Stima di parametri per una risposta funzionale non lineare in un sistema preda-predatore stocastico

Sara Pasquali

CNR - Istituto di Matematica Applicata e Tecnologie Informatiche

Milano

Gianni Gilioli

Dipartimento Gestione dei Sistemi Agrari e Forestali

Università di Reggio Calabria

Osservazioni discrete

Stima di parametri da una serie temporale di dati preda-predatore $\Rightarrow$ inferenza parametrica per processi di diffusione con osservazioni discrete.

- Prakasa-Rao B.L.S. (1999), Sørensen H. (2004).

Numero elevato di osservazioni $\Rightarrow$ consistenza e asintotica normalità.

Biologia $\Rightarrow$ poche osservazioni $\Rightarrow$ approccio Bayesiano, metodi MCMC.

- Eraker B. (2001), Elerian O. et al. (2001), Golightly A. and Wilkinson D.J. (2005, 2008), Stramer O. and Yan J. (2007).

Considerazioni biologiche

- Obiettivo: studio della risposta funzionale (= tasso di predazione individuale come funzione dell'abbondanza della preda) in un sistema preda-predatore acarino
- La risposta funzionale è sistema-specifica: dipende da preda, predatore e dalle caratteristiche ambientali
- L'analisi della risposta funzionale è solitamente effettuata in laboratorio in condizioni semplificate
- Un problema è capire se gli esperimenti condotti in laboratorio possono rappresentare l'andamento della risposta funzionale in sistemi naturali

Considerazioni biologiche

Il problema dell'estensione ai sistemi naturali deve tener conto di

- problemi di scala: l'andamento degli individui in ambienti piccoli è diverso rispetto ad ambienti grandi
- caratteristiche dell'organizzazione ambientale: la disposizione spaziale della pianta ospite può influenzare gli andamenti di preda e predatore
- grado di artificialità introdotto negli esperimenti

È particolarmente utile considerare questi aspetti nello studio della risposta funzionale, soprattutto in problemi di controllo biologico in cui l'uso dei modelli preda-predatore può aiutare nelle decisioni.

Assunzioni ecologiche

- Sistema chiuso (non c'è immigrazione o emigrazione) $\Rightarrow$ sono considerate solo dinamiche locali
- Siamo interessati a un singolo ciclo della popolazione e non ad andamenti a lungo termine
- Conoscenza dei parametri biodemografici che caratterizzano preda e predatore
- Le variazioni nelle condizioni abiotiche (temperatura, umidità, ecc.) influenzano sia la dinamica della preda che quella del predatore, ma non la risposta funzionale

Modello deterministico

$$\begin{cases} dx_t = [r x_t G(x_t) - b y_t F(x_t, y_t; q)]\, dt & x(0) = x_0 \\ dy_t = [b' y_t F(x_t, y_t; q) - u y_t]\, dt & y(0) = y_0 \end{cases}$$

- x_t, y_t biomasse normalizzate di preda e predatore
- r = tasso specifico di crescita della preda
- b = tasso specifico di predazione
- b' = tasso specifico di produzione del predatore
- u = tasso specifico di perdita del predatore
- q = efficienza del processo di predazione
- $G(x)$ = crescita della preda in assenza di predatore
- $F(x, y; q)$ = risposta funzionale del predatore all'abbondanza di preda

Modello Lotka-Volterra

$$G(x) = 1 - x \quad ; \quad F(x, y; q) = \frac{q}{b} x$$

$$q_t = q_0 + \sigma \xi_t$$ (incertezza demografica)

$$\Rightarrow \begin{cases} dx_t = \left[r x_t \left(1 - x_t\right) - q_0 x_t y_t \right] dt - \sigma x_t y_t dw_t^{(1)} + \epsilon x_t dw_t^{(2)} \\ dy_t = \left[c q_0 x_t y_t - u y_t \right] dt + c \sigma x_t y_t dw_t^{(1)} + \eta y_t dw_t^{(2)} \end{cases}$$

Stima di q_0

- Gilioli G., Pasquali S., Ruggeri F. (2008), Bayesian inference for functional response in a stochastic predator-prey system, *Bulletin of Mathematical Biology* 70, 358-381

