



Applicazioni modellistiche individual-based al problema del foraggiamento

Sara Esposito^{*a}, Francesco Giannino^b, Danilo Russo^a, Stefano Mazzoleni^a

^aDipartimento di Arboricoltura, Botanica e Patologia Vegetale, Università di Napoli Federico II, Portici (NA) 80055, Italy.

^bDipartimento di Ingegneria agraria ed Agronomia del territorio, Università di Napoli Federico II, Portici (NA) 80055, Italy.

Abstract

Negli ultimi anni si è osservato un aumento significativo dell'applicazione di modelli individual-based in campo ecologico. Essi consentono di rappresentare esplicitamente il comportamento di un individuo rispetto alla dinamica delle risorse. Tale approccio è efficace nel rappresentare processi in cui la complessità comportamentale e le interazioni che un individuo contrae con i con specifici e con le risorse giocano un ruolo importante. In questo lavoro si presenta un modelli individual-based per la simulazione del comportamento di foraggiamento di un predatore. Tale comportamento è stato correlato alle caratteristiche delle prede e dell'ambiente, al fine di valutare l'effetto di differenti strategie comportamentali sul budget energetico individuale. Mediante simulazioni abbiamo analizzato l'effetto delle caratteristiche delle prede (densità, comportamento antipredatorio, manipolabilità) sul successo di cattura e sul tempo investito dal predatore in un'area di foraggiamento. Il modello è stato implementato mediante il software di simulazione di sistemi dinamici Simile © 2006 SITe. All rights reserved

Key-words: Comportamento di foraggiamento; Modelli individual-based; Interazioni preda-predatore; Time budget; Predazione

1. Introduzione

Il foraggiamento è uno degli aspetti maggiormente approfonditi dalla ricerca eco-etologica.

La teoria del foraggiamento ottimale assume che la selezione naturale ha favorito le strategie comportamentali tali da consentire all'individuo di massimizzare il tasso netto di energia in entrata (MacArthur & Pianka 1966; Emlen 1966; Schoener 1971; Charnov 1976). In base a tale teoria sono stati sviluppati una serie di modelli matematici di tipo deterministico con l'obiettivo di prevedere il tasso netto di energia che deriva da strategie

comportamentali alternative in differenti contesti ambientali.

I modelli di tipo deterministico si presentano spesso inadeguati per rappresentare dinamiche complesse come quelle comportamentali. Per la descrizione di queste ultime, risultano particolarmente utili i modelli individual-based (IBM) (Perry & Pianka 1997), la cui applicazione in campo ecologico e biologico è in crescente aumento (De Angelis & Mooij 2005; Grimm & Railsback 2005). Gli IBM consentono di rappresentare esplicitamente il comportamento di un individuo rispetto alla dinamica delle risorse. Tale approccio modellistico permette la rappresentazione della variabilità tra gli individui, spesso indispensabile per comprendere e predire i processi a

* Corresponding author. Tel.: +39 081 7754850; fax: +39 081 7760104; e-mail: sesposito@unina.it

livello di popolazione, di comunità e di ecosistema (Grimm 1999).

Tale approccio modellistico è efficace nel rappresentare processi in cui l'eterogeneità spaziale, la complessità comportamentale e la stocasticità giocano un ruolo importante (Mooij & DeAngelis 2003). Ad esempio, gli IBM sono utilizzati per formulare, tra l'altro: modelli bioenergetici degli individui (Hölker & Brecking 2002; Kooijman 2000); il comportamento di foraggiamento in relazione alle caratteristiche delle risorse (Railsback & Harvey 2002); e l'uso dello spazio e i movimenti in relazione alla eterogeneità spaziale (South 1999; Nolet & Mooij 2002).

In questo lavoro si presenta un modello individual-based per la simulazione del comportamento di foraggiamento di un predatore.

2. Il modello

L'obiettivo del modello è di descrivere il comportamento di foraggiamento in termini di investimento di energia e tempo nella ricerca della preda, nella sua manipolazione e negli spostamenti tra le aree di foraggiamento in funzione delle caratteristiche delle prede e dell'ambiente.

La specie modello è il barbagianni (*Tyto alba*), un rapace notturno caratterizzato da ampio spettro trofico ed elevata plasticità ecologica (Taylor 1994).

