



Dinamiche di Metapopolazione e gestione di ambienti multi-*patch*: modellizzazione

Carmela Cascone^{a*}, Francesco Giannino^b, Danilo Russo^b, Stefano Mazzoleni^b

^aCentro Regionale di Competenza INNOVA, Dip. di Biologia Vegetale, Università di Napoli Federico II, via Foria, 223- 80139 Napoli Italy

^bDip. di Arboricoltura, Botanica e Patologia Vegetale, Università di Napoli Federico II, via Università 100-80000 Portici (NA) Italy

Abstract

I modelli finora sviluppati per i processi di diffusione finalizzati allo studio della dispersione di specie animali hanno caratterizzato i corridoi mediante parametri costanti e tenendo conto quasi esclusivamente delle differenti concentrazioni della specie nei vari *patch*; fattori quali le differenze ambientali inter-*patch* e la permeabilità dei corridoi sono stati trascurati o artificialmente resi poco importanti. Per fini gestionali risulta interessante analizzare, invece, sistemi *multi-patch* con differente grado di permeabilità dei corridoi di connessione e differente morfologia dei *patch*. Nel presente lavoro lo studio delle dinamiche di tali sistemi è stato affrontato avvalendosi del software di simulazione SIMILE (Muetzelfeldt e Massheder, 2003). Tali simulazioni hanno messo in evidenza che: le dinamiche di popolazione sono fortemente influenzate dalla presenza e dalla permeabilità dei corridoi; a parità di condizioni ambientali, la popolazione che vive nel *patch* col minor rapporto perimetro/area raggiunge la maggiore *carrying capacity*. Ai fini della conservazione, dunque, l'analisi condotta con SIMILE rimarca l'importanza non solo della creazione ma anche della corretta gestione dei corridoi ecologici e degli *habitat* occupati dalle specie *target* del *patch*. © 2004 SItE. All rights reserved

Keywords: Metapopolazioni; Modello Simile; Corridoi; Gestione

1. Introduzione

Uno dei principali argomenti nell'ambito della modellistica ecologica è dato dallo studio delle dinamiche di popolazione, sia vegetali sia animali (Gillet, 2002). Già nel XIX secolo Malthus (Malthus, 1798) e Verhulst (Verhulst, 1838) avevano realizzato dei semplici modelli di crescita di popolazioni isolate (Hutchinson, 1978), ma i primi modelli ecologico-matematici sulle dinamiche di popolazione sono da considerarsi quelli di Lotka, Volterra (1926) oltre a

molte delle problematiche, sollevate durante il XIX secolo, nel campo delle dinamiche vegetazionali (Glenn-Lewin *et al.*, 1992).

Negli ultimi anni, grazie agli sviluppi dell'analisi numerica e informatica, sono stati prodotti vari modelli sulle dinamiche di popolazione il cui scopo è simulare il comportamento delle principali variabili del sistema (biomassa, numero di individui, peso). Attualmente, gli studi sull'importanza della dispersione nelle dinamiche di popolazione ha portato, inoltre, allo sviluppo di modelli che includessero il fenomeno di dispersione in vari modi. Tra i primi lavori in questo campo vi sono gli studi

* Corresponding author. Tel.: +390812538507; fax: +0-000-000-0000 ; e-mail: carcasco@unina.it.

pionieristici sulla dispersione casuale di Skellam (1951), Kierstead e Slobodkin (1953), Segel e Jackson (1972). Questi modelli usano il metodo definito *reaction-diffusion* che si basa sul concetto probabilistico del movimento casuale (Fisher, 1937) o quasi-casuale degli organismi che si disperdono. Nell'insieme queste assunzioni sulla dispersione conducono a modelli di diffusione delle popolazioni deterministici.

Il nostro modello si inserisce in questo filone di modellizzazione.