Modello di Ivlev

$$G(x) = 1 - x \quad ; \quad F(x, y; q) = 1 - e^{-qx}$$

$$\Rightarrow \begin{cases} dx_t = \left[r x_t \left(1 - x_t\right) - b y_t \left(1 - e^{-q x_t}\right) \right] dt \\ dy_t = \left[b' y_t \left(1 - e^{-q x_t}\right) - u y_t \right] dt \end{cases}$$

Modello di Ivlev:

- largamente usato;
- biologicamente realistico: modello non-lineare con saturazione in cui il cibo per ogni individuo raggiunge un massimo;
- è semplice e considera un solo parametro: l'efficienza del processo di predazione q.

Modello di Ivlev

- Incertezza demografica (tiene conto dell'incertezza dovuta al processo di predazione)
- Incertezza ambientale (dovuta alle fluttuazioni delle variabili ambientali)

$\Rightarrow$ modello stocastico

$$\begin{cases} dx_t = [rx_t(1-x_t) - by_t\left(1-e^{-qx_t}\right)]dt - b\sigma y_t e^{-qx_t} dw_t^{(1)} + \varepsilon x_t dw_t^{(2)} \\ dy_t = [b' y_t\left(1-e^{-qx_t}\right) - uy_t]dt + b'\sigma y_t e^{-qx_t} dw_t^{(1)} + \eta y_t dw_t^{(2)} \end{cases}$$

- $w_t^{(1)}$ e $w_t^{(2)}$ processi di Wiener indipendenti
- $q,\ \sigma,\ \varepsilon,\ \eta$ parametri non noti
- stima di q e σ

Stima Bayesiana

$\hat{X} = (X_0, X_1, ..., X_p)$ osservazioni ai tempi $t_0, t_1, ..., t_p$,
$\Delta_i = t_i - t_{i-1}$ e $\theta = (q, \sigma^2)$ vettore dei parametri

Distribuzione a posteriori

$$\pi\left(\theta|\hat{X}\right) \propto \pi(\theta)\prod_{i=1}^{p} f\left(X_i|X_{i-1},\theta\right)$$

- distribuzione a priori $\pi(\theta)$
- $f\left(X_i|X_{i-1},\theta\right) \propto \left|\left[\beta\left(X_{i-1};\theta\right)\beta^T\left(X_{i-1};\theta\right)\right]^{-1}\right|^{\frac{1}{2}} \cdot$
$\cdot \exp\left\{-\frac{1}{2}\left[X_i - X_{i-1} - \mu(X_{i-1};\theta)\Delta_i\right]^T\right.$
$\left.\cdot\left[\Delta_i\,\beta\left(X_{i-1};\theta\right)\beta^T\left(X_{i-1};\theta\right)\right]^{-1}\left[X_i - X_{i-1} - \mu(X_{i-1};\theta)\Delta_i\right]\right\}$

Schema del metodo MCMC

In molti studi relativi alla dinamica di popolazioni gli intervalli tra osservazioni sono grandi per garantire una buona approssimazione della verosimiglianza $\Rightarrow$ si generano ulteriori dati tra due osservazioni reali

Schema MCMC per la stima di $\theta = (q, \sigma^2)$

1. estrarre un valore per θ dalla distribuzione a priori $\pi(\theta)$
2. generare i dati latenti
3. estrarre un valore per θ dalla distribuzione a posteriori $\pi(\theta|Y)$

Dopo un n. sufficientemnte grande di iterazioni $\Rightarrow$ approssimazione della distribuzione di θ.

