

STIMA DEI TASSI DI SVILUPPO SULLA BASE DI DATI METEOROLOGICI DI CAMPO

Gilioli G.¹, Sorbara M.¹, Pasquali S.², Vacante V.³

¹ Dipartimento GESAF, Università degli Studi Mediterranea di Reggio Calabria, Piazza S. Francesco da Sales, 4 - 89061 Gallina di Reggio Calabria, gigliol@tin.it

² CNR-IMATI Milano, Via Bassini, 15 - 20133 Milano

³ Dipartimento SAT, Università degli Studi Mediterranea di Reggio Calabria, Via salita Melissari - 88100 Feo di Vito, Reggio Calabria

Abstract

Nel lavoro si propone un metodo innovativo in grado di stimare funzioni tasso di sviluppo di organismi pecilotermi a partire da osservazioni sulle durate di sviluppo e da misurazioni della temperatura ottenuti in campo. Il metodo fa uso di un modello di sviluppo microscopico che descrive lo sviluppo di singoli organismi nello spazio unidimensionale dell'età fisiologica utilizzando come variabile forzante la temperatura misurata in campo. Procedure di minimizzazione degli scarti tra durate di sviluppo osservate e simulate tramite il modello consentono di stimare i parametri di funzioni tasso di sviluppo una volta definita la loro forma funzionale. Il metodo è stato applicato allo sviluppo dello stadio di uovo della Processionaria del pino. Diversi set di parametri per la funzione tasso di sviluppo proposta da Logan sono stati stimati, la scelta della funzione migliore è stata fatta sulla base della valutazione degli scarti tra tassi osservati e tassi stimati. La procedura di stima ha condotto a buoni risultati e l'approssimazione dei dati di campo ottenuta con la funzione ottenuta costituisce una indicazione promettente circa le potenzialità del metodo proposto.

Parole chiave: funzione tasso di sviluppo, modello microscopico, modello di Logan, stima parametri, Processionaria del pino.

Key words: Development rate function, Microscopic model, Logan model, Parameter estimation, Processionary moth.

Introduzione

La stima delle funzioni tasso di sviluppo rappresenta una componente essenziale per il modellamento della dinamica di popolazioni di specie peciloterme, sia animali che vegetali, a partire dalle risposte fisiologiche dei singoli organismi. Normalmente la stima delle funzioni tasso di sviluppo è condotta a partire dallo studio sperimentale in laboratorio delle durate di sviluppo di coorti di individui allevate a diverse temperature. Tali esperimenti incontrano però una serie di importanti difficoltà tecniche legate alla necessità di allevamento o coltivazione degli organismi in condizioni artificiali e di problemi teorico-metodologici legati allo studio delle risposte di sviluppo degli organismi a regimi termici variabili come quelli presenti in natura.

Nel tentativo di ovviare a tali difficoltà viene qui proposto un metodo innovativo che consente di stimare modelli non lineari di dinamica di sviluppo pecilotermo a partire da osservazioni sulle risposte di sviluppo di organismi in condizioni naturali e da misurazioni dell'andamento della temperatura in campo. Il metodo si basa sulla simulazione della dinamica di sviluppo, vista come progressione nello spazio unidimensionale dell'età fisiologica, di stadi o organi di individui di una popolazione tramite un modello microscopico (*Individual-based model*) che usa come funzione tasso di sviluppo una funzione nota di cui devono essere stimati i parametri. Il modello microscopico usa come variabile forzante la temperatura misurata in campo e calcola la durata dello sviluppo a partire dall'andamento delle temperature osservate. Tale durata calcolata è poi confrontata con la durata di sviluppo osservata in campo per ciascun individuo. La

somma, sul totale degli individui, delle differenze tra queste durate al quadrato è utilizzata come variabile per l'applicazione della procedura di minimizzazione. I parametri della funzione tasso di sviluppo sono quindi continuamente aggiornati nella procedura di stima fino a rendere minima la sommatoria dei quadrati degli scarti tra durate osservate in campo e durate calcolate tramite il modello microscopico.

