

UN MODELLO DI SIMULAZIONE ABBINATO AD UN ALGORITMO QUALITATIVO PER LO STUDIO DEI SISTEMI ECOLOGICI

Riassunto

La loop analysis (Puccia e Levins, 1985) è una metodologia qualitativa che consente di prevedere l'evoluzione dei valori di equilibrio delle variabili di un sistema-modello, sotto la spinta di alterazioni nei valori dei parametri che ne governano le equazioni di crescita. Tali alterazioni possono essere provocate da fattori esterni (es. aumento della mortalità di un predatore per effetto di una sostanza inquinante), oppure da modificazioni endogene (es. selezione che favorisce lo svilupparsi di prede meno suscettibili al predatore) (Levins, 1975). Nei sistemi ecologici questi "input" possono propagarsi anche alle altre variabili, per effetto delle connessioni che queste stabiliscono, direttamente o indirettamente, con la variabile bersaglio (Abrams et al., 1996). La loop analysis identifica queste connessioni e permette di capire se, a seguito di un certo input, i valori di equilibrio delle variabili di un sistema tenderanno a crescere, diminuire, oppure rimanere inalterati. L'algoritmo che consente questo tipo di previsione sfrutta le proprietà del grafo che si ottiene dalla matrice di comunità, associando ai coefficienti positivi della matrice un legame "freccia" e a quelli negativi un legame "cerchio". Tali legami identificano dei percorsi all'interno del grafo, che sono i medesimi lungo i quali si propagano gli effetti degli input. Prevedere le conseguenze sul livello di equilibrio di X_j di un input che ha alterato la crescita di X_i significa, essenzialmente, cercare i percorsi che uniscono le variabili e moltiplicare i segni dei legami che li compongono.

Nei sistemi ecologici due variabili possono essere collegate da percorsi di segno opposto: in tal caso, la previsione sull'effetto dell'input rimane ambigua, a meno che non si disponga di informazioni quantitative sulla forza dei legami di interazione. Quando il numero di variabili aumenta, pur non essendo il grafo completamente connesso (i sistemi ecologici danno origine, di norma, a matrici sparse), i percorsi multipli crescono, e il numero di previsioni non ambigue si riduce al punto da rendere praticamente inservibile l'analisi.

In questo lavoro vengono presentate le conclusioni di una ricerca volta a sviluppare un modello di simulazione, abbinato all'algoritmo della loop analysis, che riduce il numero di ambiguità nelle previsioni qualitative. La simulazione individua il segno prevalente che si ottiene, su base probabilistica, dai percorsi causa di ambiguità, e il software ideato compie questa operazione assegnando valori casuali ai coefficienti della matrice di comunità (links del grafo) e calcolando la forza dei percorsi. La procedura è reiterata un numero adeguato di volte. Matematicamente, la loop analysis si basa sul calcolo degli autovalori della matrice di comunità (matrice Jacobiana del sistema calcolata in un punto di equilibrio locale): i risultati sono perciò applicabili esclusivamente a sistemi stabili. Per tenere conto di questa informazione, il programma di simulazione scarta tutti quei set di valori per cui non vale una delle principali condizioni di stabilità derivate dal teorema di Routh-Hurwitz (Cesari, 1959): condizione necessaria, anche se non sufficiente, a classificare il sistema come stabile. L'utilizzo di questo filtro permette di raffinare notevolmente la qualità dell'analisi, diminuendo il "rumore" causato da set di valori incompatibili con la metodologia.

L'algoritmo e i risultati sono presentati utilizzando un esempio presente in letteratura, il sistema Old Fields Food-Web (Shmitz 1997, Dambacher 2001). Questo sistema di sei variabili non è analizzabile con la loop analysis, in quanto dà luogo a predizioni esclusivamente ambigue. Associando alla loop analysis la simulazione si riesce a chiarire il funzionamento delle interazioni.

Il software, appositamente creato, è diviso in due parti: un programma calcola la loop analysis, immagazzinando dati sulle ambiguità del sistema; il secondo esegue esclusivamente la simulazione, creando un output in cui sono stimati i pesi relativi dei due segni. Nella sua prima versione, il pacchetto software riesce ad analizzare sistemi composti da un massimo di 30 variabili.

Introduzione

Il desiderio di riuscire a maneggiare sistemi complessi non risponde solo a un'esigenza teorico-speculativa, ma anche a richieste sempre più pressanti della società, a fronte degli enormi danni arrecati al patrimonio ambientale anche a causa dell'insufficiente grado di comprensione dei fenomeni naturali. Lo studio finalizzato alla previsione si avvale dell'uso di modelli matematici per far fronte alla complessità dei sistemi ecologici e per pianificare al meglio le attività di gestione (Crowder et al., 1996, Bodini et al. 1991, 1994).