Applicazione

Stima della risposta funzionale nel sistema preda-predatore
Tetranychus urticae - Phytoseiulus persimilis

Dinamica

$$\begin{cases} dx_t = [rx_t(1-x_t) - by_t\left(1-e^{-qx_t}\right)]dt - b\sigma y_t e^{-qx_t} dw_t^{(1)} + \varepsilon x_t dw_t^{(2)} \\ dy_t = [b' y_t\left(1-e^{-qx_t}\right) - uy_t]dt + b'\sigma y_t e^{-qx_t} dw_t^{(1)} + \eta y_t dw_t^{(2)} \end{cases}$$

$r = 0.11 \quad b = 0.88 \quad b' = 0.35 \quad u = 0.19$ (Buffoni e Gilioli, 2003)

Dati

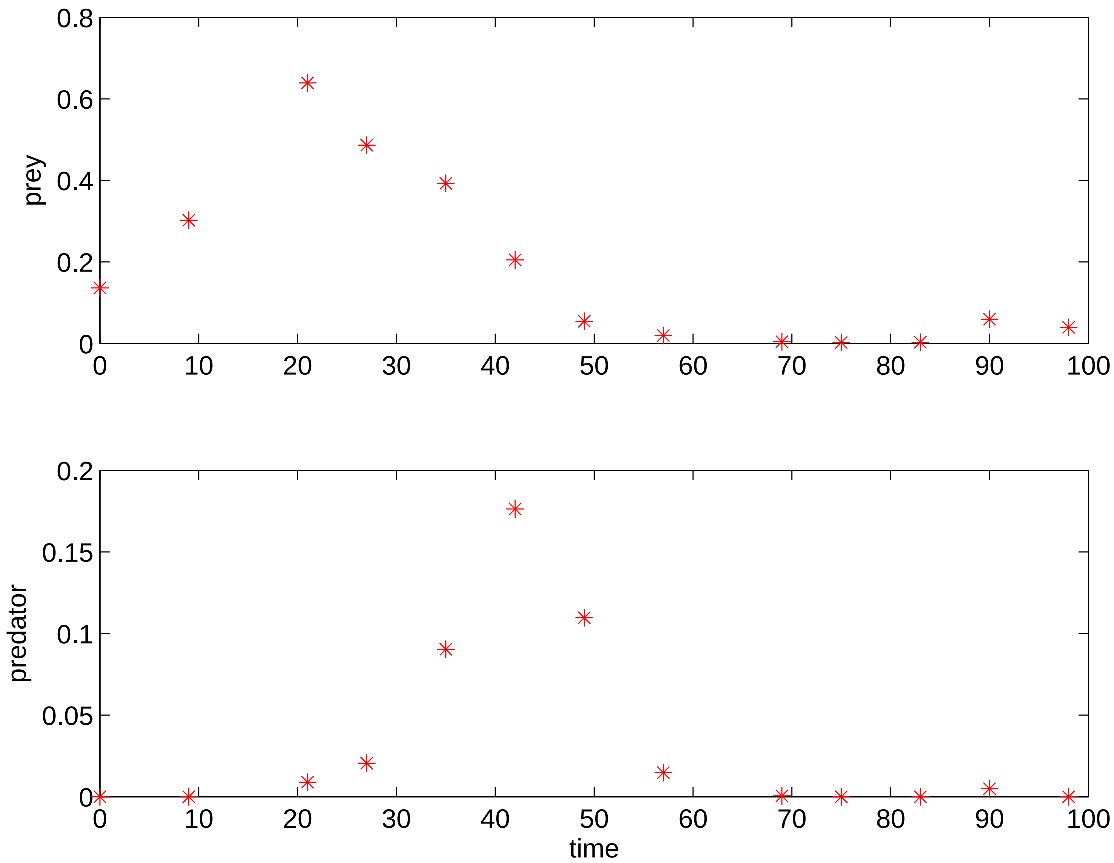
Due insiemi di dati

- dati derivanti da uno studio estensivo: 8 dinamiche di preda-predatore utilizzate per ottenere una stima per ε, η utilizzando un metodo dei minimi quadrati

$$\varepsilon = 0.079 \quad \eta = 0.106$$

- dati derivanti da uno studio intensivo: 12 dinamiche preda-predatore utilizzate per ottenere una stima di q e σ tramite il metodo MCMC presentato

Dati di campo



Dati raccolti a 13 tempi diversi in una coltivazione di fragole (1 ettaro) in pieno campo a Ragusa.
Il predatore è rilasciato nel sistema dopo 21 giorni.

