

# Fisica ed ecosistemi: il dilemma del rapporto stabilità-biodiversità

104° Congresso Nazionale della Società Italiana di  
Fisica - Rende

Leonardo Pacciani    [leonardo.pacciani@phd.unipd.it](mailto:leonardo.pacciani@phd.unipd.it)  
20 settembre 2018



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA



- Problemi aperti:

- Problemi aperti:
  - Criterio di stabilità di May

- Problemi aperti:
  - Criterio di stabilità di May
  - Principio di esclusione competitiva

- Problemi aperti:
  - Criterio di stabilità di May
  - Principio di esclusione competitiva
- Modello interessante



May<sup>1</sup> fu il primo a proporre un modello matematico formale per lo studio degli ecosistemi.

---

<sup>1</sup>Robert May. "Will a Large Complex System be Stable?" In: *Nature* 238 (1972).



May<sup>1</sup> fu il primo a proporre un modello matematico formale per lo studio degli ecosistemi. In generale:

$$\frac{dn_{\sigma}}{dt} = f_{\sigma}(\vec{n}(t)) \quad \sigma \in \{1, \dots, m\} . \quad (1)$$

---

<sup>1</sup>Robert May. “Will a Large Complex System be Stable?” In: *Nature* 238 (1972).

May<sup>1</sup> fu il primo a proporre un modello matematico formale per lo studio degli ecosistemi. In generale:

$$\frac{dn_{\sigma}}{dt} = f_{\sigma}(\vec{n}(t)) \quad \sigma \in \{1, \dots, m\} . \quad (1)$$

All'equilibrio:

$$\left. \frac{dn_{\sigma}}{dt} \right|_{\vec{n}^*} = f_{\sigma}(\vec{n}^*) = 0 \quad \forall \sigma , \quad (2)$$

$$\vec{n}(t) = \vec{n}^* + \delta \vec{n}(t) \quad \Rightarrow \quad \frac{d}{dt} \delta \vec{n}(t) = \mathcal{M} \delta \vec{n} , \quad (3)$$

“community matrix”

$$\mathcal{M}_{\sigma\tau} = \left. \frac{\partial f_{\sigma}}{\partial n_{\tau}} \right|_{\vec{n}^*} . \quad (4)$$

---

<sup>1</sup>Robert May. “Will a Large Complex System be Stable?” In: *Nature* 238 (1972).

May<sup>1</sup> fu il primo a proporre un modello matematico formale per lo studio degli ecosistemi. In generale:

$$\frac{dn_{\sigma}}{dt} = f_{\sigma}(\vec{n}(t)) \quad \sigma \in \{1, \dots, m\} . \quad (1)$$

All'equilibrio:

$$\left. \frac{dn_{\sigma}}{dt} \right|_{\vec{n}^*} = f_{\sigma}(\vec{n}^*) = 0 \quad \forall \sigma , \quad (2)$$

$$\vec{n}(t) = \vec{n}^* + \delta \vec{n}(t) \quad \Rightarrow \quad \frac{d}{dt} \delta \vec{n}(t) = \mathcal{M} \delta \vec{n} , \quad (3)$$

“community matrix”

$$\mathcal{M}_{\sigma\tau} = \left. \frac{\partial f_{\sigma}}{\partial n_{\tau}} \right|_{\vec{n}^*} . \quad (4)$$

Stabilità:

$$\det(\mathcal{M} - \lambda \mathbb{I}) = 0 \quad \Rightarrow \quad \operatorname{Re} \lambda_{\sigma} < 0 \quad \forall \sigma . \quad (5)$$

---

<sup>1</sup>Robert May. “Will a Large Complex System be Stable?” In: *Nature* 238 (1972).

## Problema

A seconda della forma delle  $f_\sigma$  (cioè a seconda del particolare modello usato) le proprietà di un equilibrio possono cambiare.

## Problema

A seconda della forma delle  $f_\sigma$  (cioè a seconda del particolare modello usato) le proprietà di un equilibrio possono cambiare.

## Soluzione di May

Costruiamo direttamente  $\mathcal{M}$  come un'opportuna random matrix (senza passare per le  $f_\sigma$ ).

⇒ Interazioni fra specie all'equilibrio casuali (random null model)

Come costruiamo  $\mathcal{M}$ ?

Come costruiamo  $\mathcal{M}$ ?

$$\mathcal{M}_{\sigma\sigma} = -d < 0 \quad (6)$$

Come costruiamo  $\mathcal{M}$ ?

$$\mathcal{M}_{\sigma\sigma} = -d < 0 \quad (6)$$

$$\mathcal{M}_{\sigma\tau} = \begin{cases} \text{estratto da } PDF(\mu = 0, \Sigma^2) & \text{con probabilità } C \\ 0 & \text{con probabilità } 1 - C \end{cases} \quad (7)$$

$$\mathcal{M} = \begin{pmatrix} -d & \mathcal{B}\chi & \cdots & \mathcal{B}\chi \\ \mathcal{B}\chi & -d & \cdots & \mathcal{B}\chi \\ \vdots & \cdots & \ddots & \vdots \\ \mathcal{B}\chi & \cdots & \mathcal{B}\chi & -d \end{pmatrix} \quad \mathcal{B} \sim \text{Ber}(C) \quad \chi \sim PDF(\mu = 0, \Sigma^2) \quad (8)$$



Come costruiamo  $\mathcal{M}$ ?

$$\mathcal{M}_{\sigma\sigma} = -d < 0 \quad (6)$$

$$\mathcal{M}_{\sigma\tau} = \begin{cases} \text{estratto da } PDF(\mu = 0, \Sigma^2) & \text{con probabilità } C \\ 0 & \text{con probabilità } 1 - C \end{cases} \quad (7)$$

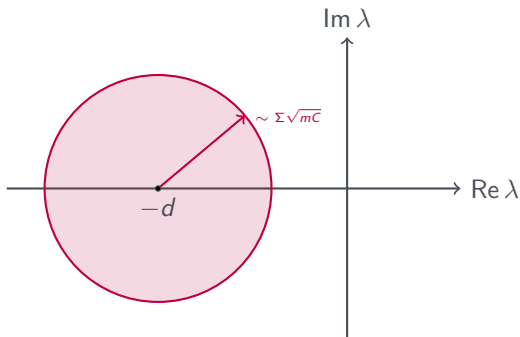
$$\mathcal{M} = \begin{pmatrix} -d & \mathcal{B}\chi & \cdots & \mathcal{B}\chi \\ \mathcal{B}\chi & -d & \cdots & \mathcal{B}\chi \\ \vdots & \cdots & \ddots & \vdots \\ \mathcal{B}\chi & \cdots & \mathcal{B}\chi & -d \end{pmatrix} \quad \mathcal{B} \sim \text{Ber}(C) \quad \chi \sim PDF(\mu = 0, \Sigma^2) \quad (8)$$

## Problema

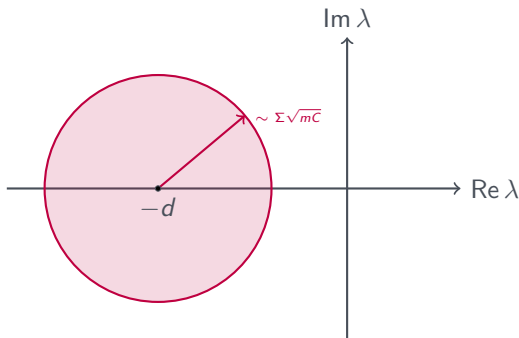
Qual è la distribuzione spettrale di una matrice costruita in questo modo? Quand'è che i suoi autovalori hanno tutti parte reale negativa?

Usando la *random matrix theory* si può mostrare che, nel limite  $m \rightarrow \infty$ :

Usando la *random matrix theory* si può mostrare che, nel limite  $m \rightarrow \infty$ :

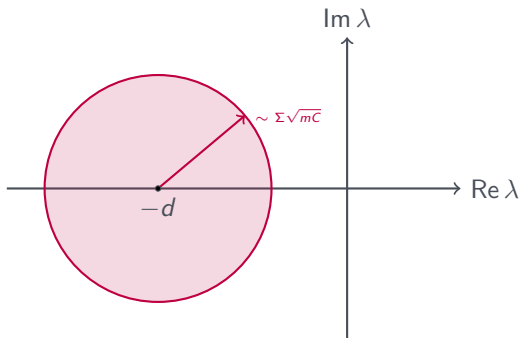


Usando la *random matrix theory* si può mostrare che, nel limite  $m \rightarrow \infty$ :



$$\text{Re } \lambda_{\sigma} < 0 \quad \forall \sigma \quad \Longleftrightarrow \quad \Sigma \sqrt{mC} < d . \quad (9)$$

Usando la *random matrix theory* si può mostrare che, nel limite  $m \rightarrow \infty$ :



$$\operatorname{Re} \lambda_{\sigma} < 0 \quad \forall \sigma \quad \Longleftrightarrow \quad \Sigma \sqrt{mC} < d . \quad (9)$$

Pertanto, fissate  $d$ ,  $\Sigma$  e  $C$  (le proprietà dell'ecosistema), il sistema diventa instabile quando  $m > \bar{m} = d^2 / C \Sigma^2$ !

