sea ecosystem. Science series technical report number 117
- Bodini A, Bellingeri M, Bondavalli C, Allesina S. 2009. Using food web dominator trees to catch secondary extinctions in action. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 1725-1731.
- Bondavalli, C., Bodini, A., Rossetti, G., Allesina, S., 2006. Detecting stress at the whole ecosystem level. The case of a mountain lake: Lake Santo (Italy). *Ecosystems* 9, 768-787.

- Borrvall, C., Ebenman, B., Jonsson, T., 2000. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecology letters*, 3, 131-136.
- Carscadden J.E., Frank K.T., e Leggett W.C., 2001. Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci./J. can. sci. halieut. aquat.*, 58, 73-85
- Cattin, M.-F., L.-F. Bersier, C. Banašek-Richter, M. Baltensperger, and Gabriel, J-P. . 2004. Phylogenetic Constraints and Adaptation Explain Food-Web Structure. *Nature*, 427, 835–839.
- Cayley, A., 1891. On the theory of the analytical forms called trees. Reprinted in *mathematical papers*, 3, 242-246.
- Chu. Y. J., Liu T. H., 1965. On the Shortest Arborescence of a Directed Graph, *Science Sinica*, 14, 1396–1400.
- Ciannelli Lorenzo, Robson Bruce, Francis Robert, Aydin Kerim e Brodeur R., 2004. Boundaries of open marine ecosystem: an application to the Pribilof archipelago southeast Bering sea . *Ecological Applications*, 14, 942–953.
- Ciannelli, L., Brodeur, R.D., Napp, J.M., 2004. Foraging impact on zooplankton by age-0 walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) around a front in the southeast Bering Sea. *Marine biology*, 144, 515-526.
- Cohen, J. E., and C. M. Newman. 1985b. A Stochastic Theory of Community Food Webs: I. Models and Aggregated Data.. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 224, 421–448.
- Cohen, J. E. 1977b. Food Webs and the Dimensionality of Trophic Niche Space. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74, 4533–4563.
- Coleman, F.C., Williams, S.L., 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: Potential consequences for biodiversity. *Trends in ecology evolution*, 17, 40-44.
- Da Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature*, 404, 72-74
- de Ruiter, P. C., A-M. Neutel, and J. C. Moore. 1995. Energetics, Patterns of Interaction Strengths, and Stability in Real Ecosystems. *Science* 269, 1257–1260.
- Dolgov, A. V., 2002. The role of capelin (*Mallotus villosus*) in the foodweb of the Barents Sea. *ICES, Journal of marine sciences*, 59, 1034-1045.
- Dolgov A.V., 2005, Feeding and Food Consumption by the Barents Sea Skates. *Journal of northwest atlantic fisheries science*, volume 35, 495-503.
- Dunne, J., Williams, R. & Martinez, N., 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558–567.

- Dunne, J., Williams, R. & Martinez, N., 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 273, 291–302.
- Dunne, J.A., 2006. The network structure of food webs. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (eds M. Pascual & J.A. Dunne).
- Edmonds, 1967. Optimum Branchings. *J. Res. Nat. Bur. Standards*, 71B, 233–240.
- Erdos, P., and A. Renyi. 1960. On the Evolution of Random Graphs. *Publ. Math.Inst.Hung.A cad.Sci.* 5, 17–61.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., Doak, D.F., 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystem. *Science*, 282, 473-476.
- Estrada E, 2007. Food webs robustness to biodiversity loss: The roles of connectance, expansibility and degree distribution. *J Theor Biol.*, 244, 296–307.
- Garlaschelli, D., G. Caldarelli, and L. Pietronero. 2003. Universal Scaling Relations in Food Webs. *Nature* 423, 165–168.
- Garlaschelli, D. 2009 The weighted random graph model
New Journal of Physics. 11, 073005
- Gatto Marino e Casagrandi Renato, 2006. Dispense del corso di Ecologia
<http://olmo.elet.polimi.it/ecologia/dispensa/node50.html>
- Girvan, M., Newman, M. E. J., 2002. Community structure in social and biological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 7821-7826.
- Gjosaeter H., Bogstad B., e Tjelmeland S. 2002. Assessment methodology for Barents sea capelin, *Mallotus villosus*. *Ices Journal marine sciences*, 59, 1086-1095.
- Goldwasser, L., Roughgarden, J., 1997. Sampling effects and the estimation of food-web properties. *Ecology* , 78, 41-54.
- Greenwood, S., 1987. The role of insects in tropical forest food webs. *Marine Biology*, 16, 267-271.
- Gupta, R., 1992. Generalized dominators and post-dominators. In: *Proc. 19th Ann. ACM Symp. on Principles of Programming Languages*, 246–257.
- Havens, K., 1992. Scale and structure in natural food webs. *Science* 257, 1107-1109.

