

MODELLO A RITARDO DISTRIBUITO A TEMPERATURA VARIABILE PER LA SIMULAZIONE DELLO SVILUPPO ONTOGENETICO IN STADI GIOVANILI DI POPOLAZIONI PECILOTERME

TIME VARYING DISTRIBUTED DELAY MODEL FOR SIMULATING THE ONTOGENETIC DEVELOPMENT IN JUVENILE STAGES OF POIKILOTHERMIC POPULATIONS

Roberta Alilla*, Maurizio Severini, Simone Pesolillo

¹: Istituto di Scienze dell'Atmosfera e del Clima ISAC-CNR (Se. di Roma) Via del Fosso del Cavaliere, 100- 00133 Roma
*Corresponding author: Tel. +39 0649934275/4280 Fax. +39 0620660291 e-mail: roberta.alilla@ifra.rm.cnr.it

Ricevuto 3 aprile 2005, accettato 22 novembre 2005

Riassunto

La teoria matematica del modello a ritardo distribuito (Distributed Delay Model- DDM) (Manetsch nel 1976; Vansickle, 1977) è stata proposta in due versioni: a temperatura costante (Time Invariant Delay- TID) ed a temperatura variabile (Time Varying Delay- TVD). La prima, che opera a temperatura costante, ammette una soluzione analitica (distribuzione di Erlang) ed è adatta a simulare esperimenti di laboratorio. La seconda, a temperatura variabile, richiede una soluzione numerica e può essere usata per esperimenti in campo. Entrambe le versioni consentono di simulare lo sviluppo stocastico di una coorte di una popolazione peciloterma in uno stadio giovanile del ciclo vitale. Nel 2002, Severini e Gilioli discussero l'introduzione della temperatura nel modello TID e la stima dei parametri. Considerando che i parametri del modello DDM esprimono caratteristiche fisiologiche di un individuo e (per estensione) di una popolazione biologica, gli stessi parametri del modello TID possono essere usati anche nel modello TVD.

In questo lavoro si propone un metodo per svolgere questa operazione e passare dal modello TID al TVD.

Parole chiave: popolazioni, modelli a Ritardo Distribuito, sviluppo stocastico.

Abstract

The mathematical theory of the Distributed Delay Model (DDM) (Manetsch in 1976; Vansickle, 1977) was developed in two versions: Time Invariant Delay (TID) and the Time Varying Delay (TVD). The former operates under constant temperature, admits an analytical solution (the Erlang distribution), and is suitable for climatic chamber experiments. The latter works with variable temperature, has a numerical solution, and can be applied to open field campaigns. Both versions allow to simulate the stochastic development of a poikilotherm population cohort through a juvenile stage of its life cycle. In 2002, Severini and Gilioli discussed a way to introduce the temperature in the TID model and how to estimate its parameters. On account that the DDM model parameters describe physiological characteristics of an individual and (by extension) of a biological population, the TID model parameters can be used in the TVD model. In this work, it is proposed how to do this operation and how to pass from the TID to TVD model.

Keywords: populations, Distributed Delay Models, stochastic development

Introduzione

“Un modello è una rappresentazione semplificata e finalizzata del sistema” (Von Bertalanffy, 1983; Severini e Gilioli, 2002), dove per sistema si intende l'intervallo spazio-temporale del quale ci si interessa. Per poter costruire un modello è necessario studiare il sistema da rappresentare e decidere gli aspetti del sistema che il modello dovrà descrivere.

Queste decisioni guidano il modellista anche nella scelta degli strumenti necessari per ottenere una soddisfacente rappresentazione del sistema. Così, nel caso di un modello matematico di dinamica di popolazione, il modellista rappresenta tramite degli algoritmi e dei parametri biodemografici, l'andamento nel tempo del numero di indi-

vidui della popolazione. Il risultato del modello è una funzione matematica legata alla struttura e alle componenti del modello stesso. L'applicabilità e la coerenza del modello con la realtà che si intende simulare dipende dalla conoscenza delle sue proprietà (e dei suoi limiti) da parte dell'utente finale. La mancanza di tale conoscenza porterebbe ad un uso improprio del modello e di conseguenza a dei risultati non riconducibili a ciò che si osserva nella realtà. In questo lavoro si vogliono spiegare in maniera semplice, ma rigorosa, i modelli a Ritardo Distribuito (Distributed Delay Models- DDMs) (Manetsch, 1976) facendo riferimento, in particolare, alla loro struttura ed al significato biologico delle loro componenti