In figura 1 viene mostrato, in maniera schematica, il modello di diffusione realizzato in ambiente Simile. Simile (www.simulistics.com) è un software di modellazione basato su oggetti. Questo ambiente fornisce un supporto molto potente e flessibile per la modellazione di dinamiche di sistemi ambientali. Esso consente di realizzare e simulare tali dinamiche usando linguaggi di programmazione convenzionali e superando i problemi di implementazione dei relativi modelli matematici.

Il software usa il paradigma di modellazione dei Sistemi Dinamici noto come compartimento-flusso.

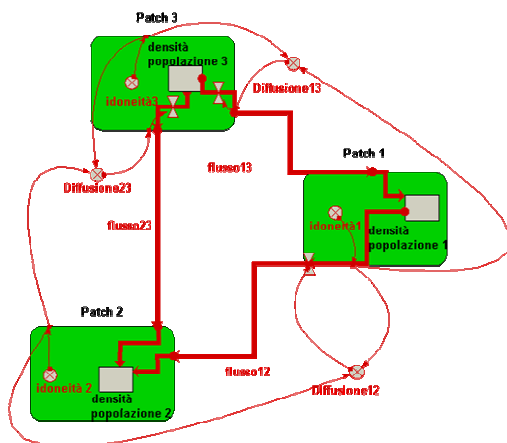


Fig. 1. Modello di diffusione in ambiente Simile.

2. Materiali e Metodi

Il nostro modello mira a descrivere, qualitativamente e quantitativamente, le dinamiche di una metapopolazione le cui sottopopolazioni sono distribuite in due o più *patch* di habitat a differente

idoneità. La diffusione di individui tra le sottopopolazioni è resa possibile dalla presenza di elementi di connessione caratterizzati da differente permeabilità. Il potenziale di diffusione, inoltre, è influenzato dalle differenti densità delle popolazioni nei *patch* e dalla diversa idoneità ambientale di questi ultimi.

L'idoneità ambientale è rappresentata da due componenti: le caratteristiche ambientali che descrivono la risorsa trofica e la risorsa rifugio, e le caratteristiche morfologiche e topografiche del *patch*.

Gli **assunti** che sono alla base del nostro modello vengono di seguito descritti.

1. Le popolazioni hanno una crescita logistica.
2. Il parametro di idoneità ambientale rappresenta tutte le caratteristiche ambientali che descrivono la risorsa trofica e la risorsa rifugio offerte dal *patch* alla popolazione. Essa è inversamente proporzionale alla densità di popolazione in quel *patch*. L'idoneità ambientale, dunque, rappresenta la *carrying capacity* del *patch*. Essa, in particolare, influenza il tasso di natalità della popolazione.
3. L'idoneità ambientale è funzione anche di un parametro che rappresenta le caratteristiche fisico-strutturali (morfologia, topografia) del *patch*. Tali caratteristiche, pur influenzando la sopravvivenza degli individui della popolazione non sono da essi modificate.
4. L'area del *patch* utilizzabile dalla specie (*core area*) ne influenza l'idoneità ambientale.
5. La *core area* del *patch* è funzione di un indice di frammentazione, che indica la complessità del bordo del *patch*, e della sensibilità della specie all'estensione del margine (*effetto margine*).
6. L'indice di frammentazione è dato dal rapporto perimetro/area del *patch*.
7. La permeabilità indica il differente grado con cui l'elemento di connessione ("corridoio ecologico") tra i *patch* può essere attraversato.

La diffusione indica la percentuale di passaggio tra un *patch* e l'altro. Essa è funzione della differenza di popolazione, della differenza di idoneità ambientale e della permeabilità. Nelle tabelle 1 e 2 vengono indicate le componenti del sistema e le variabili che influenzano le dinamiche di popolazione ed i flussi di diffusione tra i *patch*.

