



**POLITECNICO**  
MILANO 1863

Scuola di Ingegneria Civile, Ambientale e Territoriale

Corso di Laurea in Ingegneria per l'Ambiente e il Territorio

**Dinamica spazio-temporale del briozoo  
*Fredericella sultana*, ospite primario nel  
ciclo della malattia proliferativa renale**

Relatore: Prof. Marino Gatto

Correlatore: Dr. Lorenzo Mari

Tesi di Laurea di:  
Andrea Comini Matr. 837863

Anno accademico 2016-2017





**POLITECNICO**  
MILANO 1863

Scuola di Ingegneria Civile, Ambientale e Territoriale

Corso di Laurea in Ingegneria per l'Ambiente e il Territorio

**Dinamica spazio-temporale del briozoo  
*Fredericella sultana*, ospite primario nel  
ciclo della malattia proliferativa renale**

Relatore: Prof. Marino Gatto

Correlatore: Dr. Lorenzo Mari

Tesi di Laurea di:  
Andrea Comini Matr. 837863

Anno accademico 2016-2017



# RINGRAZIAMENTI

---

Desidero ringraziare tutti coloro che mi hanno aiutato nella realizzazione della mia tesi di laurea con suggerimenti, critiche e osservazioni: a loro va la mia gratitudine.

Ringrazio innanzitutto le persone che hanno reso possibile questo lavoro, i miei relatori Marino Gatto e Lorenzo Mari. Grazie al prof. Marino Gatto per avermi dato la possibilità di svolgere questa tesi ed aver fornito numerosi preziosi consigli. Grazie al prof. Lorenzo Mari per avermi seguito durante tutto lo svolgimento del lavoro, per essere stato sempre presente e disponibile in qualsiasi giorno e a qualsiasi ora e per aver risolto ogni mio problema ed ogni mio dubbio.

Un ringraziamento particolare va ad Anna, perché, oltre ad essermi stata sempre vicina, ha speso parecchio del suo tempo per aiutarmi a far sì che questo lavoro fosse realizzato nel miglior modo possibile. Senza di lei sarebbe stato tutto più difficile.

Un enorme grazie ai miei genitori per avermi continuamente incoraggiato e supportato, nei momenti facili e nei momenti più duri. Grazie a Martina per il sostegno morale e per gli aiuti forniti nell'ultimo periodo.



## SOMMARIO

---

*Fredericella sultana* è uno dei più comuni briozoi d'acqua dolce e vive tipicamente in fiumi e torrenti. Si tratta di un animale coloniale, in cui le colonie sono costituite da singoli individui, gli zooidi. La riproduzione avviene principalmente per gemmazione, attraverso la quale nascono nuovi zooidi all'interno di una colonia, e mediante la produzione di statoblasti, strutture simili a semi che vengono rilasciate dagli zooidi e possono attecchire e formare una nuova colonia. Recentemente è stato scoperto che i briozoi d'acqua dolce, e in particolare *F. sultana*, sono ospiti di *Tetracapsuloides bryosalmonae*, un parassita che è anche la causa della malattia proliferativa renale (proliferative kidney disease, PKD) che colpisce i salmonidi. Il ciclo di vita di *T. bryosalmonae* consiste infatti in una continua alternanza tra infezioni ai briozoi e infezioni ai salmonidi. È stato osservato che i salmonidi sono molto più suscettibili alla malattia se esposti ad acque più calde del normale. Visto che la PKD è una patologia molto dannosa e problematica per gli allevamenti ittici, in questo progetto di tesi è stato implementato un modello di dinamica delle popolazioni di *F. sultana*, che può fungere da supporto decisionale predittivo nel momento della pianificazione di strategie di mitigazione contro la PKD. Il modello descrive, in modo stocastico, le dinamiche demografiche di colonie di *F. sultana* di taglie differenti e le loro interazioni. In particolare, la dinamica delle colonie è modellizzata come una serie di eventi: nascita e morte degli zooidi, frammentazione delle colonie, deposizione, morte e schiusa degli statoblasti. La scelta di quale evento si realizzi ad ogni istante temporale è descritta attraverso l'algoritmo di Gillespie, un procedimento stocastico pensato in origine per simulare sistemi chimici. Il modello è stato inizialmente sviluppato in modo spazialmente implicito. Successivamente ne è stata realizzata anche una versione spazialmente esplicita. In particolare, si è deciso di applicare il modello a semplici strutture di tipo fluviale, descritte attraverso grafi orientati georeferenziati. Sono state eseguite diverse simulazioni sia per il modello a spazio implicito che per quello a spazio esplicito: per entrambi viene condotta un'analisi di sensitività, osservando il comportamento del sistema al variare del valore dei parametri e dei processi. In seguito

---

la dinamica viene simulata su una struttura spaziale più ampia e realistica, utilizzando una rete fluviale di tipo *Optimal Channel Network*, con due diversi scenari: uno con temperatura base e uno con temperatura aumentata a causa del cambiamento climatico. I risultati mostrano che la demografia di *F. sultana* tende a seguire il ciclo stagionale annuale e che la probabilità di estinzione della popolazione cresce all'aumentare del tasso di frammentazione, mentre decresce all'aumentare della capacità portante della popolazione, dello spazio totale disponibile e dei tassi di produzione e schiusa degli statoblasti. Inoltre, dai risultati di simulazione, si osserva che le dinamiche demografiche e spaziali sono influenzate dalle caratteristiche dei processi di dispersione, tipicamente mediati dalla corrente fluviale. Le dinamiche della popolazione con temperatura aumentata indicano una maggiore diffusione ed espansione della specie rispetto allo scenario con temperatura base.

## ABSTRACT

---

*Fredericella sultana* is one of the most common freshwater bryozoans. It is usually found in rivers and streams. It is a colonial animal, with colonies composed of individuals known as zooids. Reproduction occurs mainly through budding of new zooids within a colony as well as through the production of statoblasts, seed-like stages released by zooids that can hatch and form new colonies. Recent research has discovered that freshwater bryozoans, specifically *F. sultana*, can host the parasite *Tetracapsuloides bryosalmonae*, which causes proliferative kidney disease (PKD) in salmonids. *T. bryosalmonae*'s life-cycle alternates between infections in bryozoans and in salmonids. Fish living in warmer waters are more susceptible to the infection. As PKD is a destructive and dangerous disease for fish farms, in this work a model for *F. sultana* population dynamics has been implemented. It can be useful as a predictive decisional tool for the design of mitigation strategies against PKD. The model describes, in a stochastic framework, the demographic dynamics of *F. sultana* colonies of different sizes and their interactions. The dynamics of the colonies is described around a set of events: zooid birth and death, colony fragmentation and statoblast production, death and hatching. Model simulations are built as the realization of different events over time. The choice among the different events is implemented using Gillespie algorithm, a stochastic procedure originally conceived to simulate chemical systems. The model has been firstly developed in a spatially implicit way. Then, a spatially explicit version has also been implemented. In detail, the model has been associated with simple drainage networks, composed by directed georeferenced graphs. Different simulations are run with both the spatially implicit and the spatially explicit model. A sensitivity analysis is also performed for both models, observing system behaviors which correspond to parameters values and processes variation. Then, the dynamics is simulated on a larger and more realistic drainage network, using an *Optimal Channel Network*, with two scenarios: baseline temperature and increased temperature due to climate change. Results show that the demography of *F. sultana* tends to follow the annual seasonal cycle and that extinction probability increases for increasing fragmentation rates, while

---

it decreases for increasing values of population carrying capacity, the total available space and the statoblast production and hatching rates. Furthermore, results point out that demographical and spatial dynamics depend on characteristics related to dispersal, typically mediated by drainage flow features. Population dynamics in the increased temperature scenario displays a larger diffusion and expansion of this species than in the baseline temperature scenario.

<b>1</b>	<b>INTRODUZIONE</b>	<b>1</b>
1.1	<i>FREDERICELLA SULTANA</i>	1
1.2	LA MALATTIA PROLIFERATIVA RENALE	3
1.3	LO STATO DELL'ARTE DEI MODELLI PER ORGANISMI COLONIALI	5
1.4	LO SCOPO DEL PROGETTO DI TESI	8
<b>2</b>	<b>IL MODELLO</b>	<b>9</b>
2.1	STRUTTURA DEL MODELLO	9
2.2	IL MODELLO SPAZIALMENTE IMPLICITO	9
2.2.1	LE VARIABILI DI STATO	9
2.2.2	GLI EVENTI	10
2.2.3	L'ALGORITMO DI GILLESPIE	16
2.2.4	IL TEMPO E LA SCELTA DEGLI EVENTI	17
2.2.5	LA FORMAZIONE DI NUOVE COLONIE	20
2.2.6	L'ALGORITMO DI SIMULAZIONE	21
2.3	IL MODELLO SPAZIALMENTE ESPLICITO	24
2.3.1	LA MATRICE DI CONNETTIVITÀ	24
2.3.2	LA RANDOMIZZAZIONE DEI POOL	26
<b>3</b>	<b>RISULTATI</b>	<b>29</b>
3.1	MODELLO SPAZIALMENTE IMPLICITO	30
3.1.1	L'EFFETTO DELLA STAGIONALITÀ	34
3.1.2	L'EFFETTO DELLA DIPENDENZA DA DENTISTÀ	35
3.1.3	L'EFFETTO DELLA FRAMMENTAZIONE	36
3.1.4	L'EFFETTO DELLA CAPACITÀ PORTANTE	37
3.1.5	L'EFFETTO DELLO SPAZIO TOTALE DISPONIBILE	39
3.1.6	L'EFFETTO DEGLI STATOBLASTI	41

---

3.2	MODELLO SPAZIALMENTE ESPPLICITO SEMPLICE	42
3.2.1	L'EFFETTO DELLA PROBABILITÀ DI MOVIMENTO	46
3.2.2	L'EFFETTO DELLA PROBABILITÀ DI MOVIMENTO A VALLE	48
3.3	APPLICAZIONE A UNA RETE FLUVIALE REALISTICA	49
3.3.1	OUTPUT TEMPORALE	53
3.3.2	OUTPUT SPAZIALE	54
4	DISCUSSIONE E CONCLUSIONI	57
	BIBLIOGRAFIA	63