Per la implementazione del modello è stato utilizzato il software di Sistemi Dinamici SIMILE (www.simulistics.com), un software di modellistica specificamente ideato per la rappresentazione di dinamiche di sistemi ecologici. Esso combina il paradigma dei Sistemi Dinamici di compartimento-flusso con l'approccio logico object-based. In un modello di questo tipo, le componenti del sistema vengono rappresentate come entità discrete e le relazioni tra le componenti sono descritte da espressioni *rule-based* (Muetzelfeldt & Massheder 2003)

In figura 1 viene rappresentato il diagramma del modello in ambiente SIMILE.

Il modello è costituito da due sottomodelli: predatore e preda.

2.1. Modello predatore

Nel sottomodello predatore (*Predator model*) viene rappresentato il budget energetico del predatore (*Energy model*) e vengono modellizzate le decisioni che regolano il suo comportamento (*Decision model*).

2.1.1. Modello energetico predatore

Il modello energetico rappresenta il budget energetico del predatore derivante dall'investimento energetico nelle attività di foraggiamento e dall'acquisizione di energia col cibo.

Il compartimento rappresenta l'energia del predatore (*predator available energy*); i flussi in uscita descrivono l'energia investita nel metabolismo a riposo (*metabolism*), nella ricerca della preda (*searching*), nella sua manipolazione (*handling*) e nel movimento tra le aree di foraggiamento (*commuting*); il flusso in entrata corrisponde all'ingresso di energia col cibo (*energy gain*). Il compartimento rappresenta quindi la variabile di stato di un'equazione differenziale in cui il termine negativo è dato dai flussi in uscita e quello positivo dal flusso in entrata.

L'equazione differenziale è:

$$dPE/dt = - \text{Searching} - \text{Commuting} - \text{Metabolism} - \text{Handling} + \text{Energy gain}.$$

La quantità di energia investita nell'unità di tempo nelle diverse attività dipende da parametri che rappresentano le richieste metaboliche degli individui e che possono variare tra questi, per esempio in relazione a differenti fasi del ciclo vita le, e in base alle caratteristiche dell'ambiente. Una descrizione di questi parametri con i valori utilizzati nelle simulazioni relativi alla specie modello è riportata in tabella 1.

La manipolazione comprende tutti i processi che vanno dalla cattura della preda fino alla sua consumazione e trasformazione in energia disponibile per il predatore. Tali processi che comprendono la uccisione della preda, la sua ingestione e digestione sono rappresentati nel sottomodello consumo del cibo (*Food processing submodel*). Il flusso in entrata rappresenta la preda catturata, il flusso in uscita il consumo della preda. L'investimento di energia e