Nella dinamica ecologica effetti diretti e indiretti concorrono alla formazione delle numerosità di specie, nutrienti, parametri e variabili fisico-chimiche al tempo t . Scopo dell'analisi è riprodurre la dinamica del sistema e soprattutto riuscire ad individuare le variazioni nelle numerosità a seguito di una perturbazione (*input*).

Tra i metodi matematici applicati in ecologia i modelli qualitativi non sono stati sfruttati appieno, anche se consentono di studiare sistemi per i quali:

- 1) mancano adeguate informazioni quantitative;
- 2) è difficile descrivere matematicamente le interazioni tra variabili;
- 3) il numero di variabili interagenti è elevato;
- 4) sono presenti variabili non usuali, che appartengono cioè a domini diversi da quello ecologico (sociale, economico, ecc.).

In ecologia, i metodi qualitativi permettono di rappresentare sistemi di una certa complessità, grazie alla semplicità di calcolo, e permettono di valutare rapidamente varie ipotesi di lavoro su uno stesso sistema.

I limiti della modellizzazione qualitativa sono legati soprattutto alla difficoltà di ottenere chiare e inequivocabili conclusioni, all'aumentare della complessità del sistema. Uno dei vantaggi di questo tipo di metodologia è quello di consentire rapide previsioni sull'evoluzione del sistema, quando sia sottoposto a variazioni dei parametri che governano la crescita delle sue componenti. L'analisi qualitativa sfrutta la conoscenza del segno dei percorsi funzionali all'interno dell'ecosistema. Se le variabili sono numerose e i percorsi funzionali che le connettono ridondanti, l'analisi qualitativa genera solo ambiguità. E' dunque necessario che a questa tecnica modellistica si abbinino uno strumento in grado di risolvere il problema e di indirizzare le previsioni verso un certo grado di attendibilità.

In questo lavoro si presenta un algoritmo di simulazione che permette di risolvere, in termini probabilistici, le ambiguità sulle variazioni dei livelli delle variabili in un sistema complesso, in cui i parametri di crescita cambiano per effetto di forze endogene o ambientali. L'algoritmo sfrutta l'assegnazione casuale delle intensità dei legami e calcola le tendenze evolutive delle variabili, utilizzando la metodologia della loop analysis.

Materiali e Metodi

1) Loop analysis

La loop analysis (Levins 1975, Puccia e Levins, 1985) usa, per rappresentare un network di variabili interagenti, un grafo segnato (digraph). I nodi del grafo rappresentano le variabili implicate, mentre ogni arco (link) rappresenta il segno del coefficiente della matrice di comunità. Si individuano due fondamentali tipi di legame: se la connessione tra i e j termina con una freccia, l'effetto di i su j si definisce positivo; se il legame termina con un cerchio, l'effetto è negativo. Il tipo di link è determinato dal segno del coefficiente a_{ij} della matrice di comunità. I termini sulla diagonale della matrice di comunità sono i cosiddetti self-effects, dovuti ad agenti limitanti, flussi migratori, competizione intraspecifica. In figura si mostra la corrispondenza matrice-grafo in un semplice sistema preda-predatore.

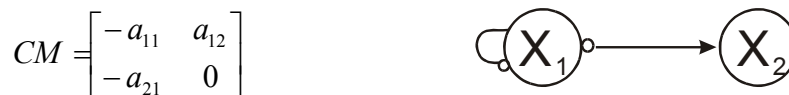


Figura 1. Esempio di Matrice di Comunità e Grafo associato, dove X_1 è la preda e X_2 il predatore.

All'interno del grafo si possono individuare alcune strutture:

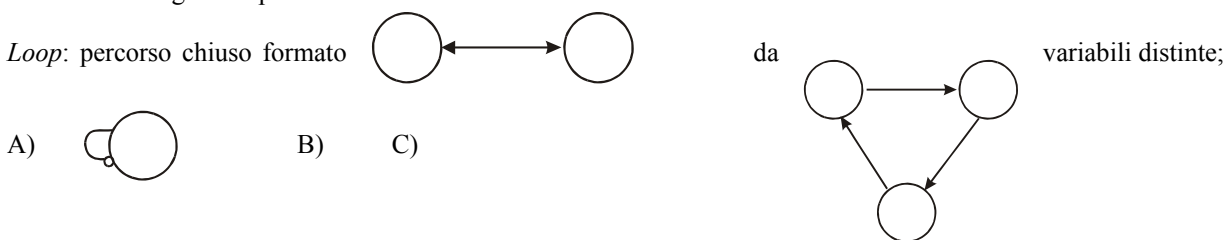


Figura 2. Esempi di loops di lunghezza (livello) 1 (A), 2 (B) e 3 (C).