Tabella 1
Elementi che caratterizzano i patch e le popolazioni in essi presenti

	Nome	Descrizione	Funzione Matematica	Valore
Parametri di popolazione	Densità Popolazione	Densità di popolazione in ogni <i>patch</i>		
	Natalità	Percentuale di individui che entra a far parte del sistema nell'unità di tempo	$(\text{Nati} / \text{Totale popolazione}) * 100$	Caratteristico della specie
	Natalità del <i>patch</i>	Natalità influenzata dall'idoneità ambientale	$\text{Natalità} * \text{Idoneità fisica}$	
	Mortalità	Percentuale di individui eliminata dal sistema nell'unità di tempo	$(\text{Morti} / \text{Totale popolazione}) * 100$	Caratteristico della specie
Parametri del Patch	Idoneità fisica	Quota, esposizione, pendenza	Valore derivante da una classificazione del territorio rispetto alle esigenze della specie	Coefficiente in [0-1]
	Idoneità del <i>patch</i>	Idoneità influenzata dalle caratteristiche fisiche e morfologiche del <i>patch</i>	$\text{Idoneità fisica} * \text{Area del patch}$	
	Idoneità ambientale	Risorse	$\text{Idoneità del patch} / (\text{popolazione} + 1)$	
	Area del <i>patch</i>	Superficie occupata dal <i>patch</i> comprensiva della fascia ecotonale	E' una misura di superficie	Caratteristico del <i>patch</i>
	Sensibilità	Sensibilità della specie all'effetto margine	E' una funzione crescente della sensibilità della specie	Coefficiente in [0-1]
	Indice frattale	E' una misura della complessità del bordo di un <i>patch</i>	$\text{Perimetro patch} / \text{Area patch}$	> 0
	Core Area	Area effettivamente utilizzabile dalla specie	$\text{Area patch} * (1 - \text{sensibilità} * \text{indice frattale})$	> 0

3. Simulazioni

L'analisi delle dinamiche del sistema modellizzato è stata effettuata basandosi sulle simulazioni indicate di seguito.

Nella prima simulazione (grafico 1) sono stati considerati *patch* isolati, quindi la permeabilità dei corridoi è stata posta pari a zero; inoltre nessun fattore (idoneità fisica, sensibilità all'effetto margine, Area del *patch*) influenza la dinamica delle popolazioni. Si osserva quindi che, partendo da diverse densità di popolazione, si raggiunge la *carrying capacity* in tempi diversi (direttamente proporzionali alla natalità).

3.1. 3 patch e 2 corridoi

Se si considerano tre *patch* connessi da due corridoi con la massima permeabilità ed in cui nessun fattore (idoneità fisica, sensibilità all'effetto margine, Area del *patch*) influenza la dinamica delle popolazioni, si osserva che esse tendono a raggiungere uno stesso valore di densità più rapidamente di quando erano isolate (grafico 2). Infatti gli individui che vivono nel *patch* più affollato tendono a spostarsi verso il *patch* meno affollato essendo il potenziale di diffusione influenzato solo dalle diverse densità. In questo caso una riduzione della permeabilità dei corridoi riduce il flusso verso i *patch* a minore densità (a seconda del corridoio influenzato) mentre quelli a densità più alta raggiungono valori maggiori rispetto al caso con massima permeabilità.

Tabella 2
Elementi che caratterizzano i flussi di diffusione

Nome	Descrizione	Equazione Matematica	Valore
Permeabilità	Capacità a lasciarsi attraversare degli elementi di connessione	Il valore è caratteristico del corridoio e della specie	Coefficiente in [0-1]
Differenza di idoneità ambientale	Differenza Standardizzata delle Idoneità Ambientali	$(idoneità2 - idoneità1) / (idoneità2 + idoneità1)$	
Differenza di densità di popolazione	Differenza Standardizzata delle Densità di Popolazione	$(popolazione1 - popolazione2) / (popolazione1 + popolazione2)$	
Potenziale di diffusione	Media della somma di Differenza di densità e Differenza di idoneità	$(Differenza\ di\ densità\ di\ popolazione + Differenza\ di\ idoneità\ ambientale) / 2$	
Diffusione	Percentuale di individui che si sposta tra i <i>patch</i>	$Popolazione * Potenziale\ di\ diffusione * Permeabilità$	