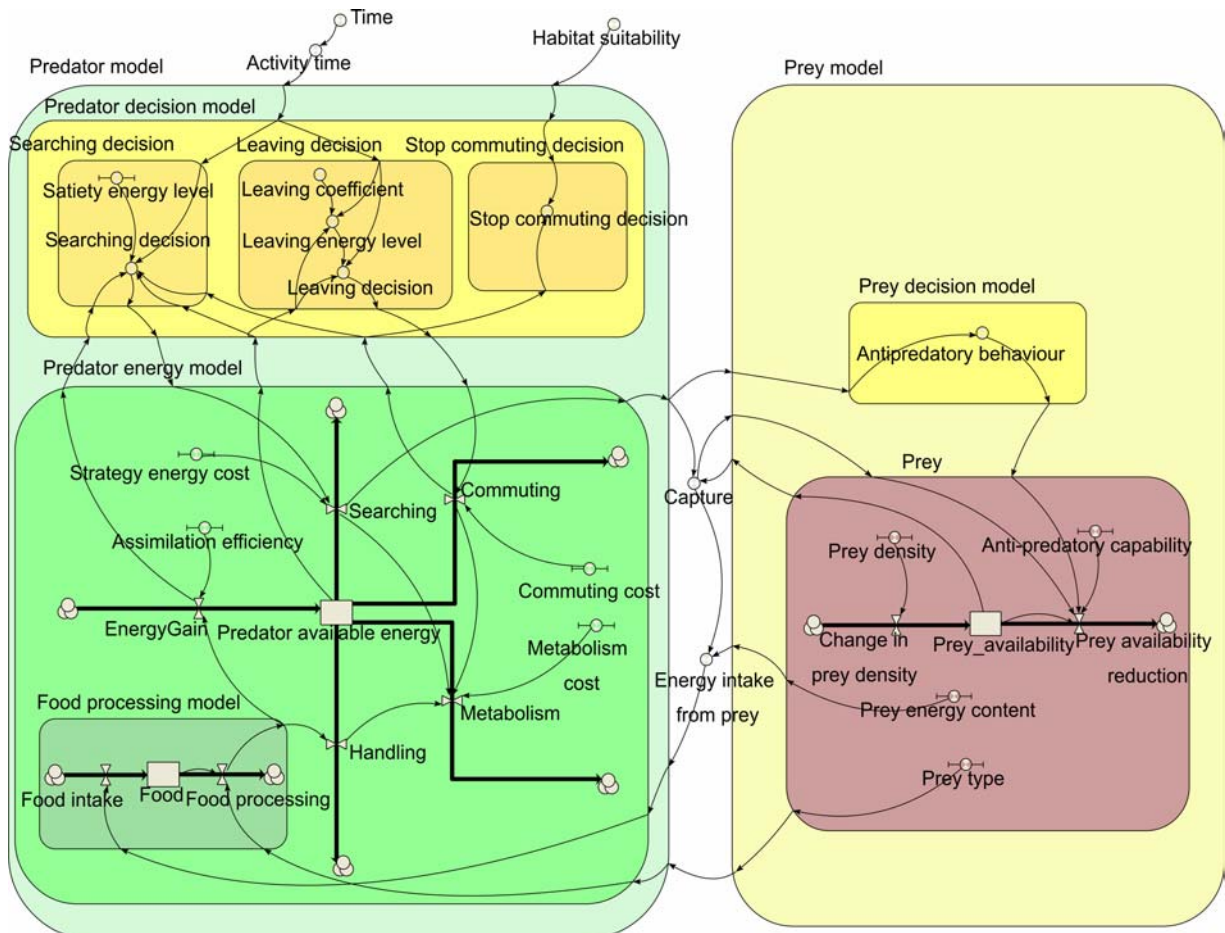


Fig. 1. Diagramma del modello in SIMILE. Le frecce doppie rappresentano i flussi in uscita e in entrata dai compartimenti *Predator available energy* e *Prey availability*, i cerchi rappresentano le variabili del modello, le linee curve sottili rappresentano la influenza tra le entità del modello.

tempo nella manipolazione dipende dal tipo di preda e dall'energia contenuta in essa.

2.1.2. Modello decisionale predatore

Nel sottomodulo decisionale vengono modellizzate le regole decisionali che governano il comportamento del predatore. Le decisioni (Tabella 2) che il predatore deve assumere sono:

- A. Inizio della ricerca (*searching decision*)
 - B. Abbandono dell'area di foraggiamento (*leaving decision*)
 - C. Sosta in un patch (*stop commuting*)
- Fungendo da regole di attivazione dei flussi, le decisioni sono degli input del modello energetico.

Per le regole decisionali A e B, un primo input è l'ora del giorno. Viene definito un periodo di attività (*activity time*) che dipende dalla specie. Al di fuori di questo periodo l'animale non è attivo e l'unica spesa energetica consiste nel metabolismo a riposo.

Per la specie modello si assume un periodo di attività compreso tra le 18pm e le 6am.

La decisione di iniziare la ricerca (A) è basata su stimoli endogeni in funzione dell'energia interna del predatore.

È stato definito un livello energetico in cui il predatore è sazio e non necessita di altra energia (*satiety energy level*). Se l'energia del predatore è \geq del livello soglia del predatore sazio, il predatore non inizia la ricerca. Se l'energia del predatore è $<$ del livello soglia del predatore sazio il predatore inizia la

Tabella 1
Descrizione dei parametri del modello con valori usati nelle simulazioni