Modello di stima

Il metodo qui proposto si basa sui seguenti presupposti:

- Oggetto della simulazione è sviluppo deterministico di un individuo, dove individuo è uno stadio biologico o un organo vegetale o qualsiasi componente di un organismo unitario o modulare che manifesti comportamento omogeneo relativamente al tasso di sviluppo. Si tratta cioè di unità ben differenziabili, dal punto di vista morfologico, nel ciclo vitale di un organismo, che seguono una sola legge di sviluppo.
- Lo sviluppo è di tipo pecilotermo, la sua dinamica è considerata come dipendente da una sola variabile di controllo, la temperatura. Il sistema biologico si trova, per tutti gli altri fattori, in condizioni tali per cui non esistono limitazioni allo sviluppo al di fuori della regolazione operata dalla temperatura.
- Gli effetti delle variazioni della temperatura sono istantanei, non esiste cioè "memoria" nel sistema. In altri termini non esiste alcuna inerzia nelle risposte di sviluppo alla variazione della temperatura (tale per

cui sia necessario, per il suo modellamento, fare riferimento a funzioni con ritardo).

- Poiché il modello di sviluppo è di tipo Lagrangiano, per la stima della funzione tasso di sviluppo non è necessario considerare la mortalità in quanto si suppone di portare avanti, nella simulazione come nelle osservazioni di campo, solo gli individui che sopravvivono durante l'intera durata di sviluppo.

Sia $f(T)$ una generica funzione tasso di sviluppo, vale a dire una funzione che definisce il tasso di sviluppo istantaneo alla temperatura T . Varie forme funzionali di $f(T)$ sono state proposte, una rassegna aggiornata è fornita da Kontodimas *et al.* (2004). In questa sede la $f(T)$ viene considerata in prima approssimazione deterministica e definita nella sua forma funzionale. Il metodo proposto ha quindi solo lo scopo di determinarne i parametri. Come estensione del metodo si può considerare anche l'obiettivo di selezionare il modello di sviluppo più opportuno, confrontando tra loro modelli alternativi tramite opportune tecniche di *model selection* (Burnham & Anderson, 2002).

Sia $f_1(T_m)$ il primo modello di tasso di sviluppo ad essere stimato. Questo si ottiene a partire dalle durate del periodo di sviluppo degli individui di una data popolazione osservate in campo. T_m rappresenta la temperatura media sperimentata da ciascun individuo durante il suo sviluppo. Per ogni individuo i si dispone di una durata di sviluppo osservata D_o^i , da questa si ricava il tasso di sviluppo $R_o^i = 1/D_o^i$. Sull'insieme dei valori di R_o^i calcolati per i diversi individui si stimano, tramite il metodo dei minimi quadrati, i parametri della $f(T)$, una volta definita a priori la sua forma funzionale, ottenendo in tal modo la $f_1(T_m)$.

I parametri della $f_1(T_m)$ rappresentano i primi ospiti (*first guest*) della procedura di stima che porta alla forma finale della funzione tasso di sviluppo, qui definita come $f_{\min}(T)$. Questa procedura si basa sull'impiego ricorsivo di un modello microscopico proposto da Buffoni *et al.* (2002) qui utilizzato nella versione deterministica (Di Cola *et al.*, 1999). Obiettivo della procedura è quello di stimare i parametri della $f(T)$ che minimizzano la

quantità $\left(\sum_i (D_o^i - D_s^i)^2\right)^{1/2}$, ottenendo in tal modo i

parametri della $f_{\min}(T)$. L'espressione D_s^i indica la durata di sviluppo simulata di ciascun individuo i , calcolata utilizzando il modello microscopico prima citato e le temperature misurate in campo. Tale durata si ottiene come tempo necessario affinché si abbia $\int f(T)dt = 1$.

Applicazione

Il metodo qui proposto è stato applicato alla stima della funzione tasso di sviluppo delle uova entro ovatura della Processionaria del pino (*Traumatocampa pityocampa* (Den. & Schiff.)) fitofago defogliatore delle conifere che vive e si riproduce a spese di specie appartenenti al genere

Pinus (Demolin, 1969). La durata di sviluppo delle uova entro ovatura è scarsamente variabile e gli scarti intorno al valor medio sono trascurabili. Lo sviluppo delle ovature di Processionaria è stato oggetto di uno studio di campo nel corso di 3 anni consecutivi, dal 2003 al 2005, in un patch di bosco puro, artificiale e isolato, esteso circa 20 Ha, edificato a *Pinus pinea* e situato a Palizzi sulla costa ionica della provincia di Reggio Calabria (Sorbara, 2006). Durante la stagione estiva e autunnale, con osservazioni ripetute a intervalli di 48 ore, si è monitorato l'istante di inizio (ovideposizione) e di fine (uscita delle larvette di I età) dello sviluppo delle uova. La tempistica delle osservazioni è stata dettata dalla numerosità del campione (145 ovature) e dalle disagiati condizioni di osservazione. Parallelamente è stata misurata e registrata, con sensori posizionati in vicinanza delle ovature, la temperatura bioraria durante l'intero periodo di sviluppo. Quale funzione tasso di sviluppo non lineare è stato utilizzato il modello di Logan (Logan *et al.*, 1976)