Path: percorso che collega una variabile ad un'altra passando per variabili distinte;

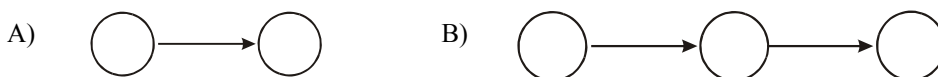


Figura 3. Esempi di Path di lunghezza 1 (A), e 2 (B).

Livello di Feedback: ogni loop produce un feedback che può essere positivo o negativo, secondo il segno del prodotto dei links che lo compongono. Dato che in un grafo si possono individuare di loop di diverso livello (numero di variabili coinvolte), in ogni sistema ci sono diversi livelli di feedback. Ogni livello di feedback è composto da tutti i loops e combinazioni di loops che coinvolgono un dato numero di variabili. Così il primo livello di feedback sarà formato da self-loops, il secondo da loops che coinvolgono due variabili e dalle combinazioni di self loops, ecc.

Complementary Feedback: se si escludono le variabili che compongono un path, quello che rimane si definisce sottosistema complementare. Il complementary feedback è il livello di feedback più alto che si può riscontrare all'interno del sottosistema.

Overall Feedback: feedback di livello massimo del sistema.

A ogni struttura è attribuito un segno. Nel caso di loops e open paths, il segno si ottiene moltiplicando i segni dei singoli legami implicati. Nel caso dei livelli di feedback composti da più loops, vengono moltiplicati i segni dei loops quando il numero di loops presenti è dispari, mentre quando è pari il segno calcolato va invertito (Levins, 1975). La ragione di questa regola è data dall'analisi dallo sviluppo del determinante della matrice di comunità.

Le perturbazioni (Bender et al. 1984), dette input, agiscono sul sistema modificando uno o più parametri nelle equazioni che regolano la crescita delle stesse. L'effetto dovuto alla modificazione del/dei parametro/i si può propagare dalla variabile target attraverso le relazioni funzionali che la legano alle altre variabili del sistema. La loop analysis individua questi percorsi per fornire informazioni sul cambiamento nei valori di equilibrio delle variabili, a seguito dell'input. Il tipo di predizione è qualitativo, ossia è ascrivibile a tre casi: aumento, diminuzione, indifferenza. Per ogni variabile si può calcolare l'effetto dell'input, attraverso la formula:

$$\frac{\delta x_j}{\delta c} = \frac{\sum_{ik} \left[\frac{\delta f_i}{\delta c} \right] \cdot [p_{ji}^k] \cdot [F_{n-k}^{(comp)}]}{F_n}$$

dove c è il parametro modificato dall'input, come il tasso di mortalità o natalità, l'efficacia di predazione e così via;

$\left[\frac{\delta f}{\delta c} \right]$ descrive il comportamento del tasso di crescita della variabile i -esima, cioè se nel valore di equilibrio si prevede una crescita (+), un decremento (-), o l'assenza di cambiamento (0), in seguito alla perturbazione sul parametro c ;

$[p_{ij}^{(k)}]$ è il Pathway, di lunghezza k , che connette la variabile il cui parametro è sottoposto a input x_i , con quella, x_j , di cui si vuole calcolare il nuovo valore di equilibrio;

$[F_{n-k}^{(comp)}]$ è il Complementary Feedback del percorso, il feedback di livello massimo formato da tutte le variabili non implicate nel path.

F_n è l'Overall Feedback, il feedback di livello massimo del sistema.

Le risposte delle biomasse (valori di equilibrio) al cambiamento nei parametri delle equazioni di crescita sono disposte in una matrice, detta tavola di predizione. Le righe rappresentano le variazioni previste nelle variabili-colonna a seguito di un input positivo su parametri che influenzano la crescita delle variabili-riga. Se si desidera valutare l'effetto di un input negativo, si devono invertire i segni. La figura rappresenta la tavola di predizione per il sistema mostrato in precedenza.

	X1	X2
X1	0	+
X2	-	+

Figura 4. Tavola di predizione del sistema Preda/Predatore illustrato in Figura 1.

2) Cenni sulla stabilità

La loop analysis si basa sulla matrice di comunità per riprodurre il comportamento qualitativo del sistema. Per fare questo è però necessario che il sistema venga risolto nell'intorno di un punto stazionario (Prodi, 1992). Qui infatti, se la matrice calcolata ha autovalori reali negativi o complessi coniugati con parte reale negativa, il sistema si presenta stabile (Capelo, 1989).