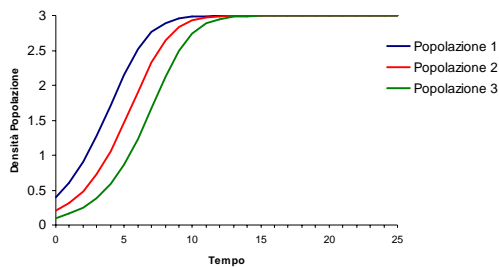


Grafico 1. Crescita di popolazioni isolate.

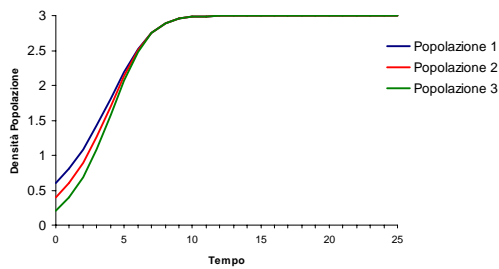


Grafico 2. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale 1 > densità di popolazione iniziale 2 > densità di popolazione iniziale 3.

Se invece di modificare la permeabilità dei corridoi si modificano le idoneità dei patch, in modo che la popolazione a densità più bassa viva nel patch con idoneità più alta mentre quella a densità più alta si trovi nel patch a minor idoneità, si osserva che le

popolazioni raggiungono *carrying capacity* proporzionali alle idoneità ambientali (grafico 3).

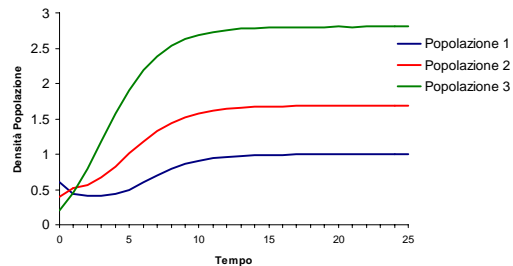


Grafico 3. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale 1 > densità di popolazione iniziale 2 > densità di popolazione iniziale 3 e idoneità fisica 3 > idoneità fisica 2 > idoneità fisica 1.

3.2. 3 patch 3 corridoi

Se si considerano tre patch connessi da tre corridoi con la massima permeabilità ed in cui nessun fattore (idoneità fisica, sensibilità all'effetto margine, Area del patch) influenza la dinamica delle popolazioni, si osserva che essi tendono a raggiungere uno stesso valore di densità molto più rapidamente di tutti i casi già considerati (grafico 4). Quindi in ordine di rapidità di crescita troviamo: popolazioni isolate, 3 popolazioni e 2 corridoi e 3 popolazioni e 3 corridoi.

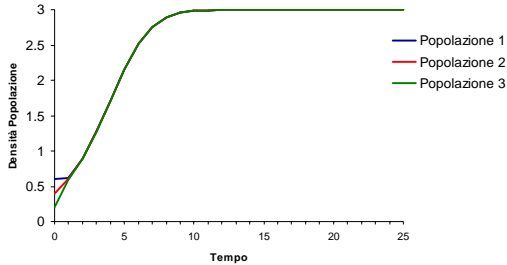


Grafico 4. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale $1 >$ densità di popolazione iniziale $2 >$ densità di popolazione iniziale 3.

Nell'ultimo caso il maggior numero di connessioni consente flussi più veloci a parità di densità di popolazione; dal punto di vista applicativo, questo risultato rimarca il valore dei corridoi nella facilitazione del flusso genico da comparti diversi di una metapopolazione, garantendo, così, quella variabilità genetica indispensabile per la sopravvivenza di una specie.