## INDICE DELLE FIGURE

---

<b>Figura 1.1</b> Classificazione scientifica di <i>Fredericella sultana</i>	1
<b>Figura 1.2</b> <i>Fredericella sultana</i> : a) colonia; b) zooide	2
<b>Figura 1.3</b> Ciclo di vita di <i>Tetracapsuloides bryosalmonae</i>	4
<b>Figura 1.4</b> Diagramma concettuale del modello <i>stage-based</i> di Cockrell e Sorte	6
<b>Figura 1.5</b> Probabilità di estinzione di <i>Mucropetraliella ellerii</i> nel modello <i>size-based</i> di Linacre e Keough	7
<b>Figura 2.1</b> Schema concettuale del modello	10
<b>Figura 2.2</b> Andamento stagionale dei tassi di natalità e mortalità degli zooidi	11
<b>Figura 2.3</b> Distribuzione binomiale negativa al variare del parametro $p$ (con $r=1$ )	13
<b>Figura 2.4</b> a) tasso di deposizione degli statoblasti; b) tasso di schiusa degli statoblasti	14
<b>Figura 2.5</b> Tasso di mortalità degli statoblasti	14
<b>Figura 2.6</b> Segmento unitario per la scelta dell'evento	19
<b>Figura 2.7</b> Esempio di struttura spaziale	25
<b>Figura 3.1</b> Numero totale di zooidi nel modello a spazio implicito	31
<b>Figura 3.2</b> Numero totale di colonie nel modello a spazio implicito	31
<b>Figura 3.3</b> Taglia media delle colonie nel modello a spazio implicito	32
<b>Figura 3.4</b> Varianza della taglia delle colonie nel modello a spazio implicito	32
<b>Figura 3.5</b> Risultati delle simulazioni con il set di riferimento	33
<b>Figura 3.6</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 1	34
<b>Figura 3.7</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 2	35
<b>Figura 3.8</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 3	36
<b>Figura 3.9</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 4	37
<b>Figura 3.10</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 5	37
<b>Figura 3.11</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 6	38
<b>Figura 3.12</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 7	39

<b>Figura 3.13</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 8	40
<b>Figura 3.14</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 9	41
<b>Figura 3.15</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 10	42
<b>Figura 3.16</b> Struttura fluviale per il modello a spazio esplicito	43
<b>Figura 3.17</b> Numero totale di zooidi nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre)	44
<b>Figura 3.18</b> Numero totale di colonie nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre)	44
<b>Figura 3.19</b> Taglia media delle colonie nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre)	44
<b>Figura 3.20</b> Varianza della taglia delle colonie nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre)	44
<b>Figura 3.21</b> Risultati delle simulazioni con il set di riferimento per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre)	45
<b>Figura 3.22</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 1	46
<b>Figura 3.23</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 2	47
<b>Figura 3.24</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 3	48
<b>Figura 3.25</b> Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 4	49
<b>Figura 3.26</b> Rete OCN	50
<b>Figura 3.27</b> Temperature medie mensili registrate nella stazione di Novara negli anni 2002-2009 (Fonte: Arpa Piemonte)	51
<b>Figura 3.28</b> a) tasso di deposizione degli statoblasti con un aumento di temperatura di 3°C; b) tasso di schiusa degli statoblasti con un aumento di temperatura di 3°C	52
<b>Figura 3.29</b> Output temporale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C	53

---

<b>Figura 3.30</b>	Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): numero totale di zooidi	54
<b>Figura 3.31</b>	Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): numero totale di colonie	54
<b>Figura 3.32</b>	Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): taglia media delle colonie	54
<b>Figura 3.33</b>	Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): varianza della taglia delle colonie	55



# INDICE DELLE TABELLE

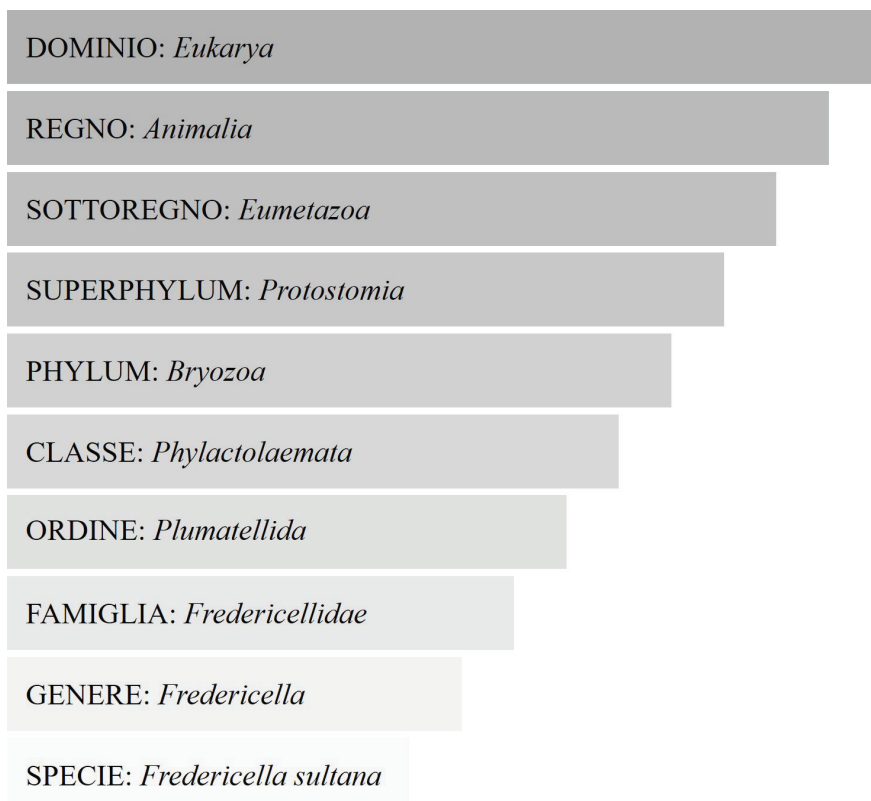
---

<b>Tabella 2.1</b> Parametri del modello a spazio implicito	15
<b>Tabella 2.2</b> Parametri aggiuntivi nel modello a spazio esplicito	26
<b>Tabella 3.1</b> Set di parametri di riferimento per il modello a spazio implicito	30
<b>Tabella 3.2</b> Parametri e processi dell'analisi di sensitività per il modello a spazio implicito	34
<b>Tabella 3.3</b> Set di parametri di riferimento per il modello a spazio esplicito	43
<b>Tabella 3.4</b> Parametri e processi dell'analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito	46
<b>Tabella 3.5</b> Variazione dei parametri dovuta all'aumento di temperatura di 3°C	51



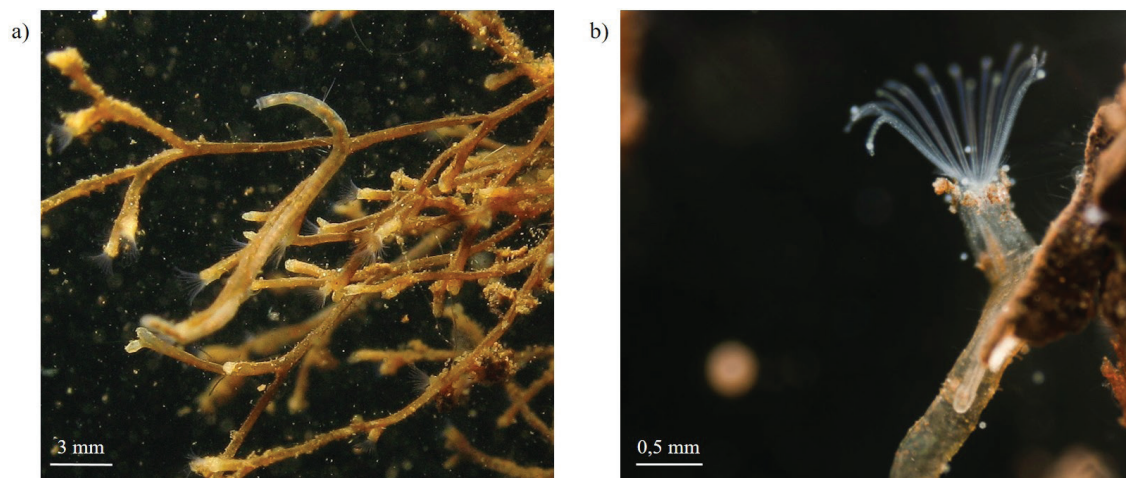
### 1.1 – *FREDERICELLA SULTANA*

*Fredericella sultana* è uno dei più comuni briozoi d'acqua dolce. I briozoi (nome scientifico: *Bryozoa* o *Ectoprocta*) sono un phylum di animali invertebrati acquatici, che formano colonie su superfici sommerse. Il loro nome deriva dal greco e significa “animale muschio” (*bryon* = muschio e *zoon* = animale), in quanto le colonie presentano un aspetto simile a quello del muschio. La classificazione scientifica di *F. sultana* è riportata in Figura 1.1.



**Figura 1.1** Classificazione scientifica di *Fredericella sultana*

Come già anticipato, *F. sultana* è un animale coloniale (Figura 1.2a). Ciascuna colonia è ancorata ad un substrato subacqueo ed è costituita da diversi rami di colore marrone, all'estremità dei quali sono presenti singoli individui, detti zooidi (Figura 1.2b), che hanno una dimensione di circa 1 mm. Ogni colonia può accogliere diverse centinaia di zooidi. Gli zooidi sono racchiusi in un involucro di forma allungata (lo zooecio) e sono costituiti da due parti: la cistide, che rimane perennemente all'interno dello zooecio, e la polipide, che invece può fuoriuscirne. All'estremità della polipide è presente il lofoforo, cioè una corona di tentacoli attorno all'apertura boccale, che è utile per l'alimentazione, la respirazione e la percezione degli stimoli esterni. Varie osservazioni hanno constatato che il lofoforo è costituito da un numero di tentacoli compreso fra 17 e 27 (Wood e Backus, 1992). Come tutti i briozoi, *F. sultana* si nutre principalmente di plancton e batteri sospesi in acqua (Kaminski, 1984), che cattura tramite filtrazione.



**Figura 1.2** *Fredericella sultana*: a) colonia; b) zooide

*F. sultana* è presente in molte parti del pianeta (Europa, Asia, Australia, Nuova Zelanda e Nord America) e vive tipicamente in acque dolci correnti, come fiumi, torrenti e canali, ma anche in laghi e stagni, ancorata a qualsiasi tipo di superficie. La maggior parte delle colonie si trova ad una profondità minore di 1 m, anche se ci sono stati ritrovamenti a profondità superiori a 200 m (Dendy, 1963).