Per calcolare gli autovalori si dovrebbe risolvere l'equazione caratteristica, ma il calcolo di quest'ultima si fa sempre più complesso al crescere del numero di variabili implicate: un sistema di sei equazioni differenziali dà origine a un'equazione di sesto grado con $6!=720$ termini derivanti dallo sviluppo del determinante.

Dato che per un'analisi qualitativa, come la loop analysis, l'interesse non risiede nel valore degli autovalori, quanto nel loro segno e natura, si può procedere, grazie al teorema di Routh-Hurwitz (Cesari, 1959), a determinare se il sistema è

stabile senza dover risolvere l'equazione, come può essere fatto, per un sistema di due variabili, riconducendo la Jacobiana a una matrice di Jordan.

Mason (1953, 1956) e poi Puccia e Levins (Levins 1974, Puccia e Levins 1985), hanno creato un algoritmo grafico per procedere a questo calcolo. Senza addentrarsi nello sviluppo della formula, per gli scopi di questo lavoro si può definire un sistema stabile quello in cui:

- a) tutti i livelli di feedback sono negativi (in cui cioè tutte le combinazioni dei loop hanno segno negativo);
- b) è soddisfatta un'equazione che nel caso di tre variabili si esprime:

$$F_1 F_2 + F_3 > 0$$

La formula valuta la forza dei feedback rispetto alla loro lunghezza, dato che feedback "lunghi", se di sufficiente forza, hanno effetto destabilizzante (Puccia e Levins, 1985).

Questa formula varia a seconda del numero di variabili implicate, ed è ricavata dalle cosiddette matrici di Hurwitz.

3) Ambiguità

La loop analysis è facilmente e velocemente applicabile a sistemi abbastanza piccoli (fino a 5/6 variabili), quando questi hanno una scarsa connectivity (3/4), ossia ogni variabile è connessa mediamente a poche variabili. Quando però cresce il numero di variabili o la connectivity del grafo, sorgono problemi nelle predizioni. Infatti, in sistemi più complessi, il numero di percorsi che uniscono due variabili cresce enormemente, e, data la natura puramente qualitativa dell'analisi, basta trovare due percorsi di segno concorrente per inficiare le predizioni. In questi casi ci si trova davanti ad un'ambiguità.

Il numero di loops di un grafo completamente connesso, ossia in cui tutti i coefficienti della matrice di comunità sono diversi da 0, è dato dalla formula:

$$L(n, k) = \frac{n!}{(n-k)! k}$$

L è il numero di loops di livello k in un grafo completamente connesso di n variabili.

Il numero di open paths si può approssimare a:

$$TP(n) = [n! \cdot e - 1]$$

dove TP è il totale di open paths presenti in un grafo di n variabili completamente connesso.

Dato il numero così elevato di percorsi e di loops, la probabilità di ottenere risultati univoci calcolando le predizioni scende rapidamente al crescere del numero di variabili.

Le ambiguità possono essere causate da percorsi di segno diverso che hanno lo stesso complementary feedback, o da complementary feedback di segno discorde per uno stesso percorso. Per ovviare a questo problema sono state elaborate diverse strategie, che possono essere classificate in tre grandi classi:

- 1) *Analisi quantitativa*: in questo caso si abbandona la metodologia qualitativa, assegnando valori sperimentali ai legami, in modo da registrare il comportamento del sistema. Il problema risiede nella difficoltà di reperimento e misura dei valori, dato che spesso si utilizza una metodologia qualitativa proprio perché alcuni fattori sono difficili da misurare.
- 2) *Creazione di parametri e di indici*: il numero dei percorsi concorrenti solitamente non è suddiviso equamente tra positivi e negativi. Già da "loops", il primo software in grado di applicare la loop analysis, sviluppato da Charles Puccia e Roger Day, si è cercato di mostrare quando il numero di percorsi di un segno era preponderante. Questo approccio è stato portato avanti anche da Dambacher (2001), attraverso una più sofisticata matrice pesata, normalizzata al numero di percorsi totali. Questo tipo di intervento lascia però irrisolte quelle che vengono definite "ambiguità strutturali", ossia quelle resistenti, che vengono ascritte alla "natura" del sistema in analisi.
- 3) *Simulazione*: è simile al primo tipo di approccio, ma risolve il problema del reperimento dei dati attraverso una assegnazione di valori casuali. La reiterazione permette di tenere conto delle varie distribuzioni possibili di valori.

Questo lavoro si è focalizzato sulla terza strategia: una simulazione quantitativa, da applicare esclusivamente ai percorsi causa di ambiguità.