- Hjermann Dag O., Ottersen Gerl, e Stenseth Nils Chr, 2004. Competition among fishermen and fish cause the collapse of Barents sea Capelin. PNAS, 101, 11679-11684.
- Huse G., Toresen R., 2000. Juvenile herring prey on Barents Sea capelin larvae. Sarsia, volume 85, pag. 385-391
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? American Naturalist, 93, 145–159.
- Kokkoris, G. D., A.Y. Troumbis, and J. H. Lawton. 1999. Patterns of Species Interaction Strength in Assembled Theoretical Competition Communities. Ecol.L ett., 2, 70–74.
- Kumpula J. M., Onnela J.P., Saramaki, J., Kaski K., and Kertesz, J., 2007.
Emergence of communities in weighted networks, Physical Review Letters, 99, 228701
- Jordan, F., Scheuring, I., Gabor, V., 2002. Species position and extinction dynamics in simple food webs. Journal of Theoretical Biology 215, 441-448.
- Jonsson, T., Cohen, J. E., Carpenter, S. R., 2005. Food Webs, Body Size, and Species Abundance in Ecological Community Description Advances in Ecological Research, 36, 1-84
- Jordán, F., Liu, W.-C., Davis, A. J., 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. Oikos, 112, 535-546
- Jordan, F., Scheuring, I., 2002. Searching for keystones in ecological networks. Oikos 99, 607-612.
- Jordan, F., Takacs-Santa, A., Molnar, I. 1999. A reliability theoretical quest for keystones. Oikos 86, 453-462.
- Ingram T, Steel M., 2010. Modelling the unpredictability of future biodiversity in ecological networks. J Theor Biol. 264-1047-56.
- Laurance, W.F., 2001. Future shock: Forecasting a grim fate for the earth. Trends ecology evolution, 16, 531-533
- Lawton, J. H., 1989. Ecological Concepts (ed. Cherret, J. M.) 43–78.
- Lengauer, T., Tarjan, R.E., 1979. A fast algoritm for finding dominators in a flow graph. ACM Tran. Program. Languages Systems, 1, 121-141.
- Lindeman, R., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-418.
- Loreau, T., Naeem, S., Incheusti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. Science, 294, 804-808.

- Lowry, E., Medlock, C., 1969. Object code optimization. *Communication of the ACM* 12, 13-22.
- McCann, K. S. 2000. The Diversity-Stability Debate. *Nature* 405:228–233.
- McCann, K., and A. Hastings. 1997. Re-evaluating the Omnivory-Stability Relationship in Food Webs. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 264, 1249–1254.
- Martinez, N. D. 1991. Artifacts or Attributes? Effects of Resolution on the Little Rock Lake Food Web. *Ecol. Mono gr.*, 61, 367–392.
- Martinez, N. D. 1992. Constant Connectance in Community Food Webs. *Amer. Natur.*, 139, 1208–1218.
- May, R. M. 1972. Will a Large Complex System be Stable?. *Nature*, 238, 413–414.
- May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- May, R.M., 2006. Network structure and the biology of populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 394–399.
- McCann, K., Hastings, A., 1997. Re-evaluating the omnivory–stability relationship in food webs. *Proc. R. Soc. B*. 264, 1249–1254.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794–798.
- McCann, S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228–233.
- Mehlum Fridtjof, 2000. Crustaceans in the diet of common and Brunnich’s Guillemots *Uria aalge* and *Uria lomvia* in the Barents sea during the breeding period. *Marine ornithology*, 29, 19-22.
- Melian, C., Bascompte, J., 2002. Complex networks: two ways to be robust?. *Ecol. Lett.* 5, 705–708.
- Memmott, J., Waser, N. & Price, M. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. B* 271, 2605–2611.
- Mills, L. S., M. E. Soulé, and D. F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience* 43, 219-224.
- Montoya, J. & Sole, R. 2002. Smallworld patterns in foodwebs. *J. Theor. Biol.*, 214, 405–412.
- Montoya, J. M., Solé, R. V., 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos* 102, 614–622.