La riproduzione può avvenire sia in maniera sessuata che asessuata. La riproduzione

sessuata è di tipo ermafrodita e si verifica all'inizio dell'estate; nonostante questo sia un meccanismo importante per garantire diversità genetica, avviene molto raramente. Decisamente più comune è invece la riproduzione asessuata, che si presenta in due differenti forme: la gemmazione e la produzione di statoblasti. La riproduzione per gemmazione consiste nella nascita di nuovi zooidi all'interno della colonia e quindi consente la crescita di quest'ultima. Le colonie crescono rapidamente durante la primavera, fino ad assumere grandi dimensioni in estate (Wood, 1973), grazie alle temperature favorevoli e all'ampia disponibilità di nutrienti. Oltre alla gemmazione, *F. sultana* può riprodursi attraverso la produzione di statoblasti, strutture resistenti simili a semi. Gli statoblasti vengono prodotti e rilasciati dagli zooidi alla fine dell'estate e rimangono in uno stato dormiente fino alla primavera successiva, quando le condizioni favorevoli ne consentono la schiusa con la conseguente formazione di una nuova colonia. Gli statoblasti sono in grado di resistere a numerosi stress fisici e chimici, come basse temperature o presenza di sostanze tossiche, assicurando la sopravvivenza della specie durante i periodi più critici.

L'occupazione di substrato da parte delle colonie di *F. sultana* è favorita, oltre che dalla dispersione degli statoblasti, anche da un altro fenomeno: la frammentazione. I rami delle colonie possono facilmente staccarsi, a causa di agenti esterni, depositarsi ed attecchire, dando vita ad una nuova colonia. Nel caso in cui il frammento cada su una colonia esistente, è possibile che attecchisca su di essa.

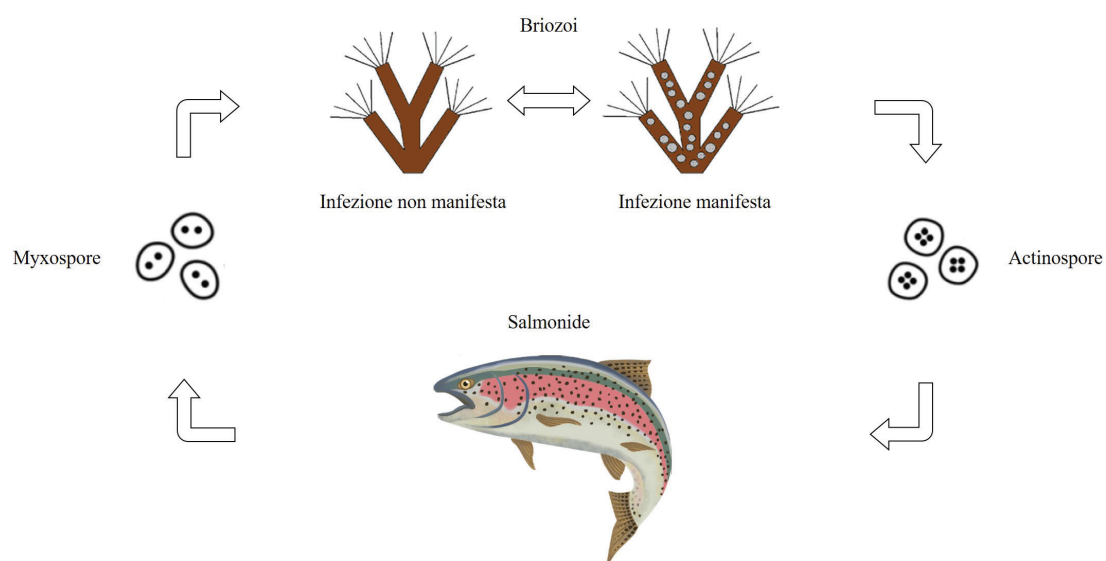
I diversi modi di riproduzione e di espansione di questa specie, in concomitanza con condizioni fisiche, chimiche ed alimentari favorevoli, consentono una rapida ed ampia colonizzazione delle superfici sommerse.

## 1.2 – LA MALATTIA PROLIFERATIVA RENALE

La malattia proliferativa renale, più comunemente conosciuta come PKD (*proliferative kidney disease*), è una malattia parassitaria che colpisce i salmonidi (in particolare varie specie di trota). Nonostante sia conosciuta fin dai primi anni del '900, solo negli anni 80 si identificò che la sua causa è *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Kent e Hedrick, 1985), uno cnidario appartenente al phylum *Myxozoa*, il quale comprende numerose specie di

microrganismi acquatici endoparassitari, cioè viventi all'interno del corpo dell'organismo ospite. Nel 1999 si scoprì che i briozoi d'acqua dolce, come *F. sultana*, sono ospiti di questo parassita (Anderson *et al.*, 1999), e quindi coinvolti nel suo ciclo di vita. Infatti *T. bryosalmonae* può presentarsi sotto due diverse forme: le myxospore (spore con due capsule polari) e le actinospore (spore con quattro capsule polari); le capsule polari sono organelli intracellulari contenuti nello sporoplasma, che è il materiale infettivo delle spore. Le prime possono infettare solo i briozoi, mentre le seconde possono infettare solo i salmonidi.

Le myxospore si attaccano ai briozoi e riversano al loro interno lo sporoplasma, causando in principio un'infezione non manifesta (Tops *et al.*, 2006). Dopo 4-6 settimane, solitamente quando l'ospite è in buone condizioni, si sviluppa un'infezione manifesta (Hartikainen *et al.*, 2009), in cui si formano delle sacche (che circolano nelle cavità del corpo dei briozoi), all'interno delle quali si generano spore con quattro capsule polari (actinospore). Queste ultime, una volta uscite dalle sacche, abbandonano i briozoi ed infettano i pesci, tramite le branchie o la pelle (Longshaw *et al.*, 2002). Lo sporoplasma rilasciato, attraverso il sangue, raggiunge vari organi, in particolare il rene, nel quale avviene la formazione di spore con due capsule polari, che vengono espulse dal corpo del pesce. Le myxospore possono dunque ricominciare il ciclo, infettando di nuovo i briozoi. L'infezione manifesta è particolarmente gravosa per i briozoi, al contrario di quella non manifesta, che non comporta grossi danni. È per questo che lo stato manifesto e non



**Figura 1.3** Ciclo di vita di *Tetracapsuloides bryosalmonae* (adattato da Okamura *et al.*, 2011)

manifesto sono in continua alternanza, costituendo un ulteriore ciclo interno, in modo da garantire la persistenza dell'infezione nel tempo (Morris e Adams, 2006). In Figura 1.3 è possibile osservare il ciclo di vita di *T. bryosalmonae*.

La PKD è risultata essere una delle più serie e dannose patologie di origine parassitaria dei salmonidi in Europa e Nord America ed è estremamente problematica per gli allevamenti di pesci e per le popolazioni selvatiche (Carraro *et al.*, 2016), poiché è causa di numerose morti e rallentamenti nella crescita. L'infiammazione e l'ingrossamento del rene e della milza provocano una grave compromissione dell'assetto immunitario del pesce. Dalle osservazioni si può constatare che la mortalità è estremamente variabile (5-90%) e dipendente principalmente da fattori, quali le condizioni climatiche (Okamura *et al.*, 2011). È previsto che la PKD espanda il suo areale geografico, aumentando l'infettività, a causa dei cambiamenti climatici globali. Infatti temperature più alte favoriscono le infezioni manifeste, accelerando la riproduzione del parassita all'interno dei briozoi (Tops *et al.*, 2009) e causano un aumento della suscettibilità e della mortalità dei salmonidi.

### 1.3 – LO STATO DELL'ARTE DEI MODELLI PER ORGANISMI COLONIALI

Non esiste attualmente in letteratura alcun modello che simuli la dinamica di popolazioni di *F. sultana* a livello delle singole colonie e delle interazioni tra di esse. Sono invece presenti diversi modelli relativi ad altri organismi coloniali acquatici.

Esiste un modello di popolazione di *F. sultana*, incorporato all'interno di un modello epidemiologico della PKD, sviluppato da Carraro *et al.* (2016), in cui vengono prese in considerazione le dinamiche demografiche ed epidemiologiche dei briozoi e dei pesci, in relazione alla temperatura e alle caratteristiche stagionali. Tale modello però considera solo la dinamica della biomassa totale dei briozoi. Simulazioni con diversi scenari, utilizzando parametri realistici, mostrano che l'invasione parassitaria è molto probabile e ciò porta ad un alto rischio di diffusione della PKD. Questo modello fornisce le basi per la pianificazione di interventi di mitigazione ambientale e può essere anche utilizzato per prevedere variazioni di intensità della malattia dovute a cambiamenti climatici.

Per quanto riguarda altre specie di briozoi, invece, Saunders, Metaxas e Filgueira (2010) hanno implementato un modello *individual-based* allo scopo di capire e quantificare il ruolo della temperatura sulla dinamica delle popolazioni del briozoo *Membranipora membranacea* nell'Atlantico nord-occidentale. Il modello è basato sulla descrizione degli eventi di insediamento, crescita e morte delle colonie, in cui la temperatura gioca un ruolo importante. Ogni simulazione calcola diversi indici, tra cui: il giorno dell'anno in cui le colonie si insediano, il numero totale di colonie, il numero di colonie adulte, il diametro della colonia più grande nella popolazione e la percentuale di substrato coperto dalle colonie. L'analisi del modello suggerisce che le variazioni di temperatura in estate e in autunno hanno un effetto maggiore sull'espansione di *M. membranacea* rispetto alle variazioni di temperatura in primavera e in inverno. Gli autori predicono inoltre che, se la temperatura dell'acqua nell'Atlantico nord-occidentale si alzerà anche solo di 1°C (variazione prevista in alcuni scenari di cambiamento climatico), le esplosioni delle popolazioni di *M. membranacea* saranno più frequenti e intense.