4) Algoritmo di simulazione

Per compiere la simulazione sono stati sviluppati due software, che compiono il calcolo della loop analysis ed effettuano la simulazione.

I dati (Community Matrix) vengono processati dal primo software, che esegue la loop analysis e immagazzina tutti i percorsi e relativi complementary feedback in un database. Al momento di calcolare le predizioni vengono "marcati" i

percorsi e complementary feedback che partecipano alle ambiguità. Un'altra tabella di database contiene tutti gli aggregati di loops che formano l'overall feedback.

Il secondo software prende in input la tavola di predizione, la matrice di comunità e il database e tratta i dati come rappresentato nel diagramma di flusso:

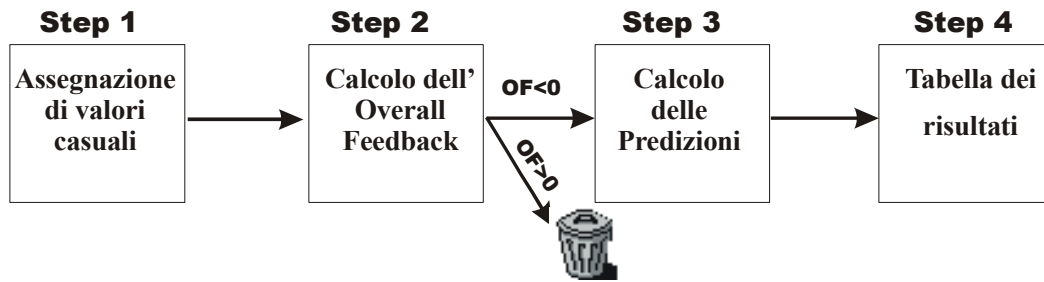


Figura 5. Data-Flow nell'algoritmo di simulazione.

Il primo passo è quello di assegnare valori casuali ai coefficienti della matrice di comunità. Per fare questo il programma attribuisce un valore compreso tra 1 e 100 ad ogni coefficiente diverso da 0.

I valori sono poi normalizzati per riga: la somma dei valori dei legami uscenti da una variabile (nodo del grafo) è uguale a uno: in questo modo il grafo si comporta come una catena di Markov bistocastica, in cui però la somma delle righe, e non delle colonne, è 1 (Baldi, 1998). Si calcola quindi il logaritmo naturale di questi valori: dato che devono essere moltiplicati tra loro per formare loops e percorsi, questa procedura permette di velocizzare l'analisi, sostituendo la somma dei logaritmi alla moltiplicazione dei valori (che sono reali a precisione doppia).

Il secondo passo consiste nell'utilizzare questi valori per calcolare il segno dell'overall feedback. Per fare questo il programma analizza ogni record della tabella di database dove sono contenute tutte le possibili combinazioni di loop che formano l'overall feedback.

IdString	Sign	Circ	Length
[M H N S F P]	+	1	6
[M H N S P F]	+	1	6
[M]+[F]+[P]+[S]+[H N]	-	5	6
[M]+[F]+[P]+[S N]+[H]	-	5	6
[M]+[F]+[P]+[S]+[H]+[N]	-	6	6

Figura 6. Estratto dalla tabella di database in cui vengono immagazzinati i dati sull'overall feedback, da sinistra: IdString, descrizione dell'aggregato di loops (dove [] è un loop, il "+" indica l'aggregazione di più loops); Sign, segno complessivo dell'aggregato; Circ, numero di loops implicati, Length, lunghezza complessiva dell'aggregato.

A ogni record viene assegnato un valore ottenuto moltiplicando tutti i coefficienti implicati (ossia sommandone i logaritmi e calcolando la funzione esponenziale). Il segno di questo valore è quello calcolato in precedenza con la loop analysis. Una volta processati tutti i records si effettua la somma di questi valori: se questa è negativa, il sistema risponde alla condizione di stabilità "Overall Feedback < 0", e il set di valori casuali viene salvato per essere utilizzato nelle predizioni. Se questo non avviene, il set di valori viene scartato.

Una volta reiterata la procedura un numero sufficiente di volte (questo dato è impostato dall'utente secondo le dimensioni del grafo e le esigenze della ricerca), tutte le tabelle di valori che avevano soddisfatto il filtro (O.F.<0) vengono utilizzate per calcolare le predizioni.