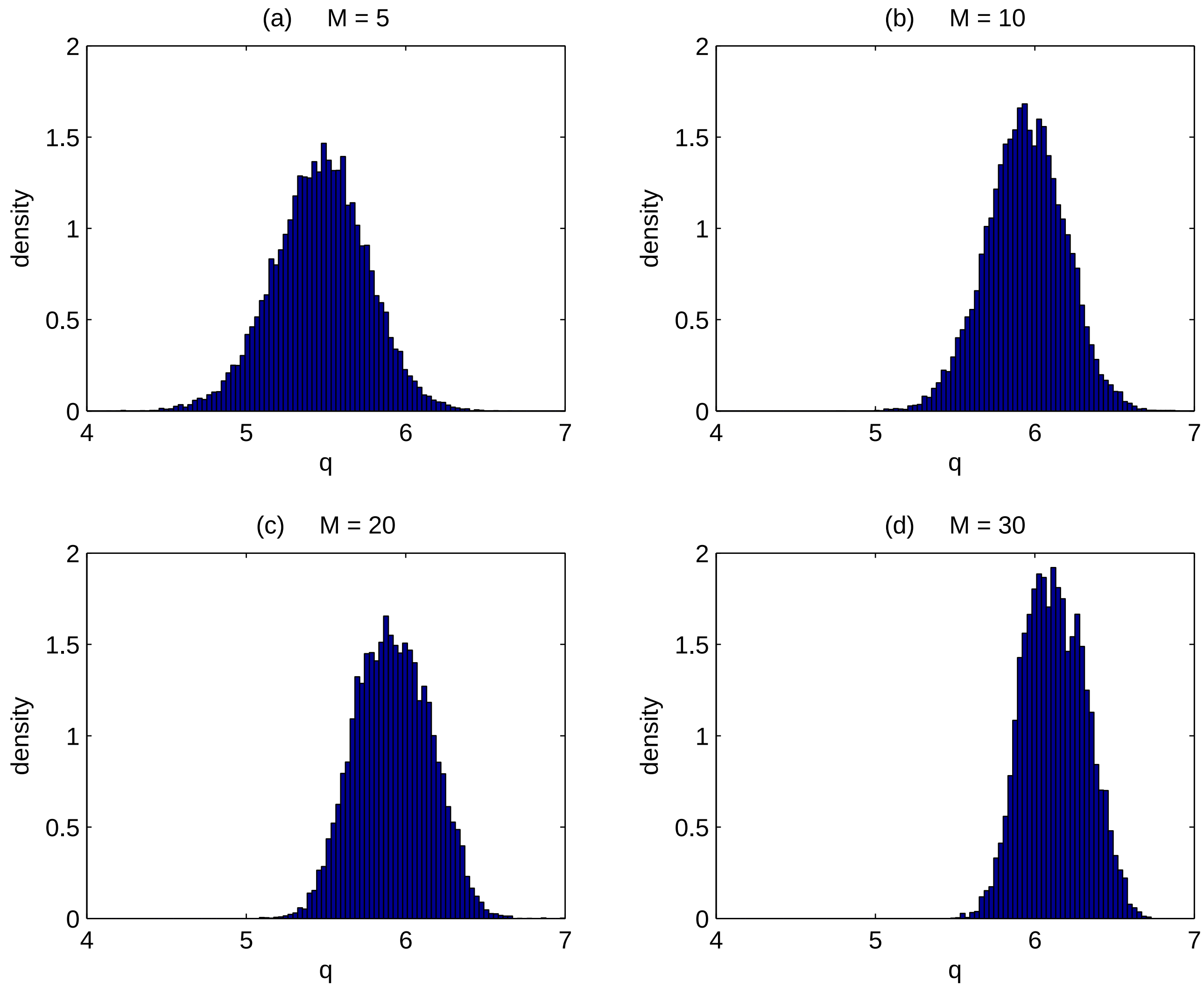
Dati di campo

- Media delle abbondanze di preda e predatore delle 12 dinamiche (studio intensivo)
- Solo primo ciclo della dinamica (70 giorni); altri fattori entrano in gioco dopo questo tempo e non sono considerati dal modello (servirebbe un terzo livello trofico)