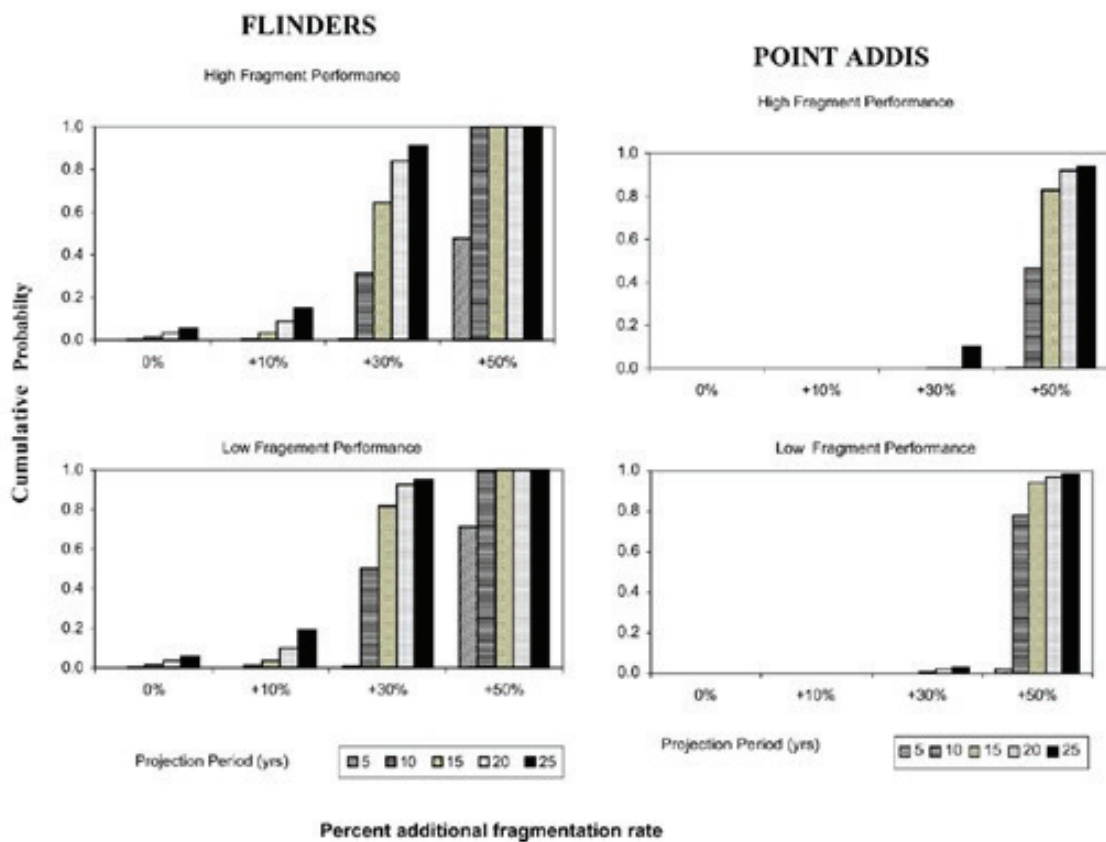
Un altro modello riguardante animali coloniali acquatici è quello sviluppato da Cockrell e Sorte (2013), anch'esso contenente gli effetti delle variazioni di temperatura causate dal riscaldamento globale. In questo caso però si tratta di un modello *stage-based*, in cui vengono definiti tre stadi della vita delle colonie (*settler*, *recruit* e *adult*), connessi tra di loro da eventi di crescita, natalità e mortalità (Figura 1.4).



**Figura 1.4** Diagramma concettuale del modello *stage-based* di Cockrell e Sorte (2013)

Cockrell e Sorte hanno preso in considerazione tre specie invasive, presenti nell'ecosistema acquatico di Bodega Harbour, in California: i tunicati *Botrylloides violaceus* e *Botryllus schlosseri* e il briozoo *Watersipora subtorquata*. Per ogni specie sono state condotte due simulazioni: la prima con uno scenario attuale, la seconda con uno scenario futuro, secondo

le previsioni di innalzamento di temperatura a causa dei cambiamenti climatici. I risultati affermano che le popolazioni di *B. schlosseri* esploderanno nello scenario futuro, mentre non si avranno rilevanti variazioni per quanto riguarda *B. violaceus* e *W. subtorquata*. Infine Linacre e Keough (2003) hanno sviluppato un modello per la dinamica di due popolazioni del briozoo *Mucropetraliella ellerii*, in due siti in Australia, Flinders e Point Addis. In questo caso si tratta di un modello *size-based*, in cui le colonie sono state suddivise in diverse classi di taglia e si possono avere transizioni da una classe all'altra grazie alle variazioni di taglia (crescita, frammentazioni ecc.). Rispetto ai modelli descritti in precedenza, questo ha la particolarità di tenere in considerazione gli effetti della frammentazione delle colonie, andando a suddividere la popolazione in due sottopopolazioni: una per le colonie integre e una per i frammenti (colonie danneggiate). I frammenti, essendo colonie danneggiate, sono caratterizzati da condizioni più sfavorevoli rispetto alle colonie integre, con crescita rallentata e mortalità più elevata. Le simulazioni



**Figura 1.5** Probabilità di estinzione di *Mucropetraliella ellerii* a Flinders e Point Addis per diversi tassi di frammentazione e per diversi orizzonti temporali nel modello *size-based* di Linacre e Keough (2003)

---

di questo modello suggeriscono che all'aumentare del tasso di frammentazione aumenta fortemente la probabilità di estinzione della popolazione. È stato anche stimato che la popolazione di Point Addis è molto più resistente e capace di evitare l'estinzione causata dalle frammentazioni, rispetto alla popolazione di Flinders (Figura 1.5).

#### 1.4 – LO SCOPO DEL PROGETTO DI TESI

*F. sultana* è un briozoo d'acqua dolce che si trova principalmente in fiumi e torrenti, popolando perciò lo stesso ambiente dei salmonidi. Il parassita *T. bryosalmonae* può quindi compiere il proprio ciclo di vita in questi ambienti, infettando alternativamente i briozoi e i pesci e causando in questi ultimi la PKD, dannosa patologia che provoca ingenti danni economici agli allevamenti di salmonidi. Essendo *F. sultana* un ospite primario nel ciclo di vita di *T. bryosalmonae*, sarebbe di aiuto poterne simulare le dinamiche demografiche nel tempo e nello spazio.

Lo scopo di questo progetto di tesi è perciò quello di implementare un modello di dinamica delle popolazioni di *F. sultana* che sia basato sulla descrizione degli eventi che caratterizzano il ciclo di vita di una colonia e che sia spazialmente esplicito. Il fine è quello di osservare ed analizzare i comportamenti demografici e spaziali di questa specie sotto diverse condizioni. Il modello potrà essere utilizzato come supporto decisionale predittivo nel momento della pianificazione di strategie di mitigazione contro la PKD.

# 2

## IL MODELLO

---

### 2.1 – STRUTTURA DEL MODELLO

Ogni modello può essere classificato sotto diversi punti di vista. Il modello di *F. sultana* sviluppato in questo progetto di tesi è un modello dinamico nel tempo con due principali caratteristiche:

1. è di tipo *size-based*, in quanto l'entità principale è costituita dalle colonie, che contengono un certo numero di zooidi;
2. è stocastico, perché i principali processi (nascita, morte, crescita, produzione di statoblasti, frammentazione, colonizzazione) sono descritti come eventi discreti nel tempo.

Viene dapprima introdotto un modello non spazialmente esplicito, in cui la dispersione è priva di scala spaziale. Successivamente viene introdotto un modello spazialmente esplicito riferito ad un reticolo fluviale.

### 2.2 – IL MODELLO SPAZIALMENTE IMPLICITO

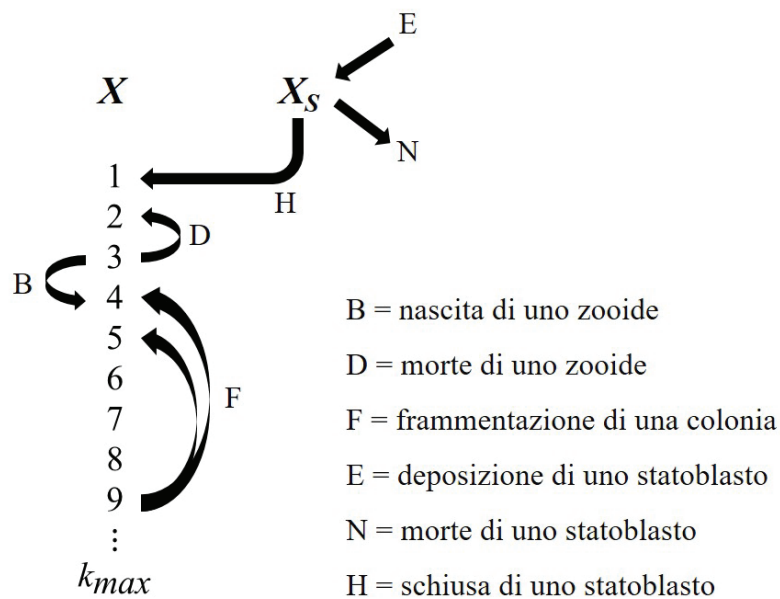
#### 2.2.1 – LE VARIABILI DI STATO

Le variabili di stato in gioco sono di due tipi:

- $X = [X_1, X_2, \dots, X_{k_{max}}]^T$  dove  $X_k$  è il numero di colonie con  $k$  zooidi (con  $k = 1, 2, \dots, k_{max}$ ).
- $X_S$ : numero di statoblasti.

La variabile  $X$  è dunque un vettore di dimensione  $k_{max}$  (T indica l'operazione di trasposizione), in cui ogni elemento rappresenta il numero di colonie che hanno un numero  $k$  di zooidi. Per esempio, se i primi tre valori del vettore  $X$  sono 5, 9 e 1, significa che sono presenti 5 colonie da 1 zooide, 9 colonie da 2 zooidi e 1 colonia da 3 zooidi. Le colonie sono dunque suddivise in classi di taglia, le quali sono definite dal numero di zooidi che contengono. È per questo motivo che, come detto in precedenza, il modello è classificato come *size-based*. Dal punto di vista dell'implementazione, il valore di  $k_{max}$  deve essere inserito per questioni di calcolo: idealmente potrebbe tendere a infinito, ma visti i limiti computazionali è necessario che assuma un valore finito, ma sufficientemente alto.

La variabile  $X_s$  è invece uno scalare, precisamente il numero di statoblasti presenti nel sistema, indipendentemente dalla colonia che li ha generati.



**Figura 2.1** Schema concettuale del modello

### 2.2.2 – GLI EVENTI

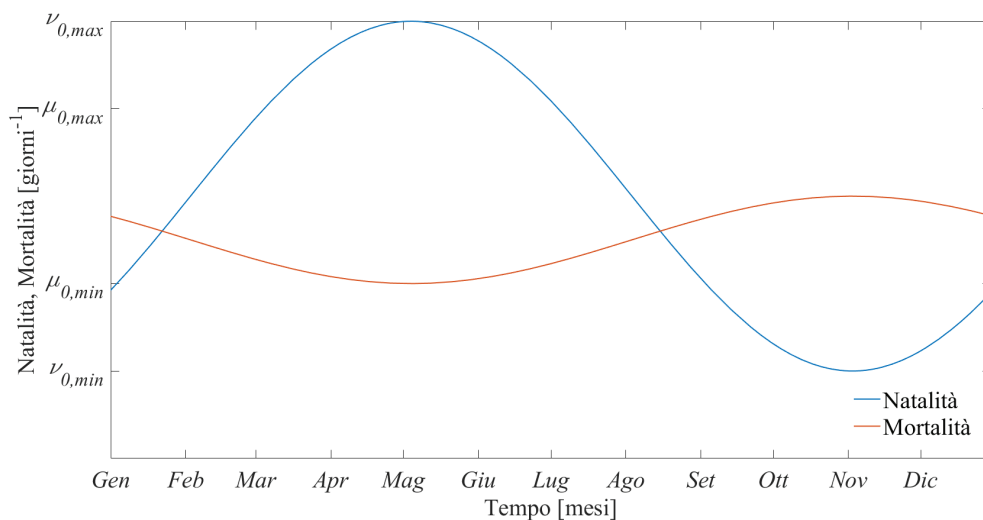
Ad ogni istante temporale lo stato del sistema è aggiornato in base alla realizzazione di uno tra i seguenti eventi, schematizzati in Figura 2.1:

- Nascita di uno zooide.