	Parametro	Descrizione	Valore	Fonte
Predator input	Maintenance metabolism cost	Costo del metabolismo a riposo.	6kJ h ⁻¹	Johnson (1974)
	Commuting cost	Costo del volo	69kJ h ⁻¹	Pennycuick (1989) McCafferty et al. (1998)
	Strategy energy cost	Valore variabile in funzione della strategia di caccia adoperata (es. perch hunting, flight hunting)	Tra 6kJ h ⁻¹ e 69kJ h ⁻¹	
	Satiety energy level	Livello soglia in cui il predatore è sazio	100%	
	Assimilation efficiency	Efficienza di conversione dell'energia contenuta nella preda in energia disponibile per il predatore.	77%	Wallic and Berrett (1979)
	Leaving coefficient	Livello soglia di energia utilizzabile prima di decisione di cambio area di foraggiamento	0-10	
	Activity time	Periodo di attività giornaliera, caratteristico di specie	Tra 18 pm e 6am	
Prey input	Prey density	Densità della popolazione della preda nel patch	Tra 0 e 1	
	Anti-predatory capability	Capacità antipredatoria della preda, dipende dal tipo di preda ma anche da caratteristiche ambientali (es. rifugi per la preda)	Tra 0 e 1	
	Prey energy content	Energia contenuta nella preda	220kJ	Wallic and Berrett (1979)
	Prey type	Difficoltà nella manipolazione della preda	Tra 0 e 1	
	Habitat suitability	Variabile che descrive la disponibilità di aree di foraggiamento idonee	Tra 0 e 1	

Tabella 2.
Descrizione delle regole decisionali

	Decisione	Regole decisionali	Descrizione
Predatore	Searching decision	If time ≥ 18 pm and ≤ 6 am then If predator energy \geq satiety energy level then 0 else If predator energy/satisfaction energy level $<$ rand-var(0,1) then 1 else 0	Definisce le condizioni di inizio di attività di ricerca
	Commuting decision	If time ≥ 18 pm and ≤ 6 am then (if predator_available_energy \leq leaving_energy_level) then 1 else 0	Definisce le condizioni di abbandono del sito di foraggiamento
	Leaving energy level	if EnergyGain= 0 then if last(EnergyGain) $>$ 0 then predator available energy – leaving coefficient else 0	Definisce il livello di energia raggiunto il quale il predatore lascia l'area
	Stop commuting decision	If commting $>$ 0 then If rand-var(0,1) $<$ idoneità ambientale then 1 else 0	Definisce la condizioni di scelta di un nuovo patch
Preda	Anti-predatory behaviour	If search=1 than 1 else 0	Definisce la condizione di insorgenza della risposta antipredatoria

ricerca con una probabilità inversamente proporzionale alla sua energia interna.

La decisione del predatore di lasciare l'area di foraggiamento (B) si basa sulla sua energia interna.

Il predatore decide di lasciare un'area di foraggiamento se la sua energia interna è \leq di un livello soglia (*leaving energy level*). Tale livello energetico non è fisso ma viene definito dal predatore ogni volta che, in seguito a cattura (manipolazione e ingestione della preda), la sua energia interna varia. Il predatore "legge" il suo stato interno e "decide" l'energia spendibile prima di lasciare l'area se non avviene la cattura (*leaving coefficient*).

La decisione di fermarsi in un'area (C) avviene se il predatore incontra un'area che considera idonea per il foraggiamento (per esempio sulla base di caratteristiche strutturali dell'ambiente). La probabilità che in il predatore incontri un'area idonea è funzione stocastica di una variabile che esprime la disponibilità di aree di foraggiamento idonee (*habitat suitability*), con valori compresi tra 0 e 1. Per esempio, se in un ambiente i patch sono tutti idonei, questa variabile assume valore 1 e la probabilità che il predatore, lasciando una data area di foraggiamento, incontri un patch idoneo sarà del 100% (viceversa per il valore 0). Se metà dei patch risultano idonei, la variabile avrà valore 0,5 (ossia la probabilità di reperire un patch idoneo è del 50%).

2.2. Modello preda

Nel sottomodulo preda sono rappresentate le caratteristiche delle prede nell'area di foraggiamento quali la disponibilità (*prey availability*), il contenuto energetico (*prey energy content*) e tipo (*prey type*). La disponibilità della preda espressa dal compartimento (*prey availability*) diminuisce sia in funzione del prelievo da parte del predatore, sia in funzione della risposta antipredatoria (*flusso in uscita*). La preda attiva la risposta antipredatoria, che porta una variazione della "contattabilità" da parte del predatore, quando è presente un predatore nell'area di foraggiamento (*modello decisionale preda*). L'entità della risposta antipredatoria dipende da un parametro (*antipredatory capability*) che varia a secondo del tipo di preda e della presenza di rifugi per quest'ultima.