Per ogni record del database, che corrisponde ad un percorso del grafo con relativo complementary feedback, si calcola la somma, se ne fa la funzione esponenziale e si aggiunge il segno (anch'esso ricavato dalle informazioni contenute nel database).

idString	Sign	First	Last	Length	Ambiguity
]F-P-M-H-N-[CF [S]	+	2	6	6	Y
]F-M-H-P-N-[CF [S]	+	2	6	6	Y
]F-H-M-S-N-[CF [P]	+	2	6	6	Y
]F-H-P-M-S-N-[CF NONE	-	2	6	6	Y

Figura 7. Estratto dalla tabella di database in cui vengono immagazzinati i dati su paths e relativi complementary feedback, da sinistra: IdString, descrizione dell'aggregato di loops (dove [] è un path, [] è un loop, CF complementary feedback); Sign, segno complessivo dell'aggregato; First, variabile di partenza del Path; Last, variabile di arrivo; Length, numero variabili implicate; Ambiguity, valore che indica se il path è causa di ambiguità.

Per produrre la tavola di predizione vengono selezionati tutti i record con variabile di partenza i e arrivo in j . Viene sommato il valore calcolato per ogni record. Se la sommatoria è maggiore di zero allora, la procedura ha dato un esito positivo per la casella a_{ij} , altrimenti negativo.

L'output prodotto, dopo aver ripetuto la procedura per tutti i set di valori che non sono stati filtrati, è una tavola in cui ogni cella presenta il numero di valori positivi riscontrati vs. quelli negativi per gli effetti di un input sulla variabile riga sulle variabili colonna.

Questi valori sono poi convertiti in percentuale e mostrati all'utente.

	A1	N	H	A2
A1	?	-	-	+
N	+	-	-	+
H	+	-	-	?
A2	+	-	?	?

	A1	N	H	A2
A1	100/0 %	+	+	+
N	-	-	-	-
H	-	-	-	100/0 %
A2	+	+	0/100 %	62/38 %

Figura 8. Tavola di predizione prima (a sinistra) e dopo (destra) la simulazione. Al posto delle ambiguità (?) si trovano valori percentuali di effetti positivi vs. negativi.

Discussione dei Risultati

1) "Old Fields Food-Web"

Per illustrare il comportamento della simulazione su sistemi che si dimostrano resistenti alla loop analysis, è stato preso in esame un caso presente in letteratura. Si tratta della cosiddetta "Old Fields Food-Web", sistema di sei variabili introdotto e studiato approfonditamente da Shmitz (1993, 1994, 1997, 1998). Il sistema è particolarmente interessante anche perché utilizzato da Dambacher per introdurre una diversa metodologia per risolvere le ambiguità (Dambacher, 2001).

2) Descrizione del sistema

Il sistema proposto è formato da cinque popolazioni e un nutriente. La cavalletta (*Melanoplus borealis*) è un predatore generico delle quattro piante perenni (*Fragraria canadensis* – F, *Phleum pratense* – P, *Solidago altissima* – S, *Hieracium aurantiacum* – H) la cui crescita è mediata dall'azoto disponibile (N). L'ipotesi di lavoro è elaborata a partire dagli schemi introdotti da Shoener (Shoener, 1993), e tutte le popolazioni sono auto-limitanti (self-damping), per competizione intraspecifica e per altri fattori limitanti non inclusi nel sistema. Fattori di competizione interspecifica sono presenti tra alcune delle piante (Yodzis 1988, Connell 1990). Il grafo corrispondente alla matrice di comunità è quindi:

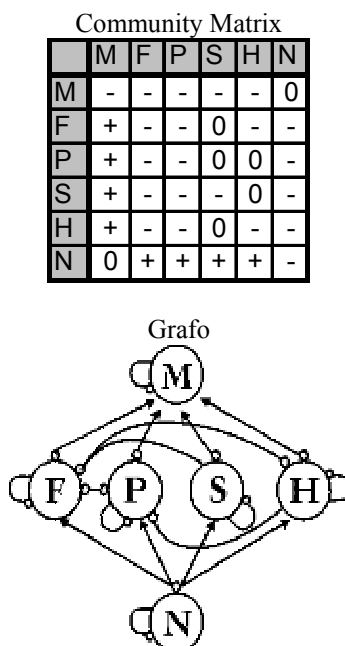


Figura 9. Community Matrix e grafo per il sistema "Old Fields Food-Web" (Shmitz 1997).

3) Analisi del grafo

Il grafo è molto connesso, anche se non completamente, e dà quindi origine a un grande numero di loops (109, che formano 445 aggregazioni), e open paths (634).

La loop analysis in questo caso non riesce a fornire informazioni: la tavola delle predizioni è composta esclusivamente da ambiguità.

	M	F	P	S	H	N
M	?	?	?	?	?	?
F	?	?	?	?	?	?
P	?	?	?	?	?	?
S	?	?	?	?	?	?
H	?	?	?	?	?	?
N	?	?	?	?	?	?