- Morte di uno zooide.
- Frammentazione di una colonia.
- Deposizione di uno statoblasto.
- Morte di uno statoblasto.
- Schiusa di uno statoblasto.

Gli eventi di nascita e morte di uno zooide dipendono rispettivamente dal tasso di natalità  $\nu$  e dal tasso di mortalità  $\mu$ . Nell'implementazione del modello questi risultano essere due vettori di dimensione  $k_{max}$ , poiché ad ogni classe di taglia sono associati tassi di natalità e di mortalità specifici. I valori di questi tassi sono calcolati attraverso il contributo di tre fenomeni: la stagionalità, la dipendenza da densità e la disponibilità di spazio.

La stagionalità è un processo che determina un aumento della natalità ed una riduzione della mortalità durante i periodi favorevoli dal punto di vista climatico e viceversa nel corso di quelli sfavorevoli. Questa variabilità stagionale è stata modellizzata attraverso due funzioni sinusoidali opposte, che hanno massimo  $\nu_{0,max}$  (o minimo  $\mu_{0,min}$ ) in primavera e minimo  $\nu_{0,min}$  (o massimo  $\mu_{0,max}$ ) in autunno (Figura 2.2). I valori massimi e minimi delle sinusoidi sono i parametri che determinano l'ampiezza delle oscillazioni stagionali; ovviamente all'aumentare della differenza tra il massimo e il minimo aumenta l'effetto della stagionalità sulla dinamica della popolazione.



**Figura 2.2** Andamento stagionale dei tassi di natalità e mortalità degli zooidi

Un altro contributo a natalità e mortalità è dato dalla dipendenza da densità: all'aumentare del numero di zooidi presenti in ciascuna colonia, diventano sempre più rilevanti i fenomeni di competizione intraspecifica (per l'uso di risorse comuni) e dunque si ha una graduale riduzione del tasso di natalità ed un aumento del tasso di mortalità. La dipendenza da densità è implementata attraverso un modello logistico, con natalità e mortalità che dipendono linearmente dal numero di individui. Il valore di  $k$  in corrispondenza del quale i tassi di natalità e mortalità degli zooidi sono uguali (quindi dove il tasso di crescita della colonia è nullo) rappresenta la capacità portante  $K$  della colonia.

L'ultimo contributo è costituito dallo spazio occupato dalle colonie. Lo spazio è introdotto in modo implicito, perché in questa prima versione del modello le colonie non hanno una posizione esplicita e non c'è alcuna implementazione di distanze e lunghezze. Tuttavia è necessario inserire un'idea dello spazio occupato dal complesso delle colonie, così da poter descrivere gli effetti della competizione per spazio e risorse a una scala più grande rispetto a quella della singola colonia. Si assume che natalità e mortalità dipendano linearmente dallo spazio occupato dalle colonie, in relazione con lo spazio totale disponibile ( $S$ ). L'area occupata dalle colonie è la somma delle aree occupate da ciascuna colonia. L'area di ogni colonia è calcolata supponendo che il volume sia proporzionale al numero di zooidi e che l'area sia proporzionale al volume elevato alla potenza  $2/3$ .

I tassi di natalità e mortalità per la taglia  $k$ , all'istante di tempo  $t$ , vengono dunque calcolati tramite la seguente coppia di equazioni:

$$v_k(t) = v_0(t) - c_{v,1}(t)k - c_{v,2}(t) \sum_k X_k k^{2/3}$$

$$\mu_k(t) = \mu_0(t) + c_{\mu,1}(t)k + c_{\mu,2}(t) \sum_k X_k k^{2/3}$$

dove  $v_0(t)$  e  $\mu_0(t)$  sono i valori dei tassi di natalità e mortalità di base all'istante  $t$  e vengono calcolati tramite le seguenti equazioni:

$$v_0(t) = \frac{v_{0,max} + v_{0,min}}{2} + \frac{(v_{0,max} - v_{0,min}) \sin(2\pi(t - t_0))}{2}$$

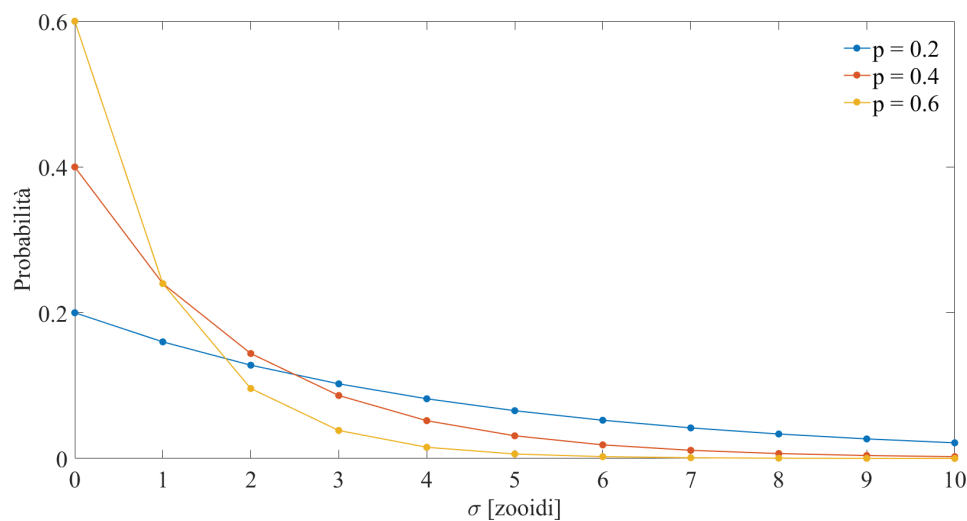
$$\mu_0(t) = \frac{\mu_{0,max} + \mu_{0,min}}{2} - \frac{(\mu_{0,max} - \mu_{0,min}) \sin(2\pi(t - t_0))}{2}$$

$t_0$  corrisponde al 3 febbraio,  $c_{v,1}$  e  $c_{\mu,1}$  sono i coefficienti angolari delle rette che impongono la dipendenza dal numero di zooidi per colonia e  $c_{v,2}$  e  $c_{\mu,2}$  sono i coefficienti angolari delle rette che impongono la dipendenza dallo spazio. Per semplicità è stato ipotizzato che i valori assoluti dei coefficienti angolari delle rette che determinano la dipendenza dei due tassi dalla taglia della colonia e dallo spazio disponibile siano uguali. I due coefficienti angolari vengono ricavati dalle seguenti formule, ottenute dal modello logistico:

$$c_{v,1}(t) = c_{\mu,1}(t) = \frac{|v_0(t) - \mu_0(t)|}{2K}$$

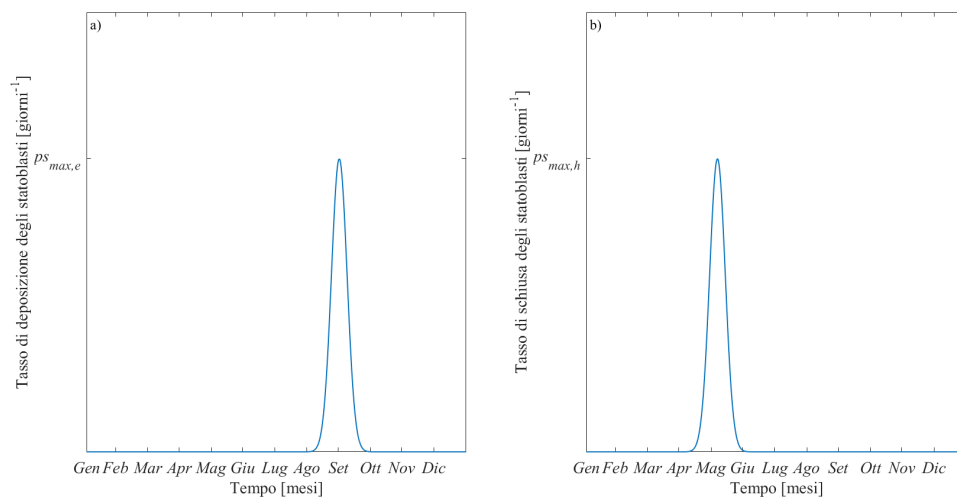
$$c_{v,2}(t) = c_{\mu,2}(t) = \frac{|v_0(t) - \mu_0(t)|}{2S}$$

Per quanto riguarda la frammentazione si introduce un tasso di frammentazione  $\varphi$  che è supposto costante per ogni taglia di colonia e per ogni istante di tempo. Si assume cioè che sia equiprobabile che una frammentazione avvenga in estate o in inverno oppure in una colonia con pochi o tanti zooidi. Per stabilire la grandezza del frammento che si stacca da una colonia ( $\sigma$ , in termini di numero di zooidi), viene utilizzata la distribuzione di probabilità binomiale negativa di parametri  $r$  e  $p$ . Il valore di  $r$  è posto pari a 1, cosicché è più probabile che si stacchi un frammento piccolo rispetto ad uno grande. Dal punto di vista dell'implementazione del modello, il parametro  $p$  viene scelto tanto più prossimo a

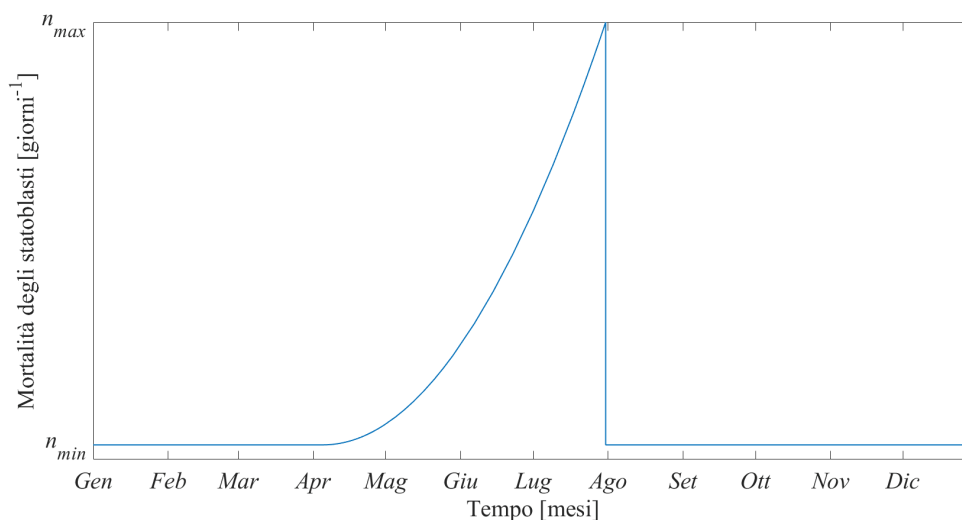


**Figura 2.3** Distribuzione binomiale negativa al variare del parametro  $p$  (con  $r=1$ )

1 quanto si desidera aumentare la differenza di probabilità di distacco di un frammento piccolo da quella di uno grande (Figura 2.3). Per non complicare ulteriormente il modello, si è scelto di non considerare i frammenti come colonie danneggiate (e quindi con capacità ridotte di crescita e riproduzione), ma di mantenerli identici alle altre colonie. Una volta che un frammento si è staccato, può cadere su terreno inadeguato all'attecchimento, su una colonia o su terreno adeguato all'attecchimento e vuoto. Questi processi sono regolati dai seguenti parametri: frazione di terreni inadeguati all'attecchimento ( $u$ ), probabilità di attecchimento per atterraggio su una colonia già esistente ( $\alpha_c$ ) e probabilità di attecchimento per atterraggio su terreno adeguato all'attecchimento e vuoto ( $\alpha_e$ ).