$$f(T) = a(\exp(b(T - T_l)) - \exp(b(T_u - T_l) - c(T_u - T)))$$

dove $f(T)$ rappresenta il tasso di sviluppo istantaneo alla temperatura T , T_u rappresenta la soglia di sviluppo superiore e T_l la soglia di sviluppo inferiore. I parametri a , b e c sono incogniti e devono essere stimati. Poiché le due soglie di sviluppo per la Processionaria non sono note, sono state considerate diverse opzioni tenendo conto del fatto che diversi *first guest* possono portare a differenti stime come risultato dell'esistenza di minimi multipli. Per tre di queste è stata fissata una soglia minima di sviluppo di 7,5 °C ed è stato fatto variare il *first guest* della soglia massima collocandolo, rispettivamente, a 34, 36 e 38 °C (si vedano le opzioni M4-34, M4-36 M4-38 di Tab. 1). Per altre 3 opzioni anche la soglia minima è stata stimata ma usando sempre come *first guest* la temperatura di 7,5 °C (si vedano le opzioni M5-34, M5-36 M5-38 di Tab. 1).

Versione modello	First guest T_l	First guest T_u	a	b	c	Stima T_l	Stima T_u
M4-34	-	34	0,0082	0,0967	0,2776	7,5	34,8485
M4-36	-	36	0,0098	0,0806	0,2952	7,5	35,8485
M4-38	-	38	0,0101	0,0795	0,2478	7,5	37,7982
M5-34	7,5	34	0,0084	0,0949	0,2726	7,5807	35,2783
M5-36	7,5	36	0,0096	0,0824	0,2916	7,5443	35,7125
M5-38	7,5	38	0,0099	0,0809	0,2530	7,4872	37,3418

Tab. 1: Valori dei parametri del modello di Logan (a , b , c , T_l , T_u) stimati per i sei casi presi in considerazione. Nei modelli M4 si è ipotizzata come nota solo la soglia minima di sviluppo (7,5 °C) e variabile la soglia massima, con valori iniziali per la stima di 34, 36 e 38 °C. Nei modelli M5 tutti e 5 i parametri sono considerati incogniti e stati stimati tramite il metodo proposto, utilizzando, come valori iniziali delle soglie di sviluppo, 7,5 °C per la minima in tutti e tre i casi e come massima 34, 36 e 38 °C rispettivamente.

I parametri del modello microscopico a 4 parametri incogniti (M4) sono riportati nelle prime 3 righe di Tab. 1.

La soglia minima di sviluppo è, come detto, di 7,5°C. Le soglie massime stimate sono di circa 34,8°C per M4-34, 35,8°C per M4-36 e 37,8°C per M4-38. Il confronto tra durate di sviluppo stimate nell'analisi microscopica a partire dalle temperature biorarie e durate osservate per ciascuna ovatura rivela che i modelli sono in grado di interpolare bene i valori ottenuti dalle osservazioni di campo. Inoltre l'omogeneità dei valori degli scarti consente di concludere che i tre modelli interpolano egualmente bene i dati osservazionali.

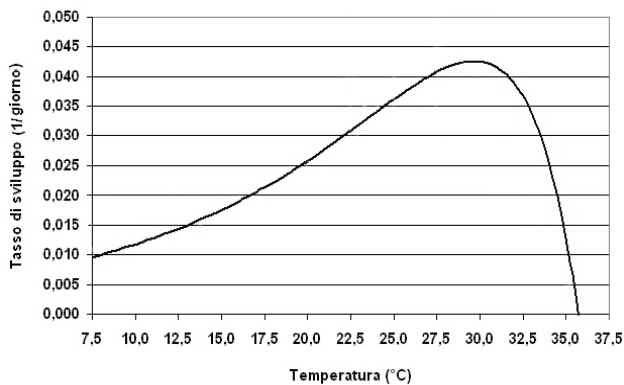


Fig. 1 – Funzione tasso di sviluppo della uova entro ovatura della Processionaria del pino ottenuta considerando il modello di Logan e stimando i parametri con il metodo proposto. In particolare è qui rappresentato il modello a M5-36, con 5 parametri incogniti e con valori iniziali delle soglie inferiore e superiore rispettivamente di 7,5 e 36 °C.