- Il criterio può essere generalizzato<sup>2</sup> per essere reso più realistico

---

<sup>2</sup>Stefano Allesina and Si Tang. "The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective". In: *Population Ecology* 57.1 (2015).

- Il criterio può essere generalizzato<sup>2</sup> per essere reso più realistico
- La sostanza non cambia: più specie ci sono, più il sistema è instabile

---

<sup>2</sup>Stefano Allesina and Si Tang. “The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective”. In: *Population Ecology* 57.1 (2015).

- Il criterio può essere generalizzato<sup>2</sup> per essere reso più realistico
- La sostanza non cambia: più specie ci sono, più il sistema è instabile

## Problema

Osservazioni sul campo portano a concludere l'esatto contrario: più un ecosistema è biodiverso più è stabile.

---

<sup>2</sup>Stefano Allesina and Si Tang. "The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective". In: *Population Ecology* 57.1 (2015).



- Il criterio può essere generalizzato<sup>2</sup> per essere reso più realistico
- La sostanza non cambia: più specie ci sono, più il sistema è instabile

## Problema

Osservazioni sul campo portano a concludere l'esatto contrario: più un ecosistema è biodiverso più è stabile.

## Osservazione

C'è qualcosa che manca: la biodiversità *da sola* non determina la stabilità di un ecosistema.

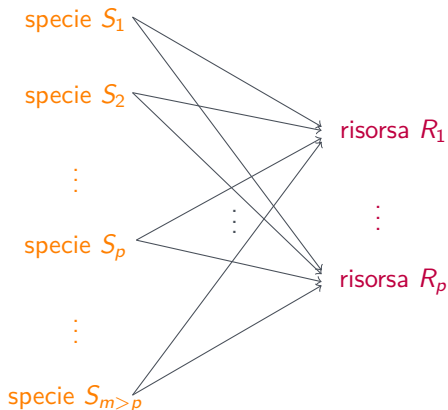
---

<sup>2</sup>Stefano Allesina and Si Tang. "The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective". In: *Population Ecology* 57.1 (2015).

---

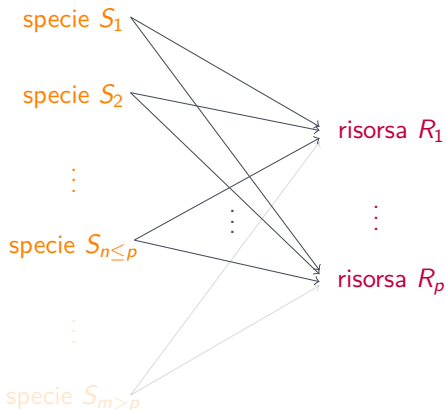
<sup>3</sup>G. Hardin. "The Competitive Exclusion Principle". In: *Science* 131.November (1959), pp. 1292–1297.

# Principio di esclusione competitiva<sup>3</sup>



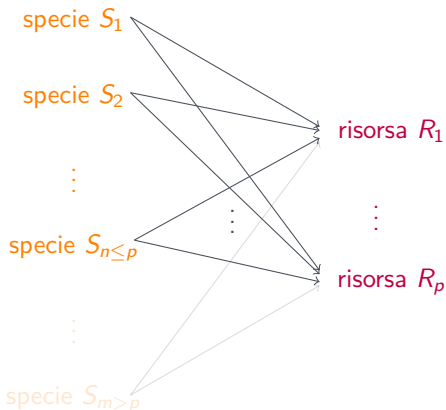
<sup>3</sup>G. Hardin. "The Competitive Exclusion Principle". In: *Science* 131.November (1959), pp. 1292–1297.

# Principio di esclusione competitiva<sup>3</sup>



<sup>3</sup>G. Hardin. "The Competitive Exclusion Principle". In: *Science* 131.November (1959), pp. 1292–1297.

# Principio di esclusione competitiva<sup>3</sup>



**Problema:** ci sono molti casi noti in natura dove questo principio è palesemente violato (*paradosso del plancton*)!

---

<sup>3</sup>G. Hardin. "The Competitive Exclusion Principle". In: *Science* 131.November (1959), pp. 1292–1297.

# Un modello interessante



Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

---

<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Tallefumier, and Ned S. Wingreen. “Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem”. In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

$$\dot{n}_\sigma = n_\sigma \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) - \delta \right) \quad (10a)$$

$$\dot{c}_i = s_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i \quad (10b)$$

---

<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. “Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem”. In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).



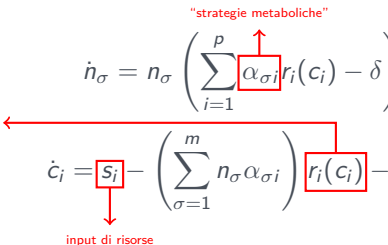
Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

rate di assorbimento  
della risorsa  $i$  come  
funzione della sua densità,  
e.g.  $r_i(c_i) = \frac{c_i}{1+c_i}$

"strategie metaboliche"

$$\dot{n}_\sigma = n_\sigma \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) - \delta \right) \quad (10a)$$

input di risorse

$$\dot{c}_i = S_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i \quad (10b)$$


<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. "Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem". In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

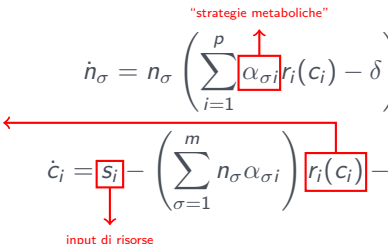
Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

rate di assorbimento  
della risorsa  $i$  come  
funzione della sua densità,  
e.g.  $r_i(c_i) = \frac{c_i}{1+c_i}$

"strategie metaboliche"

$$\dot{n}_\sigma = n_\sigma \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) - \delta \right) \quad (10a)$$

input di risorse

$$\dot{c}_i = S_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i \quad (10b)$$


Assumiamo poi che:

<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. "Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem". In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

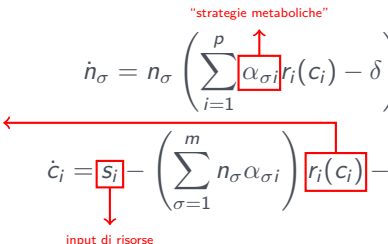
Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

rate di assorbimento  
della risorsa  $i$  come  
funzione della sua densità,  
e.g.  $r_i(c_i) = \frac{c_i}{1+c_i}$

"strategie metaboliche"

$$\dot{n}_\sigma = n_\sigma \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) - \delta \right) \quad (10a)$$

input di risorse

$$\dot{c}_i = S_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i \quad (10b)$$


Assumiamo poi che:

**1**  $\mu_i = 0$

<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. "Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem". In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

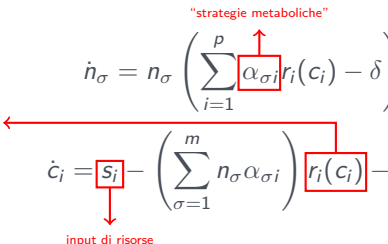
Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

rate di assorbimento  
della risorsa  $i$  come  
funzione della sua densità,  
e.g.  $r_i(c_i) = \frac{c_i}{1+c_i}$

"strategie metaboliche"

$$\dot{n}_\sigma = n_\sigma \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) - \delta \right) \quad (10a)$$

input di risorse

$$\dot{c}_i = S_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i \quad (10b)$$


Assumiamo poi che:

- 1  $\mu_i = 0$
- 2  $\dot{c}_i = 0$ , quindi  $r_i(c_i) \rightarrow r_i(\vec{n})$

<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. "Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem". In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

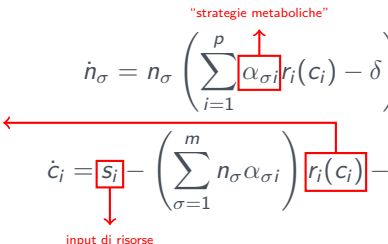
Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

rate di assorbimento  
della risorsa  $i$  come  
funzione della sua densità,  
e.g.  $r_i(c_i) = \frac{c_i}{1+c_i}$

"strategie metaboliche"

$$\dot{n}_\sigma = n_\sigma \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) - \delta \right) \quad (10a)$$

input di risorse

$$\dot{c}_i = S_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i \quad (10b)$$


Assumiamo poi che:

- 1  $\mu_i = 0$
- 2  $\dot{c}_i = 0$ , quindi  $r_i(c_i) \rightarrow r_i(\vec{n})$
- 3  $\sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} = E \quad \forall \sigma$

<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. "Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem". In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

Recentemente è stato proposto un modello<sup>4</sup>, ispirato al paradosso del plancton, che presenta proprietà interessanti.