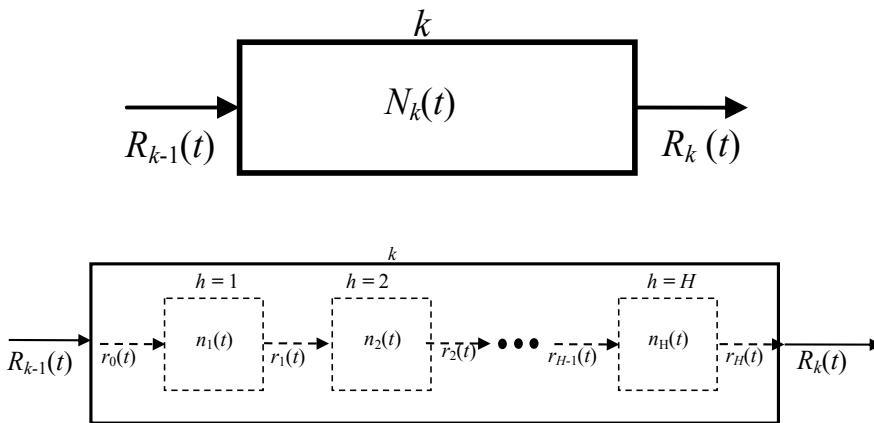


Fig. 1 – Modello grafico di uno generico stadio giovanile k del ciclo vitale (il rettangolo indica lo stadio, le frecce i flussi di individui).

Fig. 1 – Graphical model of a generic k life cycle juvenile stage (rectangle shows the stage, the arrows indicate the flows of individuals).

Fig. 2 - Rappresentazione grafica del modello TVD, con gli h sub-stadi (quadrati tratteggiati) contenuti nello stadio k (rettangolo continuo).

Fig. 2 - TVD graphical model, with h sub-stages (dotted squares) in a k stage (solid rectangle).

matematiche. I DDMs, noti anche come modelli a ritardo variabile, sono ampiamente applicati nella difesa integrata delle colture agrarie dai fitofagi ('Integrated Pest Management', IPM) (Baumgärtner *et al.*, 1986; Fouque e Baumgärtner, 1996; Baumgärtner *et al.*, 1998). Essi appartengono alla categoria dei Cohort-based Models (CbM), cioè simulano la dinamica di sviluppo di un campione di individui di una popolazione in uno stesso stadio del ciclo vitale (più semplicemente nati contemporaneamente): la coorte. A questi modelli si affiancano gli Individual-based Models (IbM), i quali simulano il comportamento dei singoli individui visti come entità discrete (Gilioli *et al.*, 2002). I secondi (IbM) sono in grado di rappresentare un sistema con un grado di eterogeneità maggiore dei primi (CbM), tuttavia ciò comporta una elevata complessità degli algoritmi matematici che da un lato rende impossibile formulare soluzioni analitiche e dall'altro impone costi computazionali elevati.

Materiali e metodi

I modelli a Ritardo Distribuito (DDMs) (Manetsch, 1976; Vansickle, 1977) simulano la dinamica di una popolazione peciloterma negli stadi (per gli animali) o fenofasi (per le piante) giovanili del ciclo vitale. Gli organismi pecilotermi sono quelli il cui tasso di sviluppo dipende della temperatura corporea (Glibert *et al.*, 1976; Baumgärtner *et al.*, 2002; Severini *et al.*, 2003), la quale è una funzione della temperatura dell'ambiente in cui essi vivono, se gli altri fattori fisico-chimici dell'ambiente non sono limitanti. Sono pecilotermi ad esempio le piante, gli insetti e gli anfibi (negli stadi giovanili). Il modello DDM è in grado di simulare lo sviluppo stocastico di una coorte di una popolazione a temperatura costante (Time Invariant Delay, TID) o a temperatura variabile (Time Varying Delay, TVD). Esso è rappresentabile mediante un modello compartimentale ed ha come funzione forzante la temperatura e come funzione di stato il numero di individui della coorte.

Un generico stadio (o fenofase) k del ciclo vitale degli individui può essere rappresentato come in (Fig. 1), dove

$N_k(t)$ è la funzione di stato, la cui variazione nel tempo dipende dai flussi di individui in ingresso ed in uscita dallo stadio: $R_{k-1}(t)$ e $R_k(t)$ rispettivamente.