**Figura 2.4** a) tasso di deposizione degli statoblasti; b) tasso di schiusa degli statoblasti



**Figura 2.5** Tasso di mortalità degli statoblasti

La deposizione e la schiusa degli statoblasti sono modellizzate in maniera simile. Il tasso di deposizione ( $ps_e$ ) viene estratto da una curva gaussiana, con media posizionata alla fine dell'estate e varianza posta in modo da avere un valore prossimo a 0 all'inizio e alla fine del periodo di deposizione, che ha una durata di circa 60 giorni. Anche il tasso di schiusa ( $ps_h$ ) viene estratto da una curva gaussiana, con media posizionata in primavera e varianza posta in modo da avere un valore prossimo a 0 all'inizio e alla fine del periodo di schiusa, che ha pure una durata di 60 giorni. Il valore massimo delle due curve è rappresentato rispettivamente dai parametri  $ps_{max,e}$  e  $ps_{max,h}$  (Figura 2.4).

Parametro	Descrizione
$v_{0,max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di natalità di base massimo
$v_{0,min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di natalità di base minimo
$\mu_{0,max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di mortalità di base massimo
$\mu_{0,min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di mortalità di base minimo
$K$ [zooidi]	Capacità portante della singola colonia
$S$ [colonie·zooidi <sup>2/3</sup> ]	Spazio totale disponibile
$\varphi$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di frammentazione
$p$	Parametro della binomiale negativa per stabilire la grandezza di un frammento di colonia
$ps_{max,e}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di deposizione massimo
$ps_{max,h}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di schiusa massimo
$n_{min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di mortalità minimo degli statoblasti
$n_{max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	Tasso di mortalità massimo degli statoblasti
$u$	Frazione di terreni inadeguati all'attecchimento
$\alpha_c$	Probabilità di attecchimento di un frammento per atterraggio su colonia
$\alpha_e$	Probabilità di attecchimento di un frammento per atterraggio su terreno adeguato all'attecchimento e vuoto

**Tabella 2.1** Parametri del modello a spazio implicito

Infine, tra la deposizione e la schiusa, può avvenire la morte di uno statoblasto. Il tasso di mortalità ( $ps_n$ ) è implementato attraverso una funzione costante (di valore  $n_{min}$ ) dal periodo della deposizione al periodo della schiusa e da una curva polinomiale di 2° grado (parabola), dal periodo della schiusa al periodo della deposizione successivo, raggiungendo un valore massimo  $n_{max}$  (Figura 2.5). I valori di  $n_{min}$  e  $n_{max}$  devono essere posti in modo da non dare vita troppo lunga agli statoblasti (massimo un anno).

In Tabella 2.1 sono riassunti i parametri del modello a spazio implicito.

### 2.2.3 – L'ALGORITMO DI GILLESPIE

Come detto in precedenza, il modello è di tipo dinamico e dunque il tempo è implementato come una variabile esplicita. In particolare, l'aspetto temporale è modellizzato attraverso l'algoritmo di Gillespie (1977), un procedimento pensato in origine per simulare stocasticamente sistemi chimici, in cui si vogliono conoscere i livelli di una popolazione molecolare ad ogni istante di tempo, data una miscela iniziale di reagenti. Gillespie afferma che essenzialmente tutto quello che serve per far evolvere il sistema nel tempo sono le risposte a due domande: quando si realizzerà la prossima reazione, e quale reazione sarà? Sfruttando l'ipotesi che gli eventi siano poissoniani, Gillespie ricava che la prossima reazione si realizzerà dopo un tempo  $\tau$  espresso dalla seguente formula:

$$\tau = \frac{1}{a_0} \ln \frac{1}{r_1}$$

dove  $a_0$  è la probabilità nell'unità di tempo che si realizzi una qualsiasi reazione e  $r_1$  è un numero casuale estratto da una distribuzione uniforme con supporto 0-1. Per quanto riguarda quale reazione avverrà, si può ipotizzare di avere un segmento di lunghezza pari all'unità, suddiviso in tante parti quante sono le reazioni possibili. La lunghezza di ogni parte è proporzionale alla probabilità di avvenimento di quella reazione. A questo punto si estrae un numero casuale  $r_2$  da una distribuzione uniforme 0-1 ed in base alla posizione in cui cade sul segmento si seleziona la reazione.

Il modello di *F. sultana* può essere visto nello stesso modo: quando si realizzerà il prossimo evento, e quale evento sarà?

## 2.2.4 – IL TEMPO E LA SCELTA DEGLI EVENTI

Come già anticipato, il tempo e la scelta degli eventi sono modellizzati basandosi sull'algorithmo di Gillespie. È necessario innanzitutto calcolare i tassi di occorrenza per ogni evento e per ogni taglia di colonia. I tassi di occorrenza per gli eventi di nascita ( $b$ ) e morte ( $d$ ) di uno zooide dipendono, oltre che dai tassi di natalità  $\nu$  e mortalità  $\mu$ , rispettivamente, anche dal numero totale di zooidi presenti nella popolazione. È infatti ragionevole pensare che più zooidi ci sono, più è probabile che avvenga una nascita o una morte. Per cui, per la generica taglia  $k$ , si ha che:

$$b_k = \nu_k k X_k$$

$$d_k = \mu_k k X_k$$

Il tasso di occorrenza per la frammentazione ( $f$ ) è supposto dipendere dal tasso di frammentazione  $\varphi$  e dal numero di colonie:

$$f_k = \varphi X_k$$

Il tasso di occorrenza per la deposizione ( $e$ ) di uno statoblasto dipende dal tasso di deposizione  $ps_e$  e dal numero totale di zooidi, per i motivi esposti in precedenza:

$$e_k = ps_e k X_k$$

Infine i tassi di occorrenza per la morte ( $N$ ) e la schiusa ( $H$ ) di uno statoblasto dipendono dai rispettivi tassi ( $ps_n$  e  $ps_h$ , rispettivamente) e dal numero di statoblasti presenti; sono perciò degli scalari:

$$N = ps_n X_s$$

$$H = ps_h X_s$$

A questo punto, sommando i valori dei tassi di occorrenza per ogni taglia, si ottengono i tassi di occorrenza totali per ogni evento:

$$B = \sum_k b_k \quad D = \sum_k d_k \quad F = \sum_k f_k \quad E = \sum_k e_k$$

Sommando i sei contributi si ricava il tasso di occorrenza di qualsiasi evento:

$$R = B + D + F + E + N + H$$

È possibile adesso calcolare il tempo  $\tau$  dopo il quale si realizza il prossimo evento, estraendo un numero casuale  $r_1$  da una distribuzione uniforme 0-1:

$$\tau = \frac{1}{R} \ln \frac{1}{r_1}$$

Normalizzando all'unità i tassi di occorrenza totali per ogni evento, si ottengono i sei contributi che vanno a formare il segmento di lunghezza unitaria, utile per stabilire l'evento che si verifica dopo un tempo  $\tau$  (Figura 2.6). Dunque viene estratto un numero casuale  $r_2$  da una distribuzione uniforme 0-1 e l'evento è:

- Nascita di uno zooide se:  $r_2 \leq \frac{B}{R}$
- Morte di uno zooide se:  $\frac{B}{R} < r_2 \leq \frac{B+D}{R}$
- Frammentazione di una colonia se:  $\frac{B+D}{R} < r_2 \leq \frac{B+D+F}{R}$
- Deposizione di uno statoblasto se:  $\frac{B+D+F}{R} < r_2 \leq \frac{B+D+F+E}{R}$
- Morte di uno statoblasto se:  $\frac{B+D+F+E}{R} < r_2 \leq \frac{B+D+F+E+N}{R}$
- Schiusa di uno statoblasto se:  $\frac{B+D+F+E+N}{R} < r_2 \leq 1$

Se l'evento selezionato che si realizzerà nel prossimo istante temporale riguarda le colonie (nascita di uno zooide, morte di uno zooide o frammentazione), il passo successivo è quello di stabilire in quale taglia di colonie esso avviene. Per far ciò si suppone ancora di avere un segmento di lunghezza unitaria, suddiviso in tante parti quante sono le classi

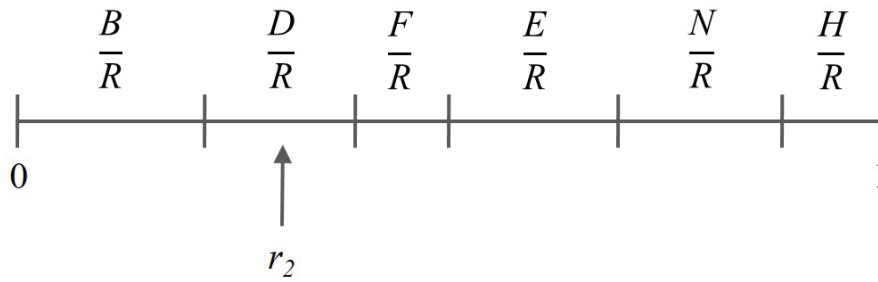


Figura 2.6 Segmento unitario per la scelta dell'evento

di taglia con almeno una colonia, con lunghezze proporzionali ai tassi di occorrenza dell'evento che è stato selezionato. La classe  $s$  in cui avviene l'evento è quella su cui cade il numero casuale  $r_3$ , estratto da una distribuzione uniforme 0-1. Matematicamente questo procedimento si concretizza con la selezione della classe  $s$  tale per cui si ha, se l'evento è la nascita di uno zoide:

$$\sum_{k=1}^{s-1} \frac{b_k}{B} < r_3 \leq \sum_{k=1}^s \frac{b_k}{B} \quad \text{con la convenzione che } \sum_{k=1}^0 \frac{b_k}{B} = 0$$

Se l'evento è la morte di uno zoide:

$$\sum_{k=1}^{s-1} \frac{d_k}{D} < r_3 \leq \sum_{k=1}^s \frac{d_k}{D} \quad \text{con la convenzione che } \sum_{k=1}^0 \frac{d_k}{D} = 0$$

Se l'evento è la frammentazione di una colonia:

$$\sum_{k=1}^{s-1} \frac{f_k}{F} < r_3 \leq \sum_{k=1}^s \frac{f_k}{F} \quad \text{con la convenzione che } \sum_{k=1}^0 \frac{f_k}{F} = 0$$

Una volta che l'evento si è realizzato, si passa all'istante di tempo successivo, incrementando il tempo di simulazione da  $t$  a  $t + \tau$ .