Figura 10. Tavola di predizione per "Old Fields Food-Web" calcolata tramite la loop analysis.

Si deve quindi procedere alla simulazione: vengono attribuiti valori casuali ai coefficienti della Community Matrix (normalizzati e calcolati in logaritmo naturale):

	M	F	P	S	H	N
M	-1,02253	-2,23755	-1,66219	-1,70475	-1,81982	0,00000
F	-1,62657	-1,41585	-1,86214	-1,67722	-3,07658	-1,75834
P	-2,19325	-1,04812	-3,22287	-1,53647	-2,05972	-1,86189
S	-1,09861	0,00000	0,00000	-1,29532	0,00000	-0,93431
H	-2,20996	-0,94627	0,00000	0,00000	-1,21956	-1,57624
N	0,00000	-1,98750	-1,04455	-1,26769	-3,40120	-1,62813

Figura 11. Esempio di assegnazione casuale dei valori ai coefficienti della Community Matrix.

Si calcola poi l'overall feedback: in questa simulazione, su 30.000 distribuzioni casuali, solo 148 hanno soddisfatto la condizione di stabilità riguardante l'overall feedback. Solo con queste 148 si è proseguito nel calcolo delle predizioni. L'output della simulazione è dato da una tabella simile a quella di predizione (risultati positivi vs. negativi in percentuale):

	M	F	P	S	H	N
M	0/100 %	100/0 %	2/98 %	35/65 %	32/68 %	14/86 %
F	0/100 %	77/23 %	0/100 %	98/2 %	100/0 %	100/0 %
P	0/100 %	100/0 %	99/1 %	90/10 %	0/100 %	100/0 %
S	99/1 %	100/0 %	100/0 %	0/100 %	99/1 %	0/100 %
H	0/100 %	0/100 %	100/0 %	100/0 %	90/10 %	100/0 %
N	77/23 %	0/100 %	100/0 %	0/100 %	63/37 %	35/65 %

Figura 12. Output della simulazione sul sistema (30.000 assegnazioni casuali, di cui 148 soddisfano la condizione di stabilità e quindi sono state utilizzate per le predizioni).

Il numero di risultati indecidibili (in cui si riscontrano casi di segno discorde più di 15 volte, il 10%, in grigio) si riduce notevolmente. La nuova tavola di predizione può essere così compilata:

	M	F	P	S	H	N
M	-	+	-	?	?	?
F	-	?	-	+	+	+
P	-	+	+	+	-	+
S	+	+	+	-	+	-
H	-	-	+	+	+	+
N	?	-	+	-	?	?

Figura 13. Nuova tavola di predizione con i segni prevalenti mostrati dalla simulazione.

Conclusioni

La loop analysis non è in grado di dare informazioni sullo sviluppo di sistemi di una certa complessità a causa della natura puramente qualitativa della metodologia. Per aumentarne la capacità predittiva si può ricorrere ad una simulazione quantitativa. Purtroppo, spesso, il reperimento dei dati sulla forza dei legami di interazione o la misura sperimentale è particolarmente difficoltoso, sia per la natura delle variabili, che possono spaziare da popolazioni biologiche a concentrazioni di sostanze chimiche, a fattori socio economici, sia per l'estrema difficoltà nella riproduzione dell'intero sistema in situazioni controllate.

Per aggirare questo ostacolo si è deciso di optare per un'assegnazione casuale dei valori dei legami. La ripetizione del calcolo un numero molto elevato di volte permette di coprire gran parte dello spettro dei valori possibili. Questo tipo di simulazione è in grado di aumentare notevolmente la capacità predittiva della metodologia, fornendo risultati univoci nella maggior parte dei casi di ambiguità, come si può notare nel caso dell'Old Fields Food-Web esaminato in precedenza.

L'introduzione del filtro per overall feedback riduce notevolmente il "rumore" nel flusso di dati, raffinando la potenza predittiva. Con la soppressione del filtro, il numero di ambiguità non risolte aumenta anche del doppio. Infatti se i percorsi che arrivano ad una stessa variabile sono di lunghezza simile, ma di segno opposto, e sono divisi equamente tra positivi e negativi, la simulazione senza filtro non è in grado di fornire risposte univoche. A questo fenomeno si assiste soprattutto per sistemi di 3-4 variabili, in cui ogni ambiguità è causata da pochi percorsi di lunghezza simile (Allesina, 2001). L'introduzione del filtro per la condizione di stabilità permette di eliminare parte delle assegnazioni casuali, riducendo il disturbo di valori che renderebbero il sistema instabile, e quindi fuori dal range di applicazione della metodologia.