Gli individui trascorrono del tempo all'interno di uno stadio (tempo di permanenza) prima di uscirne fuori; questo fenomeno (ritardo) viene rappresentato tramite uno schema costituito da h sub-stadi uguali dove gli $r_h(t)$ sono i flussi intermedi d'ingresso e d'uscita dagli h sub-stadi con $h = 1, 2, \dots, H$ (Fig. 2). Un singolo sub-stadio h , all'interno di un generico stadio k (Fig. 2), è definito dal sistema di equazioni:

$$\begin{cases} \frac{dn_h(t)}{dt} = r_{h-1}(t) - r_h(t) \\ r_h(t) = \frac{H_k}{DEL_k} n_h(t) \end{cases} \quad (1)$$

Il sistema è costituito da un'equazione di conservazione (la prima) che lega i flussi in ingresso ed uscita dal sub-stadio h alla variazione della funzione di stato $n_h(t)$ (numero di individui all'interno del sub-stadio h) e da un'equazione di dinamica (la seconda), che considera il flusso uscente dal sub-stadio proporzionale al numero di individui presenti. Risolvendo il sistema (1) per tutti i sub-stadi si ottiene un sistema ricorsivo di equazioni differenziali del primo ordine (Manetsch, 1976):

$$\begin{cases} \frac{dr_1(t)}{dt} = \frac{H_k}{DEL_k} \cdot [r_0(t) - r_1(t)] \\ \frac{dr_2(t)}{dt} = \frac{H_k}{DEL_k} \cdot [r_1(t) - r_2(t)] \\ \dots \\ \frac{dr_H(t)}{dt} = \frac{H_k}{DEL_k} \cdot [r_{H-1}(t) - r_H(t)] \end{cases} \quad (2)$$

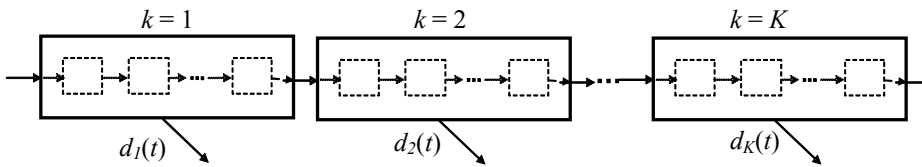


Fig. 3 - Modello grafico del ciclo vitale rappresentato come una successione ordinata di stadi.

Fig. 3 - Graphical model in which the orderly succession of life cycle stages is represented

Nel sistema di equazioni H_k (parametro di variabilità) indica il numero di sub-stadi attraversati dagli individui prima di uscire fuori maturi dallo stadio k , mentre DEL_k è il ritardo medio con cui gli individui si sviluppano. Nella condizione particolare in cui il flusso $r_0(t)$ è la funzione δ -Dirac, che simula matematicamente la coorte, il sistema risolto a temperatura costante (modello TID) ammette una soluzione analitica, che in assenza di mortalità è:

$$r_{H_k}(t) = \frac{\left[\frac{H_k}{DEL_k} \right]^{H_k}}{(H_k - 1)!} \cdot e^{-\left[\frac{H_k}{DEL_k} \right] t} \cdot t^{H_k - 1} \quad (3)$$

L'equazione (3), nota come funzione di Erlang, rappresenta la distribuzione delle frequenze di maturazione degli individui. Questa soluzione consente di simulare il fenomeno della dispersione degli individui della coorte iniziale nei diversi stadi di sviluppo (sviluppo stocastico). DEL_k non è propriamente un parametro, ma dipende dalla temperatura T , dunque varia con essa. Tuttavia, può essere calcolato attraverso l'espressione dell'età fisiologica:

$$DEL_k(T) = \gamma(T - T_{0,k}) \cdot \frac{F_k}{(T - T_{0,k})} \quad (4)$$

dove $\gamma(T - T_0)$ è la funzione di Heaviside ed F_k e $T_{0,k}$ sono due parametri detti rispettivamente fabbisogno termico espresso in gradi giorno (degree days) [DD] e zero di sviluppo in [°C]. I parametri $H_k, F_k, T_{0,k}$ sono determinabili in laboratorio attraverso esperimenti costruiti 'ad hoc' in condizioni controllate (T costante) (Severini e Gilioli, 2002; Severini et al., 2003). Si esegue cioè un esperimento che riproduce la stessa dinamica del sistema, si confrontano i risultati dell'esperimento con l'equazione del modello e si calcola, infine, il valore dei parametri. Questi ultimi esprimono caratteristiche fisiologiche degli individui della popolazione che non si modificano al variare della temperatura e, quindi, rimangono le stesse in esperimenti in campo.