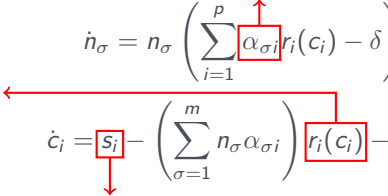
rate di assorbimento  
della risorsa  $i$  come  
funzione della sua densità,  
e.g.  $r_i(c_i) = \frac{c_i}{1+c_i}$

"strategie metaboliche"

$$\dot{n}_\sigma = n_\sigma \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) - \delta \right) \quad (10a)$$

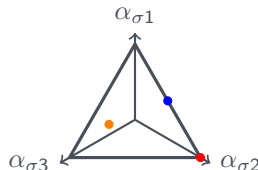
$$\dot{c}_i = S_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i \quad (10b)$$

input di risorse



Assumiamo poi che:

- 1  $\mu_i = 0$
- 2  $\dot{c}_i = 0$ , quindi  $r_i(c_i) \rightarrow r_i(\vec{n})$
- 3  $\sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} = E \quad \forall \sigma$



<sup>4</sup>Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. "Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem". In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

## Risultato principale

Il sistema raggiungerà uno stato stazionario dove un numero *arbitrario* di specie può coesistere se

$$\frac{E}{S}\vec{s} = \sum_{\sigma=1}^m n_{\sigma}^* \vec{\alpha}_{\sigma} \quad \text{con} \quad \sum_{\sigma=1}^m n_{\sigma}^* = 1, \quad S = \sum_{i=1}^p s_i, \quad (11)$$

ha una soluzione positiva  $n_{\sigma}^* > 0$ . Questo significa che la coesistenza è possibile se  $\vec{s}E/S$  appartiene all'*inviluppo convesso* delle strategie metaboliche.

## Risultato principale

Il sistema raggiungerà uno stato stazionario dove un numero *arbitrario* di specie può coesistere se

$$\frac{E}{S}\vec{s} = \sum_{\sigma=1}^m n_{\sigma}^* \vec{\alpha}_{\sigma} \quad \text{con} \quad \sum_{\sigma=1}^m n_{\sigma}^* = 1, \quad S = \sum_{i=1}^p s_i, \quad (11)$$

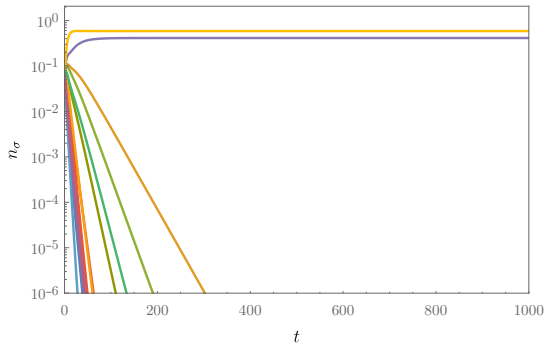
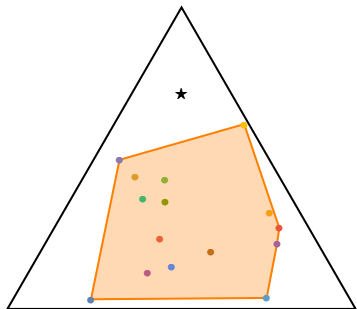
ha una soluzione positiva  $n_{\sigma}^* > 0$ . Questo significa che la coesistenza è possibile se  $\vec{s}E/S$  appartiene all'*inviluppo convesso* delle strategie metaboliche.

## Nota

Il numero di specie che riescono a coesistere è *arbitrario*, quindi possiamo anche avere  $m \gg p$  specie: il principio di esclusione competitiva può essere violato.

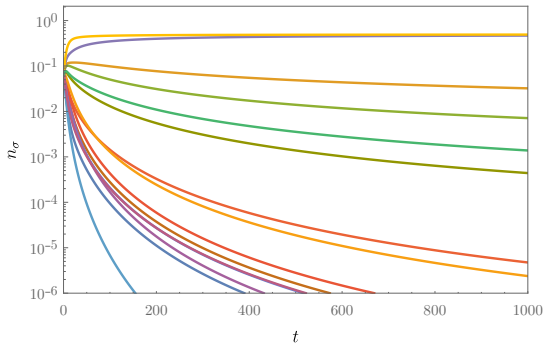
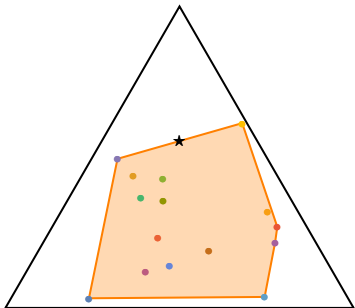


# Un modello interessante



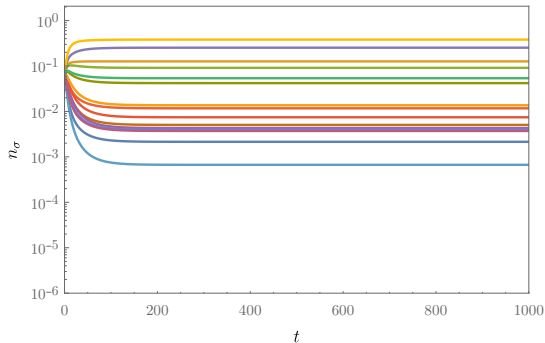
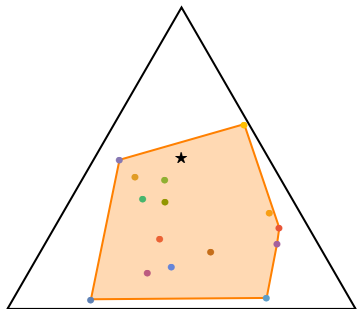
$$m = 15, p = 3, n_{\sigma}(0) = 1/m \quad \forall \sigma$$

# Un modello interessante



$$m = 15, p = 3, n_{\sigma}(0) = 1/m \quad \forall \sigma$$

# Un modello interessante



$$m = 15, p = 3, n_{\sigma}(0) = 1/m \quad \forall \sigma$$

Il criterio di stabilità di May è rispettato quando le specie coesistono?

Il criterio di stabilità di May è rispettato quando le specie coesistono?

$$\frac{1}{d} \max \left\{ \sqrt{m\mathcal{V}}(1 + \rho) - \mathcal{E}, (m - 1)\mathcal{E} \right\} < 1 \quad (12)$$

Il criterio di stabilità di May è rispettato quando le specie coesistono?

$$\frac{1}{d} \max \left\{ \sqrt{m\mathcal{V}}(1 + \rho) - \mathcal{E}, (m - 1)\mathcal{E} \right\} < 1 \quad (12)$$

- 1 Lasciamo evolvere il sistema nelle condizioni di coesistenza fino al raggiungimento della stazionarietà

Il criterio di stabilità di May è rispettato quando le specie coesistono?

$$\frac{1}{d} \max \left\{ \sqrt{m\mathcal{V}}(1 + \rho) - \mathcal{E}, (m - 1)\mathcal{E} \right\} < 1 \quad (12)$$

- 1 Lasciamo evolvere il sistema nelle condizioni di coesistenza fino al raggiungimento della stazionarietà
- 2 Calcoliamo la community matrix:

$$\mathcal{M} = -DASA^T \quad (13)$$

with

$$D = \text{diag}(n_1^*, \dots, n_m^*) \quad A = (\alpha_{\sigma i})_{\substack{\sigma \in \{1, \dots, m\} \\ i \in \{1, \dots, p\}}} \quad S = \text{diag}(1/s_1, \dots, 1/s_p) \quad (14)$$

Il criterio di stabilità di May è rispettato quando le specie coesistono?

$$\frac{1}{d} \max \left\{ \sqrt{m\mathcal{V}}(1 + \rho) - \mathcal{E}, (m - 1)\mathcal{E} \right\} < 1 \quad (12)$$