Se invece di modificare la permeabilità dei corridoi si modificano le idoneità dei patch, in modo che la popolazione a densità più bassa viva nel patch con idoneità più alta mentre quella a densità più alta si trovi nel patch a minor idoneità, si osserva che le popolazioni raggiungono carrying capacity proporzionali alle idoneità ambientali (grafico 5).

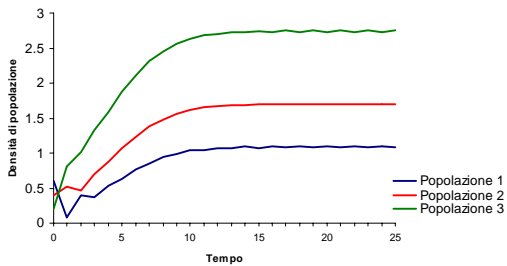


Grafico 5. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale $1 >$ densità di popolazione iniziale $2 >$ densità di popolazione iniziale 3 e idoneità fisica $3 >$ idoneità fisica $2 >$ idoneità fisica 1.

3.3. "Effetto Margine" e Dinamica di popolazione

Volendo considerare delle specie sensibili all'effetto margine è stato introdotto un indice che rappresentasse la complessità morfologica del patch. Tale indice (*indice frattale*) è dato dal rapporto tra perimetro ed area del patch. Nello schema seguente vengono illustrati i valori che l'indice può assumere in corrispondenza di varie forme dei patch.

Effettuando alcune simulazioni si può osservare che, a parità di condizioni, la popolazione che vive nel patch col minor rapporto perimetro/area raggiunge la maggiore carrying capacity (grafici 6, 7, 8, 9).

Anche in questo caso una riduzione della permeabilità determina una crescita più lenta per le popolazioni a minore densità; infatti queste, pur avendo una maggiore area a disposizione (minor rapporto perimetro/area), subiscono una riduzione del flusso in entrata.

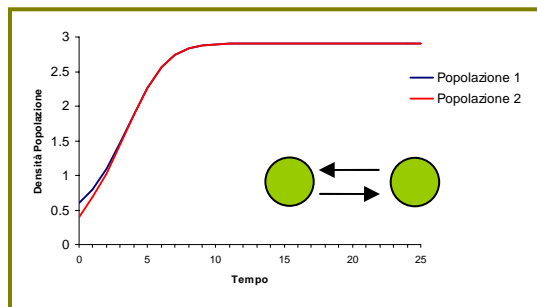


Grafico 6. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale $1 >$ densità di popolazione iniziale 2 e indice frattale $1 =$ indice frattale 2.

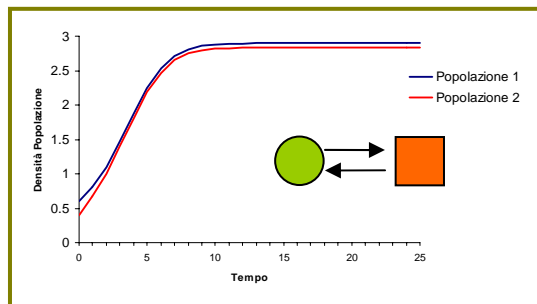


Grafico 7. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale $1 >$ densità di popolazione iniziale 2 e indice frattale $2 >$ indice frattale 1.

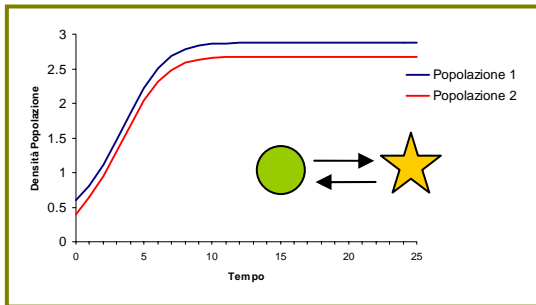


Grafico 8. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale 1 > densità di popolazione iniziale 2 e indice frattale 2 > indice frattale 1.