E' possibile, perciò, stimare i parametri della popolazione col modello nella versione TID ed applicarli a quella a temperatura variabile (TVD) per la simulazione delle popolazioni in natura. Il sistema che rappresenta il modello TVD, è il seguente:

$$\begin{cases} \frac{dn_h(t)}{dt} = r_{h-1}(t) - r_h(t) - d_h(t) \\ r_h(t) = \frac{H_k}{DEL_k(t)} \cdot n_h(t) \\ d_h(t) = D_k \cdot n_h(t) \end{cases} \quad (5)$$

Il sistema (5) presenta una terza equazione, rispetto il sistema (1), che calcola i flussi di mortalità intrinseca giornaliera $d_h(t)$ mediante il parametro di mortalità D_k (stimabile anch'esso in condizioni controllate) (Vansickle, 1977). Semplificando il sistema (5) e risolvendo rispetto ai flussi si ottiene:

$$\frac{dr_H(t)}{dt} = \frac{H_k}{DEL_k(t)} \cdot \left[r_{H-1}(t) - r_H(t) \cdot \left(1 + D_k \frac{DEL_k(t)}{H} + \frac{1}{H} \frac{dDEL_k(t)}{dt} \right) \right] \quad (6)$$

Poichè i compartimenti (stadi) sono considerati tra loro isomorfi, ponendo in serie più stadi $k = 1, 2 \dots K$ è possibile rappresentare l'intero ciclo vitale di un individuo (Fig. 3), comprensivo dei flussi di mortalità $d_k(t)$. Con l'introduzione della temperatura variabile nel tempo t si amplia notevolmente il campo di applicazione del modello a ritardo distribuito. Tuttavia, essendo l'andamento temporale della temperatura $T(t)$ erratico in natura, generalmente non può essere espresso tramite una funzione analitica (Alilla et al., 2004). In questo caso, il modello TVD non ammette una soluzione analitica ed è necessario procedere per via numerica. Si discretizza la variabile continuo tempo t attraverso le relazioni:

$$t_j = t_0 + j \cdot \Delta t$$

con $t_0 = 0$ e $\Delta t = 1$ ottenendo:

$$t_j = j \quad [\text{giorni}]$$

La (6) può essere riscritta nella variabile discreta j sostituendo le derivate con i rapporti incrementali corrispondenti:

$$\frac{\Delta r_H(j)}{\Delta j} = \frac{H}{DEL_k(j)} \cdot \left\{ r_{H-1}(j) - \left[1 + \frac{1}{H} \frac{\Delta DEL_k(j)}{\Delta j} + \frac{D_k \cdot DEL_k(j)}{H} \right] \cdot r_H(j) \right\} \quad (7)$$

considerando $\Delta j = 1$ e risolvendo i rapporti incrementali come segue:

$$\Delta DEL_k(j) = DEL_k(j) - DEL_k(j-1);$$

$$\Delta r_k(j) = r_k(j+1) - r_k(j)$$

si ottiene:

$$r_H(j+1) = r_H(j) + \frac{H}{DEL_k(j)} \cdot \left\{ r_{H-1}(j) - \left(1 + \frac{DEL_k(j) + [D_k - 1] \cdot DEL_k(j-1)}{H} \right) \cdot r_H(j) \right\} \quad (8)$$

La soluzione numerica (8) consente di calcolare quale sarà il flusso di uscita $r_{H(j+1)}$ da un sub-stadio nel tempo futuro, in relazione al flusso di individui presenti nel tempo attuale nello stesso sub-stadio $r_H(j)$ ed a quello del sub-stadio precedente $r_{H-1}(j)$.

Si può rendere esplicita la dipendenza di $DEL_k(j)$ dalla temperatura variabile $T(j)$ introducendo nella soluzione numerica (8) del modello TVD una formulazione di $DEL_k(j)$ analoga all'equazione (4):

$$DEL_k(j) = \gamma [T(j) - T_{0,k}] \cdot \frac{F_k}{(T(j) - T_{0,k})} \quad (9)$$

in cui $DEL_k(j)$ è espresso attraverso la definizione di età fisiologica.

Discussione

Nel presente lavoro è stata descritta la struttura matematica dei modelli a ritardo distribuito (DDM) nella versione a temperatura costante (TID) e quella a temperatura variabile (TVD). La prima viene proposta come strumento per la stima dei parametri del modello tramite esperimenti effettuati in laboratorio, la seconda (TVD) come modello di simulazione della dinamica di popolazioni pecilotermi in condizioni naturali. Nel caso di popolazioni multivoltine, che danno vita a più generazioni per anno, è necessario introdurre nel modello degli algoritmi in grado di simulare il meccanismo riproduttivo della popolazione partendo dal numero di individui adulti maturi (Pesolillo et al., 2004; Severini et al., 2004a,b).