- Montoya J., Pimm S, Sole R., 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442, 259–264.
- Neutel, A. M., J. A. P. Heesterbeek, and P. C. de Ruiter. 2002. Stability in Real Food Webs: Weak Links in Long Loops. *Science* 296, 1120–1123.
- Newman, M. E. J. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Rev.* 45, 167–256.
- Newman, M. E. J. 2004. Analysis of weighted networks. *Physical Review E*, 70. 55, 56.
- Paine, R. T. 1969. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *Amer.Natur.* 103, 91–93.
- Paine, R. T. 1980. Food Webs, Linkage Interaction Strength, and Community Infrastructure. *J.A nimal Ecol.* 49, 667–685.
- Pauli D., Trites A.W., Capuli E. e Christensen V., 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals ICES, *Journal marine of sciences*, volume 55, 467-481.
- Pimm, S.L., 1980. Food web design and effects of species delection. *Oikos*, 35, 139-149.
- Pimm, S.L. and Lawton, J.H., 1977. The number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 275, 542–544
- Post, D.M. et al., 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405, 1047–1049
- Post, D. M. 2002. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 269-277.
- Potelov V., Nielsen K.T., Svetochhev V. e Haug T., 2000. Feeding habit of Harp *Phoca groenlandica* and Hooded seal *Cystophora cristata* during late winter, spring and early summer in the Greenland sea. Nammco, scientific publications, 3, 40-49.
- Raffaelli, D. 2004. How extinction patterns affect ecosystems. *Science* 306, 1141–1142.
- Ruesink, J., Srivastava, D., 2001. Numerical and per capita responses to species loss: mechanisms maintaining ecosystem function in a community of stream insect detritivores. *Oikos*, 93, 221-234.
- Serrano, M., A., 2008. Rich-club vs rich-multipolarization phenomena in weighted networks. *Physical Review E* 78, 026101.
- Shannon, C., E. 1948. A mathematical theory of Communication, *Bell system Technical Journal*, 27.

- Shea, K., Chesson, P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasion. *Trends in ecology and evolution*, 17, 170-176.
- Shoener, T.W., Spiller, D.A., 1996. Devastation of prey diversity by experimentally introduced predators in the field. *Nature*, volume 381, 691-694.
- Spencer, C., McClelland, B., Stanford, J., 1991. Shrimp stocking, salmon collapse and eagle displacement. *BioScience* 41, 14-27.
- Srinivasan, U., Dunne, J., Harte, J. & Martinez, N., 2007. Response of complex food webs to realistic extinction sequences. *Ecology* 88, 671–682.
- Sugihara, D., Bersier, L., Schoenly, K., 1997. Effects of taxonomic and trophic aggregation on food web properties. *Oecologia* 112, 272-284.
- Sugihara, G., Schoenly, K., Trombla, A., 1989. Scale invariants in food web properties. *Science* 245, 48-52.
- Symstad, A., Tilman, D., Wilson, J., Knops, J., 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81, 389-397.
- Teslenko, M. e Dubrova, E., 2005. An efficient algorithm for finding double-vertex dominators in circuit graphs. *Proc. Design, Automation and Test in Europe*, 406–411.
- Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature*, 367, 363-365.
- Tilman, D., Farglione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W., Simberloff, D., Swackamer, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292, 281-284.
- Ulanowicz, R.E., 1986. *Growth & Development: Ecosystems. Phenomenology*. Springer-Verlag, NY, p. 203.
- Ulanowicz, R.E., Wolff, W.F., 1991. Ecosystem flow networks: loaded dice? *Mathematical Bioscience*. 103, 45–68.
- Ulanowicz, R. E., Bondavalli, C., Egnotovitch, M. S. 1997. Network analysis of trophic dynamics in South Florida ecosystems, FY 96: the cypress wetland ecosystem. Technical report, CBL-97-075. Chesapeake Biological Laboratory. Solomons, Maryland, USA.
- Ulanowicz, R. E., Heymans, J. J., Egnotovitch, M. S., 2000. Network analysis of trophic dynamics in South Florida ecosystems, FY 99: the graminoid ecosystem. Technical report, TS-191-99. Chesapeake Biological Laboratory. Solomons, Maryland, USA.

- Vader W., Johnsen J.R., Berge J., 2005. Studies on the genus *Onisimus* Boeck 1971 (crustacea, amphipoda, lysianassoidea, uristidae) I. The *brevicaudatus* and *sextonae* species groups Organisms, diversity and evolution, Electr. Suppl., 7, 1-48.
- Williams, R. J., and N. D. Martinez. 2000. Simple Rules Yield Complex Food Webs. *Nature*, 404, 180–183.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and Temporal Variation in Tropical Fish Trophic Networks. *Ecol.Monogr.*, 60, 331–367.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science*. 314, 787-760.
- Wootton, J.T., 2002. Indirect effects in complex ecosystems: Recent progress and future challenger. *Journal of sea research*, 48, 157-172.
- WWF 2004. The Barents Sea Ecoregion: A biodiversity assesment
- WWF 1999. Ecoregion-based conservation in Bering sea
- Yodzis, P., 1981. The Stability of Real Ecosystems. *Nature*, 289, 674–676.
- Zavaleta, E., Hulvey, K., 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*. 306, 1175–1177.