- 1 Lasciamo evolvere il sistema nelle condizioni di coesistenza fino al raggiungimento della stazionarietà
- 2 Calcoliamo la community matrix:

$$\mathcal{M} = -DASA^T \quad (13)$$

with

$$D = \text{diag}(n_1^*, \dots, n_m^*) \quad A = (\alpha_{\sigma i})_{\substack{\sigma \in \{1, \dots, m\} \\ i \in \{1, \dots, p\}}} \quad S = \text{diag}(1/s_1, \dots, 1/s_p) \quad (14)$$

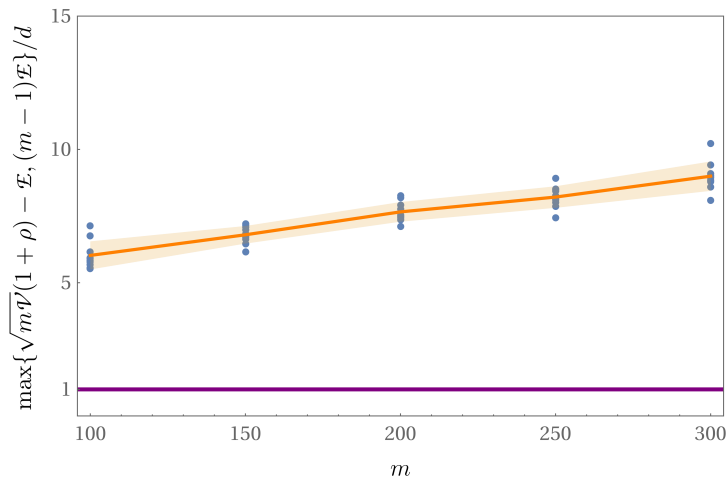
- 3 Calcoliamo  $\max\{\sqrt{m\mathcal{V}}(1 + \rho) - \mathcal{E}, (m - 1)\mathcal{E}\}/d$  per valutare (12)



# Un modello interessante



Stabilità dello stato stazionario

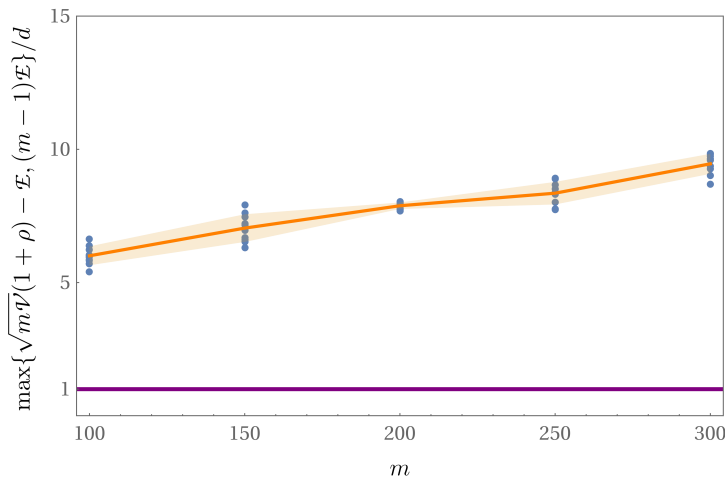


10 iterazioni,  $p = 10$

# Un modello interessante



Stabilità dello stato stazionario



10 iterazioni,  $p = m/10$

# Un modello interessante

Stabilità dello stato stazionario



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

## Ipotesi

Lo stato stazionario è *marginalmente* stabile?

## Ipotesi

Lo stato stazionario è *marginalmente* stabile?

## Risultato

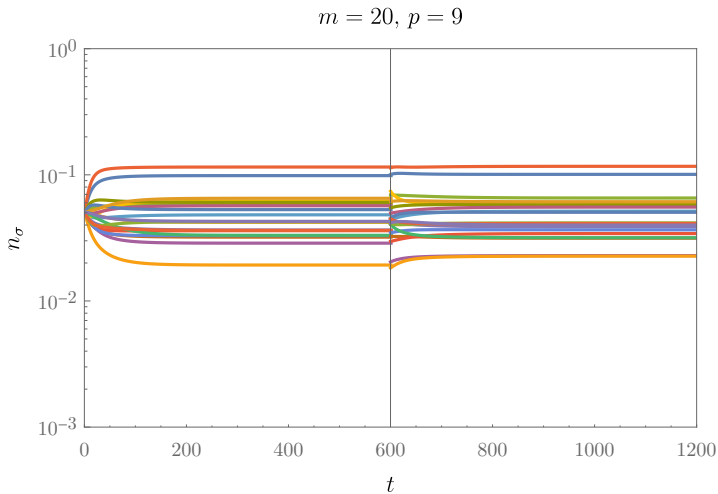
- $\mathcal{M}$  è semidefinita negativa
- $\text{rk } \mathcal{M} = \min\{m, p\} \Rightarrow$  quando  $m > p$  ci sono  $m - p$  autovalori nulli

# Un modello interessante

Stabilità dello stato stazionario



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

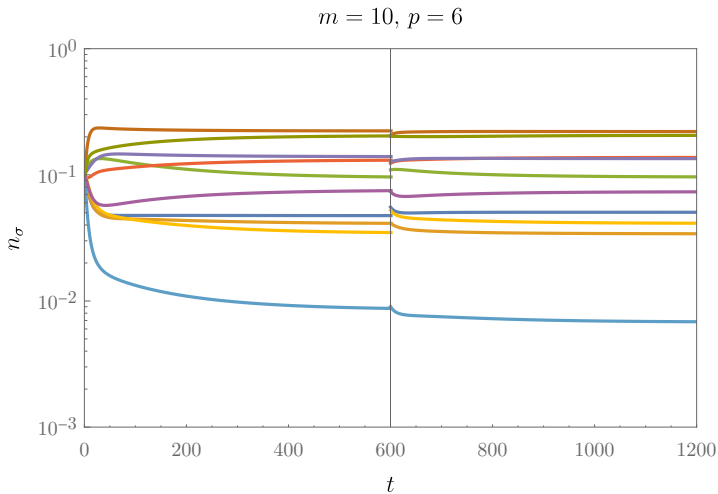


# Un modello interessante

Stabilità dello stato stazionario



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

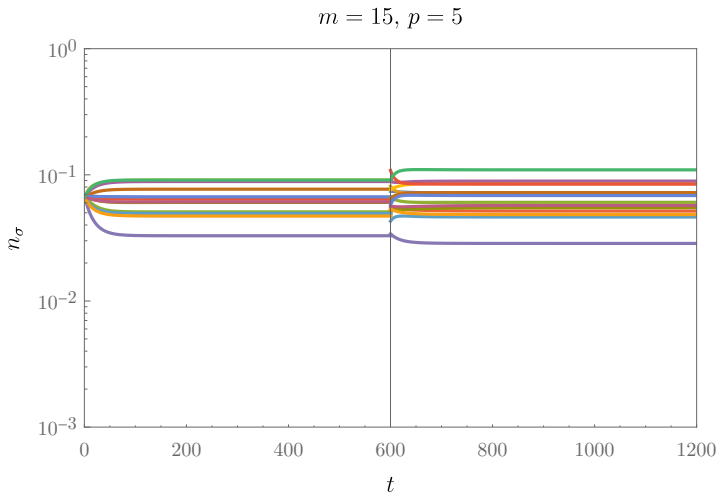


# Un modello interessante

Stabilità dello stato stazionario



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

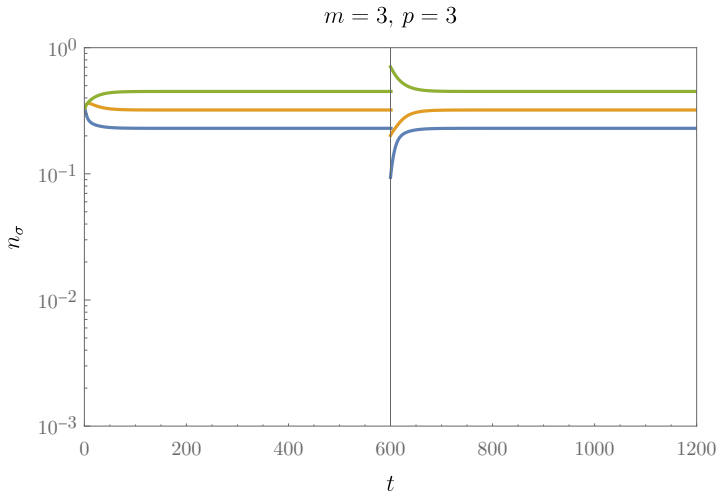


# Un modello interessante

Stabilità dello stato stazionario



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA







Conclusioni:

## Conclusioni:

- Criterio di stabilità di May e principio di esclusione competitiva restano problemi aperti

## Conclusioni:

- Criterio di stabilità di May e principio di esclusione competitiva restano problemi aperti
- Il modello mostrato pone nuova luce su questi problemi, e illustra l'importanza dei trade-off metabolici

## Conclusioni:

- Criterio di stabilità di May e principio di esclusione competitiva restano problemi aperti
- Il modello mostrato pone nuova luce su questi problemi, e illustra l'importanza dei trade-off metabolici

## Prospettive (non tanto) future:

## Conclusioni:

- Criterio di stabilità di May e principio di esclusione competitiva restano problemi aperti
- Il modello mostrato pone nuova luce su questi problemi, e illustra l'importanza dei trade-off metabolici

## Prospettive (non tanto) future:

- Death rate  $\delta_\sigma$  ed energy budget  $E_\sigma$  per ogni specie

## Conclusioni:

- Criterio di stabilità di May e principio di esclusione competitiva restano problemi aperti
- Il modello mostrato pone nuova luce su questi problemi, e illustra l'importanza dei trade-off metabolici

## Prospettive (non tanto) future:

- Death rate  $\delta_\sigma$  ed energy budget  $E_\sigma$  per ogni specie
- Utilizzo di trade-off più generali, come  $\sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} \leq E_\sigma$

## Conclusioni:

- Criterio di stabilità di May e principio di esclusione competitiva restano problemi aperti
- Il modello mostrato pone nuova luce su questi problemi, e illustra l'importanza dei trade-off metabolici

## Prospettive (non tanto) future:

- Death rate  $\delta_\sigma$  ed energy budget  $E_\sigma$  per ogni specie
- Utilizzo di trade-off più generali, come  $\sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} \leq E_\sigma$
- Strategie metaboliche *dinamiche*








## Conclusioni:

- Criterio di stabilità di May e principio di esclusione competitiva restano problemi aperti
- Il modello mostrato pone nuova luce su questi problemi, e illustra l'importanza dei trade-off metabolici

## Prospettive (non tanto) future:

- Death rate  $\delta_\sigma$  ed energy budget  $E_\sigma$  per ogni specie
- Utilizzo di trade-off più generali, come  $\sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} \leq E_\sigma$
- Strategie metaboliche *dinamiche*

L. Pacciani, S. Suweis, and A. Maritan. “Adaptive metabolic strategies explain diauxic shifts and promote species coexistence”. In: *bioRxiv* (2018). DOI: 10.1101/385724

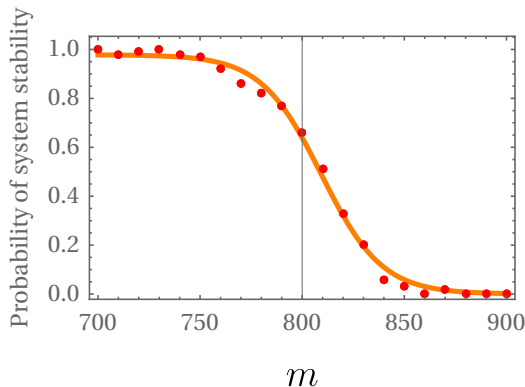
-  Stefano Allesina and Si Tang. “The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective”. In: *Population Ecology* 57.1 (2015).
-  G. Hardin. “The Competitive Exclusion Principle”. In: *Science* 131.November (1959), pp. 1292–1297.
-  Robert May. “Will a Large Complex System be Stable?” In: *Nature* 238 (1972).
-  L. Pacciani, S. Suweis, and A. Maritan. “Adaptive metabolic strategies explain diauxic shifts and promote species coexistence”. In: *bioRxiv* (2018). DOI: 10.1101/385724.
-  Anna Posfai, Thibaud Taillefumier, and Ned S. Wingreen. “Metabolic Trade-Offs Promote Diversity in a Model Ecosystem”. In: *Physical Review Letters* 118.2 (2017).

Backup slides



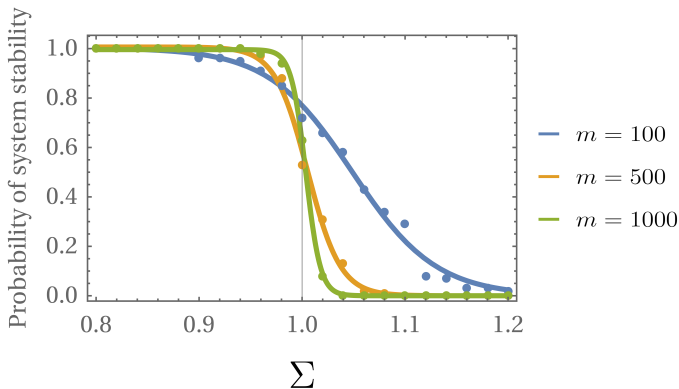
UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

Per  $m$  finito la “transizione” non è “improvvisa”:



$C = 0.5$ ,  $d = 10$ ,  $PDF = \mathcal{N}(0, 0.5)$ . Le probabilità sono calcolate come frequenze relative mediate su 100 iterazioni.

Per  $m$  finito la “transizione” non è “improvvisa”:



$C = 0.3$ ,  $d = \sqrt{mC}$ ,  $PDF = \mathcal{U}[-\Sigma\sqrt{3}, \Sigma\sqrt{3}]$ . Le probabilità sono calcolate come frequenze relative mediate su 100

Come costruiamo  $\mathcal{M}$ ?

$$\mathcal{M}_{\sigma\sigma} = -d < 0 \quad (1)$$

$$\mathcal{M}_{\sigma\tau} = \begin{cases} \text{estratto da } PDF(\mu = 0, \Sigma^2) & \text{con probabilità } C \\ 0 & \text{con probabilità } 1 - C \end{cases} \quad (2)$$

$$\mathcal{M} = \begin{pmatrix} -d & \mathcal{B}\chi & \cdots & \mathcal{B}\chi \\ \mathcal{B}\chi & -d & \cdots & \mathcal{B}\chi \\ \vdots & \cdots & \ddots & \vdots \\ \mathcal{B}\chi & \cdots & \mathcal{B}\chi & -d \end{pmatrix} \quad \mathcal{B} \sim \text{Ber}(C) \quad \chi \sim PDF(\mu = 0, \Sigma^2) \quad (3)$$

## Problema

Qual è la distribuzione spettrale di una matrice costruita in questo modo? Quand'è che i suoi autovalori hanno tutti parte reale negativa?

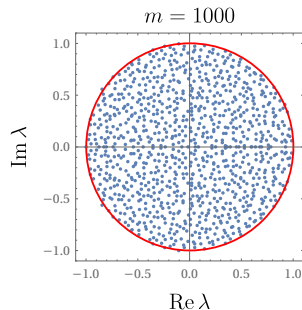
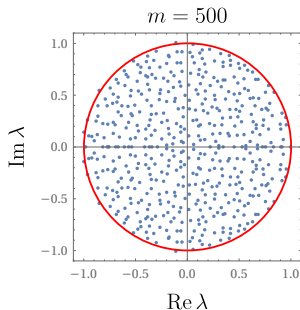
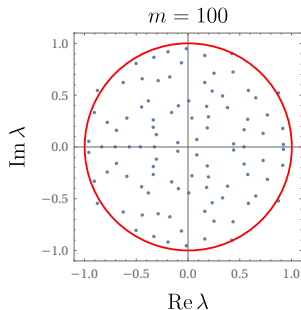
Dobbiamo usare una versione leggermente modificata della

## Circular law

Sia  $\mathcal{M}$  una matrice  $m \times m$  le cui entrate (tutte, diagonale compresa) siano variabili aleatorie indipendenti e identicamente distribuite secondo una distribuzione con media nulla e varianza unitaria. Allora la *distribuzione spettrale empirica*

$$\mu_m(x, y) = \# \{ \sigma \leq m : \operatorname{Re}(\lambda_\sigma) \leq x, \operatorname{Im}(\lambda_\sigma) \leq y \} \quad (4)$$

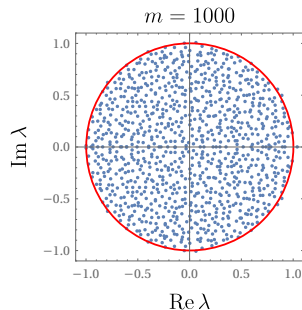
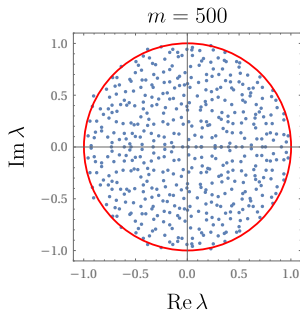
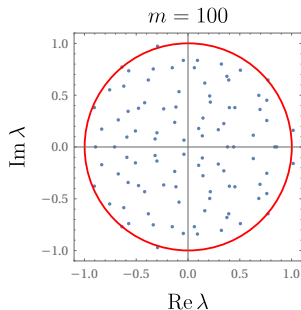
della matrice  $\mathcal{M}/\sqrt{m}$  converge nel limite  $m \rightarrow \infty$  a una distribuzione uniforme sul disco unitario centrato nell'origine del piano complesso.