Ulteriori sviluppi del modello saranno finalizzati allo studio dell'introduzione di funzioni in grado di simulare la diapausa invernale degli organismi viventi.

Ringraziamenti

La presente ricerca si riferisce alla pubblicazione n. 24 del progetto finalizzato CLIMAGRI finanziato dal Ministero delle Politiche Agricole e Forestali D.M. 639 e 640/7303/2003

Bibliografia

- Alilla R., Severini M., Pesolillo S., 2004. Introduzione della temperatura variabile e della mortalità nei modelli di popolazione a ritardo distribuito. In: Dalla Marta A., Orlandini S. (Eds.). Atti III giornate Studio Metodi Numerici Statistici ed Informatici nella Difesa delle Colture Agrarie e Forestali, Firenze, 114-118.
- Baumgärtner J., Gilioli G., Schneider D., Severini M., 2002. The management of populations in hierarchically organized systems. Notiz. Protez. Piante, 15, 247-263.
- Baumgärtner J., Graf B., Zahner P., Genini M., Gutierrez A.P., 1986. Generalizing a population model for simulating 'Golden Delicious' apple tree growth and development. Acta Horticulturae, 184, 111-122.
- Baumgärtner J., Schilperoord P., Basetti P., Baiocchi A., Jermini M., 1998. The use of phenology model and of risk analyses for planning Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) sowing dates in Alpine areas. Agric. Syst., 57, 557-569.
- Fouque, F., Baumgärtner, J., 1996. Simulating development and survival of *Aedes vexans* (Diptera, Culicidae) preimaginal stages under field conditions. J. Med. Entomol., 33, 32-38.
- Gilbert N.A., Gutierrez A.P., Frazer B.D., Jones R.E., 1976. Ecological relationships. Freeman, San Francisco.
- Gilioli G., Cossu Q.A., Manti F., Vacante V., 2002. Sviluppo e applicazione di Individual-based Models in entomologia agraria e forestale. Notiz. Protez. Piante, 15, 341-353.
- Manetsch, T. J., 1976. Time-varying distributed delay models and their use in aggregative models of large systems. IEEE Trans. Syst. Man Cybern., 6, 547-553.
- Pesolillo S., Severini M., Alilla R., 2004. Il modello Simulatore di Ritardo 'Delay Simulator' versione 2.0: un modello di simulazione su foglio di calcolo elettronico della demografia e della fenologia delle popolazioni naturali. In: Dalla Marta A., Orlandini S. (Eds.). Atti III giornate Studio Metodi Numerici Statistici ed Informatici nella Difesa delle Colture Agrarie e Forestali, Firenze, 119-123.
- Severini, M., Gilioli, G., 2002. Storia e filosofia dei modelli di simulazione nella difesa delle colture agrarie. Notiz. Protez. Piante, 15, 9-29.
- Severini M., Alilla R., Pesolillo S., 2004a. Impatto dell'aumento di temperatura e della irradiazione ultravioletta sulle popolazioni zooplanctoniche d'interesse in acquicoltura. In: CLIMAGRI, Cambiamenti Climatici ed Agricoltura. UCEA, Roma, 105-113.
- Severini, M., Baumgärtner, J., Limonta, L., 2003. Parameter estimation for the distribution delay based population models from laboratory data: egg hatching of *Oulema duftschmiedi* Redthenbacher (Coleoptera Chrysomelidae) as an example. Ecological Modelling, 167, 233-246.
- Severini M., Alilla R., Pesolillo S., Comandini F., 2004b. Simulazione tramite il modello DS2.0 della fenologia della vite, degli attacchi di *Lobesia botrana* Den & Schiff (Lep. Tortricidae) e del tempo di raccolta dell'uva nella zona DOC del vino Frascati In: Dalla Marta A., Orlandini S. (Eds.). Atti III giornate Studio Metodi Numerici Statistici ed Informatici nella Difesa delle Colture Agrarie e Forestali, Firenze, 124-129.
- Vansickle, J., 1977. Attrition in distributed delay models. IEEE Trans. Syst. Man Cybern., 7, 635-638.
- Von Bertalanffy L., 1983: Teoria generale dei sistemi. Arnoldo Mondadori Editore. Milano (Italia).