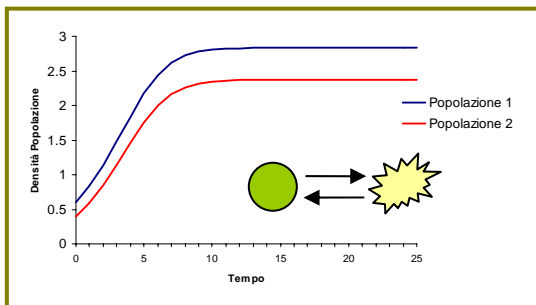


Grafico 9. Crescita di popolazione con densità di popolazione iniziale 1 > densità di popolazione iniziale 2 e indice frattale 2 > indice frattale 1.

4. Conclusioni

E' risultato interessante, soprattutto a fini gestionali, analizzare le dinamiche di popolazione in patch isolati ed in sistemi multi-patch con differente grado di permeabilità dei corridoi di connessione. In generale si è osservato che le dinamiche di popolazione sono fortemente influenzate dalla presenza e dalla permeabilità dei corridoi. Infatti l'esistenza di connessioni permette l'instaurarsi di flussi che garantiscono scambi di individui tra patch. Tali flussi sono tanto più rapidi quanto più il corridoio di connessione risulta permeabile. Da un punto di vista biologico questo si traduce in una maggiore variabilità genetica degli individui nei patch. Tale variabilità è molto importante per garantire la sopravvivenza di una specie. Se si tiene conto anche dell'idoneità ambientale dei patch si può inoltre osservare che il sistema di popolazioni si mantiene solo nel caso in cui venga effettuata una corretta gestione dei singoli patch. Infatti patch con

caratteristiche ambientali favorevoli ma con fattori (predazione, caccia) che determinano tassi di crescita negativi sono dei veri e propri *sink* che eliminano elementi dal sistema e, in alcuni casi, senza possibilità di recupero per la metapopolazione. A fini conservativi, dunque, risulta fondamentale non solo la creazione ma anche la corretta gestione dei corridoi ecologici e degli *habitat* occupati dalle specie *target*.

A questo scopo risulta di interesse analizzare e modellizzare anche l'etologia delle specie oggetto di studio, ponendo particolare attenzione ai comportamenti individuali o almeno caratterizzando i comportamenti differenti che possono avere individui di sesso diverso o appartenenti a varie classi di età. La ricerca in questo settore si sta muovendo in questa direzione, cercando di produrre modelli *individual-based*. Lungo questo filone si inserisce anche la nostra ricerca futura.

Bibliografia

- Fisher, R. A. (1937) The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics*, **7**, 355-369.
- Gillet, F., Besson, O. & Gobat, J. M. (2002) PATUMOD: a compartment model of vegetation dynamics in wooded pastures. *Ecological Modelling*, **147**, 3, 267-290.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. & Veblen, T. T. (1992) Plant Succession: Theory and Prediction. *Population and community biology*, **11**, pp. 352. Chapman & Hall, London.
- Kierstead, H. & Slobodkin, B. L. (1953) The size of water masses containing plankton blooms. *Journal of Marine Research*, **12**, 141-147.
- Malthus, T. R. (1798) *An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society*. J. Johnson in St. Pauls Churchyard, London.
- Muetzelfeldt, R. & Massheder, J. (2003) The Simile visual modelling environment. *Europ. J. Agronomy*, **18**, 345-358.
- Segel, L. A. & Jackson, J. L. (1972) Dissipative structure: An explanation and an ecological example. *Journal of Theoretical Biology*, **37**, 545-559.
- Skellam, J. G. (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, **38**, 196-218.
- Verhulst, P. F. (1838) Notice sur la loi que population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathematique et Physique*, **10**, 113-121.
- Volterra, V. (1926) Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei*, **6**, 2, 31-113.