Distribuzione normale  $\mathcal{N}(0, 1)$ .



# Criterio di stabilità di May



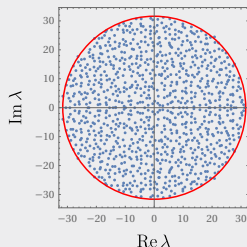
Distribuzione uniforme  $\mathcal{U}[-\sqrt{3}, \sqrt{3}]$ .

Cosa succede introducendo  $\Sigma^2$ ,  $C$  e  $d$ ?

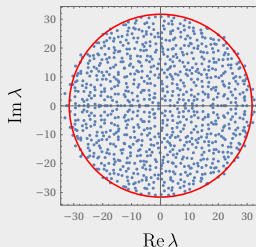
- 1 Il raggio spettrale  $\rho(\mathcal{M}) \sim \sqrt{m}$  per  $m \rightarrow \infty$
- 2 Una matrice con  $\Sigma^2 \neq 1$  si può ottenere da una con  $\Sigma = 1$  moltiplicando le entrate per  $\Sigma$ :  $\rho(\mathcal{M}) \overset{m \rightarrow \infty}{\sim} \Sigma \sqrt{m}$
- 3 Includendo  $C$  la varianza si riduce a  $C\Sigma^2$ :  $\rho(\mathcal{M}) \overset{m \rightarrow \infty}{\sim} \Sigma \sqrt{mC}$
- 4 Porre  $-d$  nella diagonale trasla tutto il disco a sinistra di  $d$ :

$$\begin{aligned} \mathcal{A} \in \mathbb{M}_n, \mathcal{B} = \mathcal{A} - d\mathbb{I} &\Rightarrow \begin{cases} \det(\lambda^{\mathcal{A}}\mathbb{I} - \mathcal{A}) = 0 & \lambda_i^{\mathcal{A}} \\ \det(\lambda^{\mathcal{B}}\mathbb{I} - \mathcal{B}) = 0 & \lambda_i^{\mathcal{B}} \end{cases} \Rightarrow \\ \Rightarrow \det[(\lambda^{\mathcal{B}} + d)\mathbb{I} - \mathcal{A}] = 0 &\Rightarrow \lambda_i^{\mathcal{B}} = \lambda_i^{\mathcal{A}} - d. \end{aligned}$$

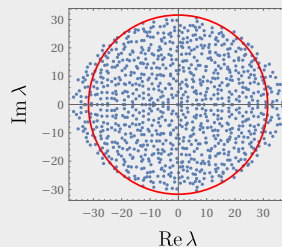
## Osservazione



(a)  $\mathcal{N}(0, 1)$



(b)  $\mathcal{N}(0, 5)$



(c)  $\mathcal{N}(0, 10)$

In figura:  $m = 1000$ ,  $C = 1$ ,  $d = 0$ . Gli elementi fuori dalla diagonale sono estratti da  $\mathcal{U}[-\sqrt{3}, \sqrt{3}]$ , mentre quelli della diagonale dalle distribuzioni scritte nelle didascalie.

Pertanto se estraiamo gli elementi della diagonale da una distribuzione di media nulla e varianza  $\Sigma_d^2 \neq \Sigma^2$ , la circular law continua a valere fintanto che  $\Sigma_d \lesssim \Sigma$  (nel nostro caso  $\Sigma_d = 0$ ).

# Criterio di stabilità di May

Generalizzazione



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

## Problema

Cosa accade se estraiamo gli elementi fuori dalla diagonale (con probabilità  $C$ ) da una distribuzione con media  $\mu$  e varianza  $\Sigma^2$ ?

- 1 La media degli elementi fuori dalla diagonale non è più nulla, ma uguale a  $\mathcal{E} = C\mu$ .
- 2 Le somme degli elementi sulle stesse righe hanno la stessa media:

$$\begin{aligned}\mathbb{E}\left[\sum_{\tau=1}^m \mathcal{M}_{\sigma\tau}\right] &= \mathbb{E}\left[\mathcal{M}_{\sigma\sigma} + \sum_{\tau \neq \sigma} \mathcal{M}_{\sigma\tau}\right] = \\ &= -d + \sum_{\tau \neq \sigma} \mathbb{E}[\mathcal{M}_{\sigma\tau}] = -d + (m-1)\mathcal{E}.\end{aligned}$$

Per  $m \rightarrow \infty$  è probabile che un autovalore abbia valore simile, e a seconda di quanto grande sia  $\mu$  può cadere molto lontano dal disco (che invece continua a comportarsi “normalmente”).

- 3 Il centro del disco trasla ulteriormente di  $\mathcal{E}$  a sinistra. Detta infatti  $\mathfrak{D}$  il nuovo centro del disco sull'asse reale, richiedendo che la media di tutti gli autovalori sia ancora  $-d$  si ha

$$\frac{(m-1)\mathfrak{D} - d + (m-1)\mathcal{E}}{m} = -d \quad \Rightarrow \quad \mathfrak{D} = -d - \mathcal{E} . \quad (5)$$

- 4 La varianza degli elementi fuori dalla diagonale è ora

$$\mathcal{V} = \text{Var}[\mathcal{M}_{\sigma\tau}] = C(\Sigma^2 + (1-C)\mu) . \quad (6)$$

Se  $\mu$  è sufficientemente grande, l'autovalore  $-d + (m-1)\mathcal{E}$  può giacere fuori dal disco quindi in questo caso la più grande parte reale possibile per un autovalore è  $-d + (m-1)\mathcal{E}$ ; se  $\mu$  è sufficientemente piccolo invece è  $-(d + \mathcal{E}) + \sqrt{m\mathcal{V}}$ . Il criterio di stabilità si può quindi scrivere come

$$\max \left\{ \sqrt{m\mathcal{V}} - \mathcal{E}, (m-1)\mathcal{E} \right\} < d . \quad (7)$$

### Altro problema

In generale *non* è vero che  $\mathcal{M}_{\sigma\tau}$  e  $\mathcal{M}_{\tau\sigma}$  sono scorrelati: se  $\sigma$  è una preda e  $\tau$  un predatore,  $\mathcal{M}_{\sigma\tau} < 0$  e  $\mathcal{M}_{\tau\sigma} > 0$ .

Cosa accade quindi se gli elementi fuori dalla diagonale hanno una correlazione  $\rho \neq 0$ ?

Dobbiamo usare una versione generalizzata della

### Elliptic law

Sia  $\mathcal{M}$  una matrice  $m \times m$  le cui entrate fuori dalla diagonale sono estratte in coppie indipendenti ed indenticamente distribuite secondo una distribuzione bivariata con media marginale nulla, varianza marginale unitaria e correlazione  $\rho$ . Allora nel limite  $m \rightarrow \infty$  la distribuzione spettrale di  $\mathcal{M}/\sqrt{m}$  tende ad una distribuzione uniforme su un'ellisse centrato nell'origine del piano complesso, di semiasse reale  $1 + \rho$  e semiasse immaginario  $1 - \rho$ .