La simulazione si conclude quando viene raggiunto un tempo  $t_{max}$  oppure quando si concretizza l'estinzione totale della popolazione.

Occorre precisare che i tassi di accadimento dei processi descritti in precedenza sono funzioni del tempo, mentre l'algoritmo di Gillespie nella sua forma originale usata in questo lavoro fa evolvere il tempo in maniera discreta. Pertanto l'evoluzione temporale dei tassi di accadimento viene trascurata tra due istanti di tempo successivi. Questo aspetto non fa sorgere problemi quando gli zooidi e gli statoblasti sono abbondanti e dunque gli

eventi sono ravvicinati tra loro; al contrario, in presenza di una popolazione costituita da pochi individui gli eventi sono più distanziati nel tempo e alcune variazioni dei tassi di accadimento potrebbero non essere colte accuratamente dall'algoritmo.

## 2.2.5 – LA FORMAZIONE DI NUOVE COLONIE

Se l'attecchimento di un frammento o di uno statoblasto va a buon fine, si può avere la nascita di una nuova colonia. Per determinare se ciò avviene, nel momento in cui si ha il distacco di un frammento o la deposizione di uno statoblasto, bisogna stabilire dove essi cadono.

Come già detto in precedenza, si hanno tre casi possibili: atterraggio su terreno inadeguato all'attecchimento, atterraggio su colonia già esistente, atterraggio su terreno adeguato all'attecchimento e vuoto. Utilizzando un procedimento analogo a quello per la scelta dell'evento e della taglia, si introduce un segmento di lunghezza unitaria suddiviso in tre parti. La prima è limitata dal parametro  $u$ , che rappresenta la frazione di terreni inadeguati all'attecchimento, e la seconda dall'estensione dell'area occupata dalle colonie, normalizzata all'area totale disponibile  $S$ . Estratto un numero casuale  $r_4$  da una distribuzione uniforme 0-1, il frammento cade su terreno inadeguato se:

$$r_4 \leq u$$

su una colonia se:

$$u < r_4 \leq \frac{1}{S} \sum_k X_k k^{2/3} + u$$

oppure su terreno adeguato all'attecchimento e vuoto se:

$$\frac{1}{S} \sum_k X_k k^{2/3} + u < r_4 \leq 1$$

Se il frammento cade su terreno inadeguato all'attecchimento va perso. Se invece cade su una colonia, bisogna valutare se attecchisce, utilizzando il parametro  $\alpha_c$ , ossia la probabilità di attecchimento per atterraggio su colonia, confrontandolo con un numero

casuale  $r_5$ . Se l'attecchimento va a buon fine, è necessario valutare su quale colonia è avvenuto. Il procedimento è analogo alla scelta della colonia in cui si realizza un evento, suddividendo il segmento in tante parti quante sono le classi di taglia con almeno una colonia, con lunghezze proporzionali all'area occupata. Dunque la colonia  $s_j$  che riceve il frammento è quella tale per cui:

$$\sum_{k=1}^{s_j-1} X_k k^{2/3} < r_6 \sum_{k=1}^{k_{max}} X_k k^{2/3} \leq \sum_{k=1}^{s_j} X_k k^{2/3} \quad \text{con la convenzione che } \sum_{k=1}^0 X_k k^{2/3} = 0$$

Infine se l'atterraggio avviene su terreno adeguato all'attecchimento e vuoto, si confronta  $r_5$  con il parametro  $\alpha_e$ , che corrisponde alla probabilità di attecchimento per atterraggio su questo tipo di terreno.

Nel caso invece in cui l'evento sia la deposizione di uno statoblasto, si ipotizza che non si può avere attecchimento su una colonia; per cui quest'ultimo caso è assimilato a quello del terreno inadeguato all'attecchimento. Dunque si hanno solo due possibilità e lo statoblasto, per poter sopravvivere, deve cadere su terreno adeguato all'attecchimento e vuoto:

$$r_4 > \frac{1}{S} \sum_k X_k k^{2/3} + u$$

## 2.2.6 – L'ALGORITMO DI SIMULAZIONE

Ora che tutti i processi del modello sono stati esposti, è possibile delineare l'intero algoritmo di simulazione:

1. Si impostano i valori dei seguenti parametri:  $k_{max}$ ,  $t_{max}$ , data d'inizio della simulazione (giorno e mese),  $v_{0,max}$ ,  $v_{0,min}$ ,  $\mu_{0,max}$ ,  $\mu_{0,min}$ ,  $K$ ,  $S$ ,  $\varphi$ ,  $p$ ,  $ps_{max,e}$ ,  $ps_{max,h}$ ,  $n_{min}$ ,  $n_{max}$ ,  $u$ ,  $\alpha_c$ ,  $\alpha_e$ ; si inizializzano le variabili di stato  $X$  e  $X_s$  e si pone il tempo  $t=0$ .
2. Si calcolano  $v$ ,  $\mu$ ,  $ps_e$ ,  $ps_n$ ,  $ps_h$ , poi  $b$ ,  $d$ ,  $f$ ,  $e$ ,  $N$ ,  $H$ , poi  $B$ ,  $D$ ,  $F$ ,  $E$  e poi  $R$ .
3. Si calcola il passo temporale  $\tau$  dopo il quale si realizza il prossimo evento.
4. Si aggiorna il tempo  $t$  aggiungendo  $\tau$ .
5. Si stabilisce quale evento si realizza.
6. Se l'evento è una nascita di uno zooide, una morte di uno zooide o una frammentazione

di una colonia, si definisce in quale classe di taglia  $s$  avviene.

7. Se l'evento è una nascita di uno zooide, la classe  $s$  in cui è avvenuta diminuisce di una colonia e la classe successiva aumenta di una:

$$X_s(t + \tau) = X_s(t) - 1$$

$$X_{s+1}(t + \tau) = X_{s+1}(t) + 1$$

8. Se l'evento è una morte di uno zooide, la classe  $s$  in cui è avvenuta diminuisce di una colonia e la classe precedente aumenta di una, ponendo un controllo quando muore uno zooide in una colonia con un solo zooide:

$$\begin{cases} X_s(t + \tau) = X_s(t) - 1 \\ X_{s-1}(t + \tau) = X_{s-1}(t) + 1 \end{cases} \quad s \geq 2$$

$$X_1(t + \tau) = X_1(t) - 1 \quad s = 1$$

9. Se l'evento è una frammentazione di una colonia, si estrae dalla distribuzione binomiale negativa (opportunitamente troncata tra 1 e  $s$ ) il numero  $\sigma$  di zooidi che si staccano. La classe  $s$  in cui è avvenuta la frammentazione diminuisce di una colonia e la classe  $s-\sigma$  aumenta di una, ponendo di nuovo un controllo:

$$\begin{cases} X_s(t + \tau) = X_s(t) - 1 \\ X_{s-\sigma}(t + \tau) = X_{s-\sigma}(t) + 1 \end{cases} \quad s > \sigma$$

$$X_s(t + \tau) = X_s(t) - 1 \quad s = \sigma$$

- Se il frammento cade su terreno inadeguato all'attecchimento, non succede nulla.
- Se il frammento cade su una colonia e non attecchisce, non succede nulla.
- Se il frammento cade su una colonia e attecchisce, si stabilisce su quale classe  $s_j$  è caduto. La classe  $s_j$  che riceve il frammento diminuisce di una colonia e la classe  $s_j + \sigma$  aumenta di una:

$$X_{s_j}(t + \tau) = X_{s_j}(t) - I$$

$$X_{s_j+\sigma}(t + \tau) = X_{s_j+\sigma}(t) + I$$

- Se il frammento cade su terreno adeguato all'attecchimento e non attecchisce, non succede nulla.
- Se il frammento cade su terreno adeguato all'attecchimento e attecchisce, la classe con un numero  $\sigma$  di zooidi aumenta di una colonia:

$$X_{\sigma}(t + \tau) = X_{\sigma}(t) + I$$

10. Se l'evento è una deposizione di uno statoblasto:

- Se lo statoblasto cade su terreno inadeguato all'attecchimento o su una colonia, non succede nulla.
- Se lo statoblasto cade su terreno adeguato all'attecchimento, gli statoblasti aumentano di uno:

$$X_S(t + \tau) = X_S(t) + I$$

11. Se l'evento è una morte di uno statoblasto, gli statoblasti diminuiscono di uno:

$$X_S(t + \tau) = X_S(t) - I$$

12. Se l'evento è una schiusa di uno statoblasto, gli statoblasti diminuiscono di uno e la classe di colonie da uno zooide aumenta di una:

$$X_S(t + \tau) = X_S(t) - I$$

$$X_I(t + \tau) = X_I(t) + I$$

13. Si torna al punto 2 e si itera finché:

$$t > t_{max} \quad \text{oppure} \quad X_k = 0 \quad \forall k \quad \text{e} \quad X_S = 0$$

---

## 2.3 – IL MODELLO SPAZIALMENTE ESPLICITO

Per rendere più realistica la descrizione delle dinamiche demografiche delle colonie di *F. sultana* viene introdotto un modello in cui lo spazio è descritto in modo esplicito. Per semplicità si immagini che lo spazio possa essere rappresentato come un grafo orientato, i cui nodi e archi rappresentano rispettivamente porzioni di spazio e connessioni di tipo spaziale. Quello che avviene in ciascun nodo (o pool) coincide concettualmente con quello che avviene nel modello a spazio implicito precedentemente esposto. Il modello a spazio esplicito è dunque ottenuto replicando il modello a spazio implicito per ogni pool, ma supponendo che frammenti e statoblasti possano muoversi da un nodo all'altro. La struttura spaziale del grafo può essere opportunamente adattata per descrivere diversi tipi di ambiente.