Il passo successivo può essere quello di applicare tutte le condizioni di stabilità, per individuare se e quando permangono ambiguità nelle predizioni. Si individuerebbe così l'eventuale esistenza di ambiguità "strutturali", cioè ambiguità che dipendono dalla struttura del sistema e non dalla mancanza di informazione riguardo alla forza dei legami. In caso affermativo, quale è il significato ecologico, e matematico, di questa indeterminazione?

Il software è in grado di analizzare sistemi di grandi dimensioni (30 variabili), ed è attualmente in fase di beta testing. E' completamente grafico ed è distribuito per piattaforme Microsoft Windows® (95/98/ME, NT4.0/2000). Le operazioni di input/output possono essere gestite da fogli di calcolo Microsoft Excel® o compatibili. Le sue caratteristiche lo rendono di facile utilizzo, anche per fini didattici. E' disponibile completamente freeware (per ottenere una copia scrivere a bo@dsa.unipr.it).

Bibliografia

- Abrams P., Menge B.A., Mittlebach G.G., Spiller D., Yodzis P., 1996, *The role of indirect effects in food webs*, in Polis G., Winemiller K., "Food Webs: integration of patterns and dynamics", New York, Chapman and Hall.
- Allesina S., 2001, *Sviluppo di un modello di simulazione abbinato a un algoritmo qualitativo per lo studio dei sistemi ambientali complessi*, Tesi di Laurea, Università di Parma – Dipartimento di Scienze Ambientali.
- Baldi C., 1998, *Calcolo delle probabilità e statistica*, Milano, McGraw-Hill.
- Bender E.A., Case T.J., Gilpin M.E. 1984, *Perturbation experiments in community ecology: theory and practice*, Ecology 65: 1-13.
- Bodini A., Giavelli G., Rossi, O. 1994, *The qualitative analysis of community food webs: implications for wildlife management and conservation*, Journal of Environmental Management 41: 49-65.
- Bodini A., Paris G., 1991, *La modellizzazione qualitativa nello studio delle reti trofiche lacustri. Un contributo per programmi gestionali*, Scienza Diritto & Economia dell'Ambiente 4: 11-23.
- Capelo A. C., 1989, *Modelli matematici in biologia*, Padova, Decibel Editrice.
- Cesari L., 1959, *Asymptotic behaviour and stability problems in ordinary differential equations*, Berlin, Springer-Verlang.
- Connel J.H., 1990, *Apparent versus "real" competition in plants, dance in experimental field environments*, Oecologia 89:524-532.
- Crowder L.B., Reagan D.P., Freckman D.W., 1996, *Food web dynamics and applied problems*, in Polis G., Winemiller K., "Food Webs: integration of patterns and dynamics", New York, Chapman and Hall.
- Dambacher J., 2001, *Qualitative analysis of the community matrix*, PhD thesis, Oregon State University.
- Levins R., 1975, *Evolution in communities near equilibrium*, in "Ecology and Evolution of Communities", a cura di Cody M., Diamond J.M., Cambridge, Harvard University Press.
- Mason S., 1953, *Feedback Theory – some properties of signal flow graphs*, in "Proceedings of the IRE", 41/1953.

- Mason S., 1956, *Feedback Theory – further proprieties of signal flow graphs*, in “Proceedings of the IRE”, 44/1956.
- Prodi G., 1992, *Metodi Matematici e Statistici*, Milano, McGraw-Hill.
- Puccia C. J., Levins R., 1985, *Qualitative Modeling of Complex Systems*, Cambridge, Harvard University Press.
- Shmizt O.J, 1993, *Trophic exploitation in grassland food webs: simple models and field experiment*, Berlin, Oecologia, 93:327-335.
- Shmizt O.J, 1994, *Resource edibility and trophic exploitation in an old field food-web*, Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 31:5364-5367.
- Shmizt O.J, 1997, *Press perturbation experiments and the predictability of ecological interactions in a food web*, Ecology 11:379-398.
- Shmizt O.J, 1998, *Direct and Indirect Effects of Predation and Predation Risk in Old-Field Interactions Web*, The American Naturalist, Vol 151 No 4:327-342.
- Shoener T.W., 1996, *On the relative importance of direct vs. indirect effects in ecological communities*, in Kawanabe H., Cohen J.E., Iwasaki K., “Mutualism and community organization: behavioural, theoretical, and food web approaches”, Oxford (EN), Oxford University Press .
- Yodzis P., 1988, *The indeterminacy of ecological interactions as perceived by perturbation experiments*, Ecology 69:508-515.