Nel nostro caso, costruendo  $\mathcal{M}$  ponendo:

- gli elementi diagonali pari a  $-d$  con  $d > 0$ ,
- le coppie  $(\mathcal{M}_{\sigma\tau}, \mathcal{M}_{\tau\sigma})$  con  $\sigma \neq \tau$  uguali a  $(0, 0)$  con probabilità  $1 - C$  ed estraendole con probabilità  $C$  da una distribuzione bivariata di media e matrice di covarianza

$$\vec{\mu} = \begin{pmatrix} \mu \\ \mu \end{pmatrix} \quad \hat{\Sigma}^2 = \begin{pmatrix} \Sigma^2 & \rho\Sigma^2 \\ \rho\Sigma^2 & \Sigma^2 \end{pmatrix}, \quad (8)$$

si ritrovano gli stessi risultati di prima, con la differenza che stavolta la più grande parte reale dell'ellisse è  $\approx -(d + \mathcal{E}) + \sqrt{m\mathcal{V}}(1 + \rho)$ . Pertanto il criterio di stabilità di May può essere riscritto come:

$$\max \left\{ \sqrt{m\mathcal{V}}(1 + \rho) - \mathcal{E}, (m - 1)\mathcal{E} \right\} < d. \quad (9)$$



# Modello di Posfai et al.

Riscaldamento delle equazioni



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

Le equazioni dalle quali partiamo sono:

$$\sum_{i=1}^p w_i \alpha_{\sigma i} = E \quad (10)$$

$$\dot{c}_i = s_i - \left( \sum_{\sigma=1}^m n_{\sigma}(t) \alpha_{\sigma i} \right) r_i(c_i) - \mu_i c_i(t) \quad (11)$$

$$\frac{dn_{\sigma}}{dt} = [g_{\sigma}(c_1, \dots, c_p) - \delta] n_{\sigma} \quad g_{\sigma}(c_1, \dots, c_p) = \sum_{i=1}^p v_i \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) \quad (12)$$

$$r_i(c_i) = \frac{c_i}{K_i + c_i} \quad (13)$$

Supponendo  $\mu_i = 0$ , da  $\dot{c}_i = 0$  si ha

$$r_i = \frac{s_i}{\sum_{\sigma} n_{\sigma} \alpha_{\sigma i}} . \quad (14)$$

Introducendo le strategie e il vettore riscaldati

$$\tilde{\alpha}_{\sigma i} := \alpha_{\sigma i} \frac{w_i}{E} \quad \tilde{s}_i := v_i s_i \quad (15)$$

(di modo che  $\sum_i \tilde{\alpha}_{\sigma i} = 1$ ) si ha:

$$\begin{aligned} g_{\sigma}(n_1, \dots, n_m) &= \sum_{i=1}^p v_i \alpha_{\sigma i} \frac{s_i}{\sum_{\tau=1}^m n_{\tau} \alpha_{\tau i}} = \\ &= \sum_{i=1}^p \tilde{\alpha}_{\sigma i} \frac{\tilde{s}_i}{\sum_{\tau=1}^m n_{\tau} \tilde{\alpha}_{\tau i}} = \tilde{g}_{\sigma}(n_1, \dots, n_m) . \end{aligned}$$

Usando  $\tilde{g}_\sigma$  e riscaldando

$$\tilde{n}_\sigma := n_\sigma \frac{\delta}{\sum_i \tilde{s}_i} \quad \tilde{t} := t\delta \quad (16)$$

l'equazione per le popolazioni si può riscrivere come:

$$\frac{d\tilde{n}_\sigma}{d\tilde{t}} = \left( \sum_{i=1}^p \tilde{\alpha}_{\sigma i} \frac{\tilde{s}_i}{\sum_{\tau=1}^m \tilde{n}_\tau \alpha_{\tilde{\tau} i}} \cdot \frac{1}{\sum_{j=1}^p \tilde{s}_j} - 1 \right) \tilde{n}_\sigma . \quad (17)$$

Ridefinendo ora  $\tilde{s}_i$  come  $\tilde{s}_i^{\text{new}} = \tilde{s}_i / \sum_j \tilde{s}_j$ , e rinominando  $\tilde{s}_i^{\text{new}}$  con  $\tilde{s}_i$  (di modo che  $\sum_i \tilde{s}_i = 1$ ) e togliendo le tilde, possiamo riscrivere l'equazione per le popolazioni come:

È equivalente a  
porre  $E = S = \delta =$   
 $v_i = w_i = 1.$

$$\dot{n}_\sigma = \left( \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} \frac{s_i}{\sum_{\tau=1}^m n_\tau \alpha_{\tau i}} - 1 \right) n_\sigma . \quad (18)$$

# Modello di Posfai et al.

Coesistenza fra specie



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

L'equazione per le popolazioni è

$$\frac{dn_{\sigma}}{dt} = [g_{\sigma}(c_1, \dots, c_p) - \delta] n_{\sigma} \quad g_{\sigma}(c_1, \dots, c_p) = \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i(c_i) , \quad (19)$$

ove scegliamo  $v_i = w_i = 1 \ \forall i$  (nota: sommando su  $\sigma$  ambo i membri dell'equazione per  $n_{\sigma}$ , alla stazionarietà si ha  $n_{\text{tot}}^* = S/\delta$ ).

Ponendo  $\dot{n}_{\sigma} = 0$  si ha

$$g_{\sigma}(c_1, \dots, c_p) = 0 \ \forall \sigma \quad \Rightarrow \quad \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i = \delta \ \forall \sigma . \quad (20)$$

Introducendo

$$A = \begin{pmatrix} \alpha_{11} & \cdots & \alpha_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \alpha_{m1} & \cdots & \alpha_{mp} \end{pmatrix} \quad \vec{r} = \begin{pmatrix} r_1 \\ \vdots \\ r_p \end{pmatrix} \quad \vec{\delta} = \begin{pmatrix} \delta \\ \vdots \\ \delta \end{pmatrix} \quad (21)$$

il precedente sistema di equazioni si può scrivere come

$$A\vec{r} = \vec{\delta} \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} \alpha_{11}r_1 + \cdots + \alpha_{1p}r_p = \delta \\ \vdots \\ \alpha_{m1}r_1 + \cdots + \alpha_{mp}r_p = \delta \end{cases} . \quad (22)$$

## Nota

*Senza nessun'altra ipotesi*, questo sistema di equazioni si può risolvere solo se  $m \leq p$  e quindi vale il principio di esclusione competitiva!

Se introduciamo l'ipotesi di trade-off metabolico  $\sum_i \alpha_{\sigma i} = E$  il sistema ammette **sempre** (anche per  $m > p$ !) la soluzione non banale  $\vec{r}_i^* = \delta/E \forall i$ . Da  $r_i = s_i / \sum_{\tau} n_{\tau} \alpha_{\tau i}$  si ha che questo è possibile se il sistema

$$A^T \vec{n} = \frac{E}{\delta} \vec{s} \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} n_1 \alpha_{11} + \cdots + n_m \alpha_{m1} = E s_1 / \delta \\ \vdots \\ n_1 \alpha_{1p} + \cdots + n_m \alpha_{mp} = E s_p / \delta \end{cases} \quad (23)$$

ammette soluzione (positiva).



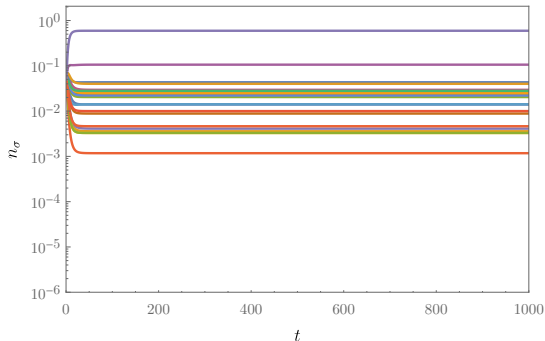
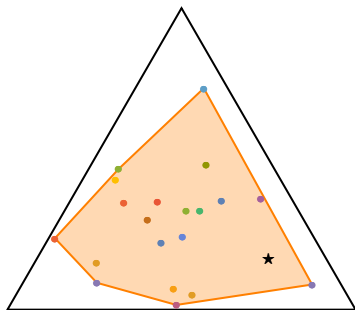
Riscaldando le  $n_\sigma$  con  $n_{\text{tot}}^* = S/\delta$ , si ha quindi che la coesistenza fra  $m > p$  specie è permessa se

$$\left\{ n_1^* > 0, \dots, n_m^* > 0, \quad \sum_{\sigma=1}^m n_\sigma^* = 1 : \quad n_1^* \vec{\alpha}_1 + \dots + n_m^* \vec{\alpha}_m = \frac{E}{S} \vec{s} \right\} \neq \emptyset. \quad (24)$$

Geometricamente questo significa che  $\vec{s}_\alpha := (E/S)\vec{s}$  deve giacere all'interno dell'involuppo convesso delle strategie metaboliche.