I parametri del modello microscopico a 5 parametri incogniti (M5) sono riportati nelle ultime 3 righe di Tab. 1. Per il modello M5-34 la soglia minima di sviluppo è di circa 7,6 °C e la massima è di circa 35,3°C. Nel modello M5-36 le due soglie sono di circa 7,5 e 35,7 °C, per quello M5-38 di circa 7,5 e 37,4°C. Come per i modelli M3, anche nel caso dei modelli M5 si ha una buona interpolazione dei dati osservazionali, e gli errori finali del processo di minimizzazione degli scarti sono analoghi ai casi M4. La cosa si spiega con il fatto che il range di temperature medie delle osservazioni è piuttosto ristretto e il comportamento dei sei modelli in tale regione è relativamente simile, anche per il fatto che ci si trova nella regione quasi-lineare della curva tasso di sviluppo. Tra i sei modelli indagati quello che, seppur di poco, ottiene uno scarto minore è il modello microscopico M5-36 che viene quindi scelto quale funzione tasso di sviluppo delle ovature della Processionaria del pino. L'andamento della funzione tasso di sviluppo M5-36 è riportata in Fig. 1.

Conclusioni

Il metodo proposto si è dimostrato, nell'applicazione analizzata, un valido strumento in grado di stimare la funzione tasso di sviluppo a partire da dati di campo sulle durate di sviluppo e sulle temperature sperimentate *in situ* dagli organismi. In particolare il metodo ha consentito di

stimare una funzione tasso di sviluppo medio per le uova entro ovatura di Processionaria del pino. Sono stati proposti diversi set di parametri per la funzione di Logan e le differenze tra tassi calcolati tramite le diverse versioni del modello e tassi osservati per ogni ovatura in campo sono, in linea generale, limitate a pochi punti percentuali e questo testimonia la bontà del metodo proposto. Solo in alcuni casi si registrano per gruppi particolari di ovature deviazioni di poco superiori al 10% dovute probabilmente all'intervento di errori sistematici ad esempio nelle modalità di misurazione della temperatura.

Allo scopo di validare i risultati ottenuti è in corso una sperimentazione di laboratorio in cui i tassi di sviluppo delle ovature della Processionaria del pino sono analizzati a diverse temperature in celle climatiche mantenute in condizioni di temperatura costante. Risultati preliminari offrono un'incoraggiante conferma dell'andamento della curva tasso di sviluppo stimata a partire da dati di campo tramite il metodo qui proposto. Tale validazione sarà oggetto di una prossima pubblicazione in corso di preparazione.

Bibliografia

- Buffoni, G., Pasquali, S., Gilioli, G., 2004. A stochastic model for the dynamics of a stage structured population. Proceedings of the ICM 2002, Guilin (China). Discrete and Continuous Dynamical System - Series B, Vol. 4(3): 517-525.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference - A Practical Information-Theoretic Approach. Second Ed., Springer, New York, USA
- Demolin, G., 1969. Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff.: dispersion spatiale, importance ecologique. Annales des Sciences Forestieres, 26: 81-102.
- Di Cola, G., Gilioli, G., Baumgärtner, J., 1999. Mathematical models for age-structured population dynamics. In Huffaker, C.B., Gutierrez, A.P., (Eds.) Ecological Entomology 2nd Edition, Wiley & Sons, New York, pp. 503-534.
- Kontodimas, D.C., Eliopoulos, P.A., Stathas, G.J., Economou, L.P., 2004. Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): evaluation of linear and various nonlinear models using specific criteria. Environ. Entomol. 33(1): 1-11.
- Logan, J.A., Wollkind, D.J., Hoyt, S.C., Tanigoshi, L.K., 1976. An analytical model of temperature dependent rate phenomena in arthropods. Environ. Entomol. 5: 1133-1140.
- Sorbara, M., 2006. Indagine su aspetti della biodemografia della processionaria del pino (*Traumatocampa pityocampa*) Den. & Schiff.). Tesi di Dottorato, Università degli Studi Mediterranea di Reggio Calabria, 320 pp.