La probabilità di cattura è una funzione stocastica della disponibilità della preda secondo una proporzionalità diretta.

3. Simulazioni

Mediante simulazioni viene rappresentato l'investimento di energia e tempo nelle diverse attività (*roosting, searching, handling, commuting*). Variando i valori dei parametri delle prede e dell'ambiente è possibile analizzare l'effetto di questi sul comportamento di foraggiamento.

La scala temporale delle simulazioni espressa in ore consente di rappresentare l'attività circadiana del predatore.

In figura 2 viene rappresentata una schematizzazione del ciclo di attività modellizzate.

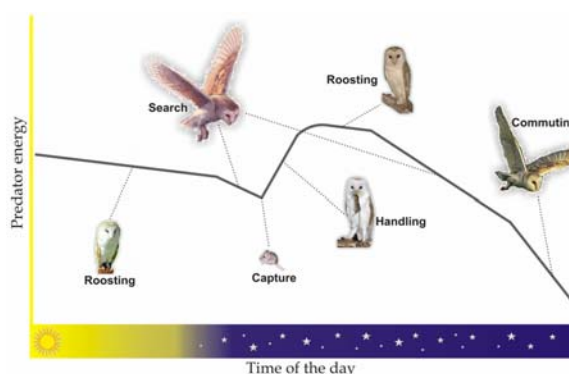


Fig.2 . Schematizzazione del ciclo di attività modellizzate. La differente spesa energetica delle diverse fasi del comportamento è rappresentata dalle variazioni della pendenza della curva.

Riportiamo i risultati di simulazioni in cui viene rappresentato l'effetto della disponibilità delle prede sul budget energetico del predatore, e quindi sull'uso dello spazio. In uno dei due scenari di simulazione illustrati non è considerato l'effetto del comportamento antipredatorio, nell'altro invece lo si considera. Le simulazioni hanno la durata di 10 giorni. La densità iniziale delle prede è sempre = 0,7. Nella prima simulazione (Fig. 3), quando il predatore inizia la sua ricerca nell'area di

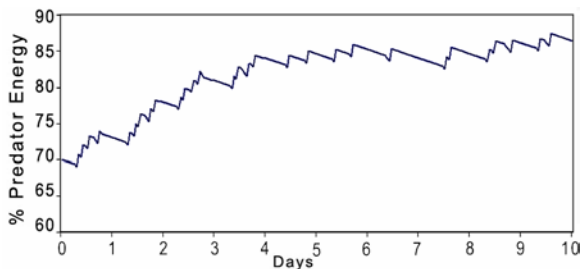


Fig. 3. Simulazione dell'andamento dell'energia del predatore, senza effetto del comportamento antipredatorio. Durata della simulazione: 10 giorni.

foraggiamento, la sua energia interna inizialmente aumenta per poi assestarsi intorno a un livello costante. Tale andamento è relazionabile alla diminuzione della disponibilità della preda in seguito al prelievo da parte del predatore. Per tutta la durata della simulazione, il livello energetico del predatore non raggiunge mai il livello *leaving* e il predatore rimane nell'area di foraggiamento.

Nella seconda simulazione (Fig. 4) viene analizzato l'effetto della risposta antipredatoria delle prede dovuta alla pressione del predatore.

Si osserva che l'andamento dell'energia del predatore è simile alla simulazione senza effetto della risposta antipredatoria ma raggiunge il livello costante a valori più bassi di energia. Dopo 4 giorni, l'energia del predatore raggiunge il livello definito di *leaving* e il predatore lascia l'area di foraggiamento. Si assume in questa simulazione che la successiva area di foraggiamento venga raggiunta al time step immediatamente successivo, sicché la spesa del viaggio tra le aree di foraggiamento non viene considerata come variabile. Nell'area di foraggiamento il valore iniziale della disponibilità di prede è sempre pari a 0,7. Anche in questo caso, dopo un iniziale aumento l'energia del predatore si assesta e il predatore lascia l'area per spostarsi in una terza area di foraggiamento.