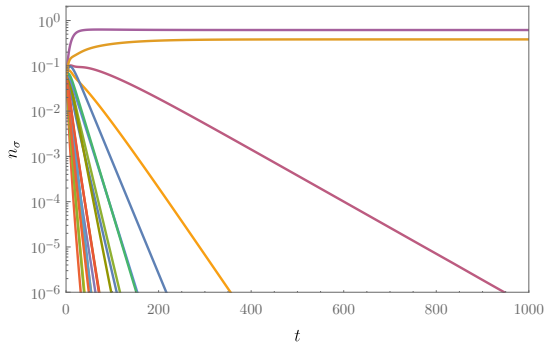
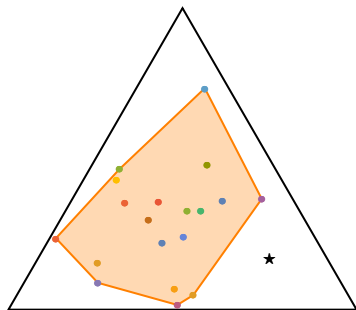
È prevista l'esistenza delle “keystone species” (confermata sperimentalmente).

È prevista l'esistenza delle “keystone species” (confermata sperimentalmente).



$$m = 20, p = 3, n_{\sigma}(0) = 1/m \quad \forall \sigma$$

È prevista l'esistenza delle “keystone species” (confermata sperimentalmente).



$$m = 19, p = 3, n_{\sigma}(0) = 1/m \quad \forall \sigma$$

# Modello di Posfai et al.

Proprietà dello stato stazionario



UNIVERSITÀ  
DEGLI STUDI  
DI PADOVA

Partiamo dalle equazioni riscalate:

$$\frac{dn_{\sigma}}{dt} = (g_{\sigma}(\vec{n}) - 1)n_{\sigma} , \quad g_{\sigma}(\vec{n}) = \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} r_i . \quad (25)$$

Scrivendo  $\vec{n} = \vec{n}^* + \Delta\vec{n}$  con  $\vec{n}^*$  equilibrio, ed espandendo in serie di Taylor attorno a  $\vec{n}^*$  fino al primo ordine si ottiene:

$$\frac{d}{dt} \Delta n_{\sigma} = \left( \sum_{\tau=1}^m \frac{\partial g_{\sigma}}{\partial n_{\tau}}(t) \Delta n_{\tau} \right) n_{\sigma}^* . \quad (26)$$

La derivata di  $g_\sigma$  è:

$$\frac{\partial g_\sigma}{\partial n_\tau}(\vec{n}^*) = - \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} \alpha_{\tau i} \frac{s_i}{\left( \sum_{\rho=1}^m n_\rho^* \alpha_{\rho i} \right)^2} = - \sum_{i=1}^p \alpha_{\sigma i} \alpha_{\tau i} \frac{r_i^{*2}}{s_i}, \quad (27)$$

e dato che nella notazione che stiamo usando  $r_i^* = 1$  allora

$$\frac{\partial g_\sigma}{\partial n_\tau}(\vec{n}^*) = - \sum_{i=1}^p \frac{\alpha_{\sigma i} \alpha_{\tau i}}{s_i}. \quad (28)$$

Possiamo quindi scrivere

$$\frac{d}{dt}\Delta\vec{n} = \mathcal{M}\Delta\vec{n}, \quad (29)$$

ove:

$$\mathcal{M} = -DM \quad D = \begin{pmatrix} n_1^* & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & n_2^* & \cdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & n_m^* \end{pmatrix}, \quad M_{\sigma\tau} = -\sum_{i=1}^p \frac{\alpha_{\sigma i} \alpha_{\tau i}}{s_i}. \quad (30)$$



Per mostrare che  $\vec{n}^*$  è un equilibrio dobbiamo mostrare che  $\mathcal{M}$  è (almeno) definita (semi)negativa, ossia  $DM$  è definita (semi)positiva. Per farlo notiamo che essendo sia  $D$  che  $M$  invertibili possiamo effettuare la trasformazione di similitudine

$$DM \mapsto D^{-1/2}(DM)D^{1/2} = D^{1/2}MD^{1/2}, \quad (31)$$

che ovviamente lascia inalterati gli autovalori di  $\mathcal{M}$ .  
A questo punto dato un qualsiasi vettore  $\vec{v}$  si ha:

$$\begin{aligned} \vec{v} \cdot D^{1/2}MD^{1/2}\vec{v} &= \sum_{j,k=1}^p \sum_{\sigma,\tau=1}^m v_j D_{j\sigma}^{1/2} M_{\sigma\tau} D_{\tau k}^{1/2} v_k = \sum_{i=1}^p \sum_{\sigma,\tau=1}^m v_\sigma \sqrt{n_\sigma^*} \frac{\alpha_{\sigma i} \alpha_{\tau i}}{s_i} v_\tau \sqrt{n_\tau^*} = \\ &= \sum_{i=1}^p \frac{1}{s_i} \left( \sum_{\sigma=1}^m v_\sigma \sqrt{n_\sigma^*} \alpha_{\sigma i} \right) \left( \sum_{\tau=1}^m v_\tau \sqrt{n_\tau^*} \alpha_{\tau i} \right) = \sum_{i=1}^p \left( \sum_{\sigma=1}^m \frac{v_\sigma \sqrt{n_\sigma^*} \alpha_{\sigma i}}{\sqrt{s_i}} \right)^2 \geq 0. \end{aligned}$$

In realtà si può dire qualcosa di più.

Notiamo innanzitutto che introducendo

$$S := \begin{pmatrix} 1/s_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 1/s_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & 1/s_p \end{pmatrix} \quad (32)$$

la matrice  $\mathcal{M}$  si può riscrivere come  $\mathcal{M} = -DASA^T$ .

A questo punto possiamo dimostrare che  $\text{rk } \mathcal{M} = \min\{m, p\}$ ; per farlo usiamo i seguenti risultati noti sul prodotto di matrici:

$$\text{rk}(\mathcal{AB}) \leq \min\{\text{rk } \mathcal{A}, \text{rk } \mathcal{B}\}, \quad (33)$$

$$\text{rk}(\mathcal{AB}) \geq \text{rk } \mathcal{A} + \text{rk } \mathcal{B} - n, \quad (34)$$

ove  $\mathcal{A} \in \mathbb{M}_{m,n}$  e  $\mathcal{B} \in \mathbb{M}_{n,k}$ , con  $m$ ,  $n$  e  $k$  interi qualunque.

Supponiamo ad esempio  $m > p$ ; tenendo conto che

$$D \in M_m \quad A \in M_{m,p} \quad S \in M_p \quad (35)$$

allora:

$$\begin{cases} \text{rk}(DA) \leq \min \{ \text{rk } D, \text{rk } A \} = \min \{ m, p \} = p \\ \text{rk}(DA) \geq \text{rk } D + \text{rk } A - m = m + p - m = p \end{cases} \Rightarrow \text{rk}(DA) = p, \quad (36)$$

$$\begin{cases} \text{rk}(SA^T) \leq \min \{ \text{rk } S, \text{rk } A \} = \min \{ p, p \} = p \\ \text{rk}(SA^T) \geq \text{rk } S + \text{rk } A - p = p + p - p = p \end{cases} \Rightarrow \text{rk}(SA^T) = p, \quad (37)$$

e quindi:

$$\begin{cases} \text{rk } \mathcal{M} \leq \min \{ \text{rk}(DA), \text{rk}(SA^T) \} = \min \{ p, p \} = p \\ \text{rk } \mathcal{M} \geq \text{rk}(DA) + \text{rk}(SA^T) - p = p + p - p = p \end{cases} \Rightarrow \text{rk } \mathcal{M} = p. \quad (38)$$

Nello stesso modo si trova che se  $m < p$  allora  $\text{rk } \mathcal{M} = m$ .

Dato che se  $m > p$  si ha  $\text{rk } \mathcal{M} = p$ , in questo caso ci saranno  $m - p$  autovalori nulli. È un problema per la stabilità del sistema?

La coesistenza è possibile se

$$\vec{s}_\alpha = n_1 \vec{\alpha}_1 + \cdots + n_m \vec{\alpha}_m \quad (39)$$

ammette una soluzione positiva con  $\sum_i n_i^* = 1$ . Tuttavia, questo è un sistema di  $p$  equazioni in  $m$  incognite, e per  $m > p$  è indeterminato: ci sono *infinite* soluzioni (ogni possibile configurazione dei coefficienti  $n_\sigma$  a somma 1 è un possibile equilibrio del sistema). Se quindi il sistema è in un equilibrio e viene perturbato, tenderà ad uno di questi infiniti possibili equilibri dove la coesistenza è permessa.

Se  $m = p$  la matrice  $\mathcal{M}$  ha rango massimo e quindi nessun autovalore è nullo: l'equilibrio è asintoticamente stabile.