Dati latenti	5	10	20	30
$\hat{q}$	5.4752	5.9463	5.9187	6.1220
$\hat{\sigma}$	2.9090	2.8200	2.4219	2.4731

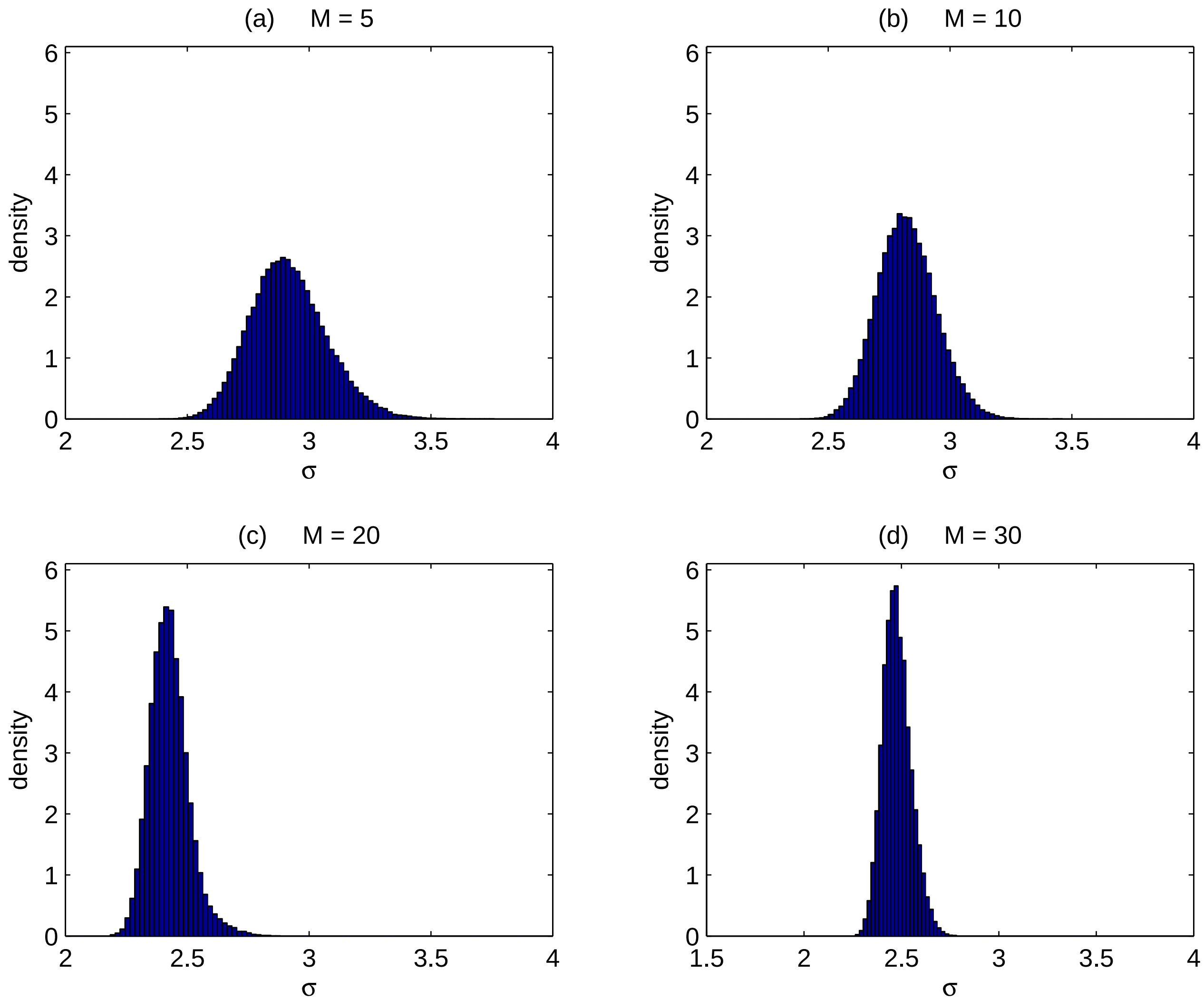
Stime: mediane a posteriori

Distribuzione a posteriori di q



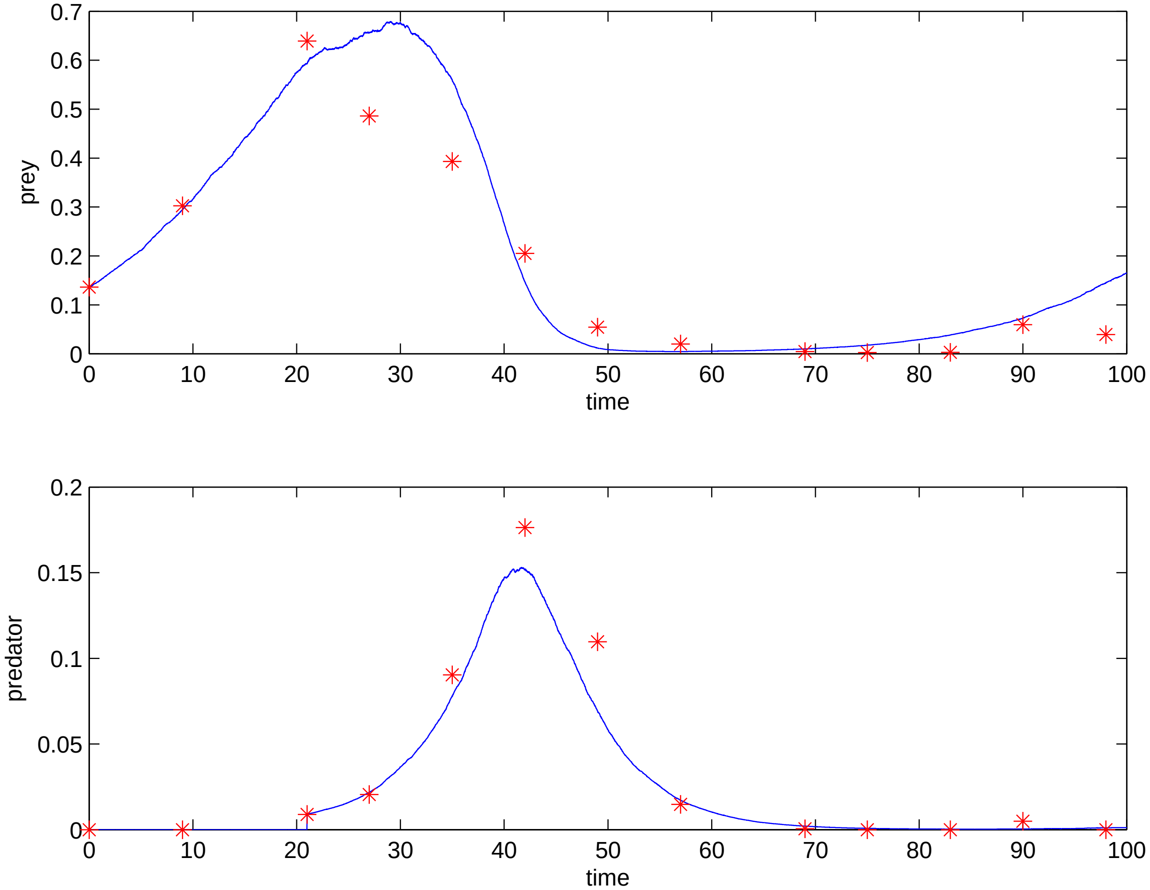
Metodo MCMC con 100000 simulazioni.

Distribuzione a posteriori di σ



Metodo MCMC con 100000 simulazioni.

Dinamica preda-predatore



Condizioni iniziali: $x_0 = 0.1342, y_0 = 0.0089$.
Traiettorie: medie su 100 simulazioni.

Ulteriori sviluppi

- Stimare i parametri η, ε con il metodo proposto
- Testare il modello su differenti insiemi di dati dello stesso sistema biologico e di diversi sistemi preda-predatore
- Considerare altre forme della risposta funzionale (es. supply-demand)
- Confrontare i risultati ottenuti per diverse risposte funzionali per vedere quale meglio interpreta i dati di campo