Concludendo, si osserva che in una simulazione di 10 giorni, se si considera nullo l'effetto della risposta antipredatoria, il predatore rimane nella stessa area di foraggiamento, poiché la produttività dell'area rimane elevata. Se invece si considera l'effetto della risposta antipredatoria il predatore utilizza tre differenti aree di foraggiamento.

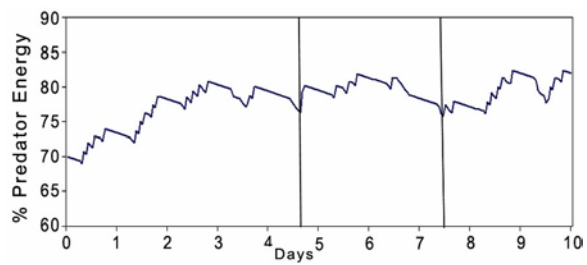


Fig. 4. Simulazione dell'andamento dell'energia del predatore, con effetto del comportamento antipredatorio. Durata della simulazione: 10 giorni.

4. Conclusioni

Un aspetto saliente del modello qui presentato è il fatto che il comportamento del predatore è interamente sviluppato su base energetica. L'approccio modellistico presentato offre interessanti prospettive per rappresentare il comportamento di foraggiamento in relazione alla dinamica della preda. Allo stadio attuale, infatti, il modello permette di simulare il comportamento di un predatore in foraggiamento e di associarlo alle risposte etologiche della preda, seppure in una condizione spazialmente implicita.

Il modello finora interfaccia un predatore col suo ambiente. Successive simulazioni potranno rappresentare individui che adottano differenti strategie comportamentali quantificandone le performance in diversi contesti ambientali.

Sviluppi futuri consisteranno nella rappresentazione di più individui e delle loro interazioni, così da descrivere le dinamiche spazio-temporali a livello di popolazione.

Infine, si prevede di passare dal corrente stadio *spatially implicit* ad una rappresentazione spaziale del sistema.

5. Bibliografia

- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-136.
- DeAngelis, D.L. & Mooij, W. M. (2005) Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **36**, 147-68

- Emlen, J.M. (1966) The role of time and energy in food preference, *The American Naturalist*, **100**, 611-617
- Grimm, V. (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, **115**, 129-148
- Grimm, V. & Railsback, S.F. (2005) *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton, pp 480.
- Holker, F & Breckling, B. (2002) Influence of activity in a heterogeneous environment on the dynamics of fish growth: an individualbased model of roach. *Journal of Fish Biology*, **60**, 1170-89
- Johnson, W.D. (1976) *The bioenergetics of the barn owl (Tyto alba)*. M.Sc.Thesis, California State University, Long Beach, CA.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, **100**, 603-609.
- McCafferty, D.J., Moncrie, J.B., Taylor, I.R., Boddie, G.F. (1998) The use of IR thermography to measure the radiative temperature and heat loss of a barn owl (*Tyto alba*). *Journal of Thermal Biology*, **23**, 311-318.
- Mooij, W.M. & DeAngelis, D.L. (2003) Uncertainty in spatially explicit animal dispersal models. *Ecological Application*, **13**, 794-805.
- Muetzelfeldt, R. & Massheder, J. (2003) The Simile visual modelling environment. *European Journal of Agronomy*, **18**, 345-358.
- Nolet, B.A. & Mooij, W.M. (2002) Search paths of swans feeding on spatially autorrelated tubers. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 451-62.
- Pennycuik, C.J., (1989) *Bird Flight Performance. A Practical Calculation Manual*. Oxford University Press, Oxford.
- Perry, G. & Pianka, E.R. (1997) Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 360-364.
- Railsback, S.F. & Harvey, B.C. (2002) Analysis of habitat-selection rules using an individual-based model. *Ecology*, **83**, 1817-30
- Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 369-404.
- South, A. (1999) Extrapolating from individual movement behaviour to population spacing pattern in a ranging mammal. *Ecological Modelling*, **117**, 343-360
- Taylor, I. (1994) *Barn owls: predator-prey relationships and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge
- Wallick, L.G. & Berrett, G.W. (1976). Bioenergetics and prey selection of captive barn owls. *Condor*, **78**, 139-141.