### 2.3.1 – LA MATRICE DI CONNETTIVITÀ

I diversi pool interagiscono fra di loro attraverso la dispersione dei frammenti di colonie distaccati e degli statoblasti. Frammenti e statoblasti, infatti, possono depositarsi nello stesso pool dove sono stati generati o in un altro. Le dinamiche di dispersione spaziale possono essere descritte attraverso una matrice di connettività, che indica le probabilità di movimento di un frammento di colonia o di uno statoblasto da un pool ad un altro. Ad esempio, se il sistema è composto da due pool, si potrebbe avere una matrice di connettività come la seguente:

$$\begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix}$$

Si ha una probabilità pari ad  $a$  che un frammento (o uno statoblasto) generato nel primo pool rimanga nello stesso e una probabilità  $b$  che vada nel secondo pool. Si ha una probabilità pari a  $d$  che un frammento (o uno statoblasto) generato nel secondo pool rimanga nello stesso e una probabilità  $c$  che vada nel primo pool. È importante notare che le righe della matrice di connettività hanno somma minore o uguale a 1. Se la somma è pari a 1 il trasporto è conservativo, mentre se è minore di 1 è non conservativo.

Più in generale viene definito il numero di pool presenti nel sistema con il parametro  $n_p$ ;

la matrice di connettività ha dunque dimensioni  $n_p \times n_p$ . Per semplificare l'esposizione si prende come esempio la struttura fluviale riportata in Figura 2.7.

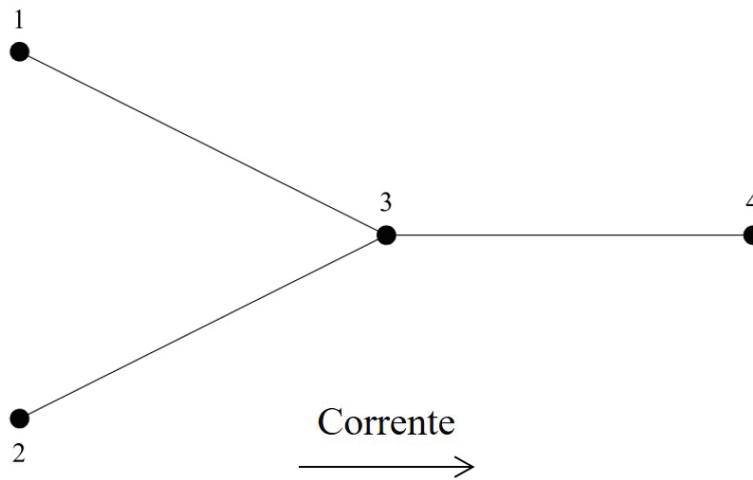


Figura 2.7 Esempio di struttura spaziale

Per calcolare gli  $n_p^2$  elementi della matrice di connettività, si introducono i parametri  $m$  (probabilità di movimento indipendentemente dalla partenza e dalla destinazione; costante per tutti i pool),  $p_d$  (probabilità di movimento verso valle) e  $p_u$  (probabilità di movimento verso monte). Le probabilità  $p_d$  e  $p_u$  devono rispettare la seguente condizione:

$$p_d + p_u = 1$$

Riguardo i pool interni (pool 3 in Figura 2.7), si assume che il trasporto sia conservativo ( $\sum_j p_{3j} = 1$ ). Per i pool di sorgente (pool 1 e 2 in Figura 2.7) e per i pool di chiusura (pool 4 in Figura 2.7) è invece necessario introdurre delle condizioni al contorno opportune: in particolare si implementano condizioni riflettenti per le sorgenti e condizioni assorbenti per le chiusure. Dunque nei pool sorgente il movimento verso monte è impedito e riflesso verso il pool di valle. Al contrario, nei pool di chiusura il movimento verso valle non è impedito, ma porta alla non-conservatività del trasporto (cioè alla morte dei frammenti o statoblasti trasportati verso valle). Perciò la matrice di connettività assume la forma seguente:

$$P = \begin{bmatrix} 1-m & 0 & m & 0 \\ 0 & 1-m & m & 0 \\ m \frac{p_u}{2} & m \frac{p_u}{2} & 1-m & mp_d \\ 0 & 0 & mp_u & 1-m \end{bmatrix}$$

In Tabella 2.2 sono mostrati i parametri aggiuntivi nel modello a spazio esplicito.

Parametro	Descrizione
$n_p$	Numero di pool
$m$	Probabilità di movimento indipendentemente dalla partenza e dalla destinazione
$p_d$	Probabilità di movimento a valle

**Tabella 2.2** Parametri aggiuntivi nel modello a spazio esplicito

### 2.3.2 – LA RANDOMIZZAZIONE DEI POOL

Da un punto di vista implementativo, nel modello spazialmente esplicito la variabile di stato  $X$  diventa una matrice  $k_{max} \times n_p$  e  $X_S$  un vettore di dimensione  $n_p$ . Di conseguenza anche le strutture dati che descrivono i tassi di occorrenza per ogni evento e per ogni taglia di colonie cambiano di dimensione:  $b, d, f$  ed  $e$  diventano di dimensione  $k_{max} \times n_p$ , mentre  $n$  e  $h$  assumono dimensione  $n_p$ . Dunque i tassi di occorrenza per ogni evento  $B, D, F, E, N$  e  $H$  non sono più scalari, bensì vettori di dimensione  $n_p$ , così come il tasso di occorrenza di qualsiasi evento  $R$ .

La selezione del pool in cui si verifica l'evento avviene immediatamente prima della scelta dell'evento ed è effettuata utilizzando un segmento unitario, suddiviso in  $n_p$  parti, ognuna di lunghezza pari al tasso di occorrenza di qualsiasi evento di quel pool, normalizzato al tasso di occorrenza di qualsiasi evento di qualsiasi pool ( $Q$ ), che è calcolato con la seguente formula:

$$Q = \sum_{i=1}^{n_p} R_i$$

Estratto un numero casuale  $r_7$  da una distribuzione uniforme 0-1, verrà dunque scelto il pool  $z$  tale che:

$$\frac{1}{Q} \sum_{k=1}^{z-1} R_k < r_7 \leq \frac{1}{Q} \sum_{k=1}^z R_k \quad \text{con la convenzione che } \sum_{k=1}^0 R_k = 0$$

Nel caso in cui l'evento sia una frammentazione o una deposizione di uno statoblasto, è necessario stabilire in quale pool si deposita il frammento o lo statoblasto originato dal pool  $z$ . Anche in questo caso si suddivide un segmento unitario in  $n_p$  parti di lunghezza proporzionale alle  $n_p$  probabilità di movimento della riga  $z$  della matrice di connettività ( $P_{zj}$ ). In seguito si estrae un numero casuale  $r_g$  da una distribuzione uniforme 0-1, selezionando così il pool  $w$  che riceve il frammento o lo statoblasto. In particolare si utilizza la seguente espressione matematica:

$$\sum_{j=1}^{w-1} P_{zj} < r_g \leq \sum_{j=1}^w P_{zj} \quad \text{con la convenzione che } \sum_{j=1}^0 P_{zj} = 0$$

Se il pool  $z$  di partenza è una chiusura, in cui il trasporto non è conservativo, il segmento unitario si completa introducendo la morte del frammento o dello statoblasto. Ovvero ciò avviene se:

$$r_g > \sum_{j=1}^{n_p} P_{zj}$$

Una volta che l'evento si è realizzato, l'intervallo di tempo  $\tau$ , dopo il quale avviene l'evento successivo, è in questo caso inversamente proporzionale al tasso di occorrenza  $Q$  e dunque:

$$\tau = \frac{1}{Q} \ln \frac{1}{r_l}$$



# 3

## RISULTATI

---

Il modello può ora essere utilizzato per simulare la dinamica delle popolazioni di *F. sultana*. Vengono realizzate delle simulazioni per il modello sia a spazio implicito che a spazio esplicito, utilizzando il software Matlab R2016b (MathWorks). Per entrambi si esegue un'analisi di sensitività, partendo da un set di parametri di riferimento, in modo da poter osservare come cambia la dinamica al variare dei valori dei parametri e dei processi. Per ogni set di parametri vengono eseguite 10 simulazioni, così da poter apprezzare la natura stocastica del modello. Vista la scarsità di dati numerici presenti in letteratura, i valori dei parametri sono stati scelti basandosi sulle conoscenze qualitative riguardo *F. sultana*, in modo da avvicinarsi il più possibile ai sistemi reali. Le simulazioni iniziano tutte il 1° gennaio ed hanno tutte  $t_{max}$  pari a 20 anni.

Per quanto riguarda il modello a spazio esplicito, le simulazioni vengono dapprima condotte su di una rete ad albero molto semplice e poi vengono eseguite con una struttura spaziale più ampia e realistica, utilizzando una rete fluviale di tipo OCN (*Optimal Channel Networks*). Le reti OCN sono strutture ramificate ottenute minimizzando i tassi locali e globali di dissipazione di energia (Rigon *et al.*, 1993). È stato dimostrato che le reti di alcuni bacini tendono ad organizzarsi autonomamente in configurazioni che minimizzano la dissipazione di energia (Ijjasz-Vasquez *et al.*, 1993). Per la loro somiglianza alle strutture fluviali reali, le reti OCN sono state spesso utilizzate per problemi di tipo ecologico (Bertuzzo *et al.*, 2015). Le simulazioni sono realizzate con due scenari differenti: uno scenario di temperatura base (utilizzato anche in tutte le altre simulazioni) ed uno di temperatura aumentata. Infatti, poiché è noto che all'aumentare della temperatura aumenta l'intensità dell'infezione da parte di *T. bryosalmonae* nei briozoi e quindi l'incidenza della PKD nei salmonidi (Carraro *et al.*, 2016), è interessante capire come cambiano le dinamiche demografiche di *F. sultana* in uno scenario di temperatura aumentata.

### 3.1 – MODELLO SPAZIALMENTE IMPLICITO

Le variabili di stato sono inizializzate in questo modo:  $X$  è posto uguale a 1 per le prime 10 taglie ed a 0 per le restanti;  $X_s$  è pari a 100. Dunque inizialmente si hanno 1 colonia da 1 zooide, 1 colonia da 2 zooidi, 1 colonia da 3 zooidi e così via fino a 10 zooidi e 100 statoblasti. Si noti che le fasi iniziali delle simulazioni non sono tuttavia visibili nei grafici riportati in seguito, dove verranno mostrati solo gli ultimi 10 anni, in modo da allontanarsi dal transitorio iniziale ed osservare il comportamento a regime.

I parametri utilizzati come riferimento per le simulazioni del modello a spazio implicito sono riportati in Tabella 3.1.

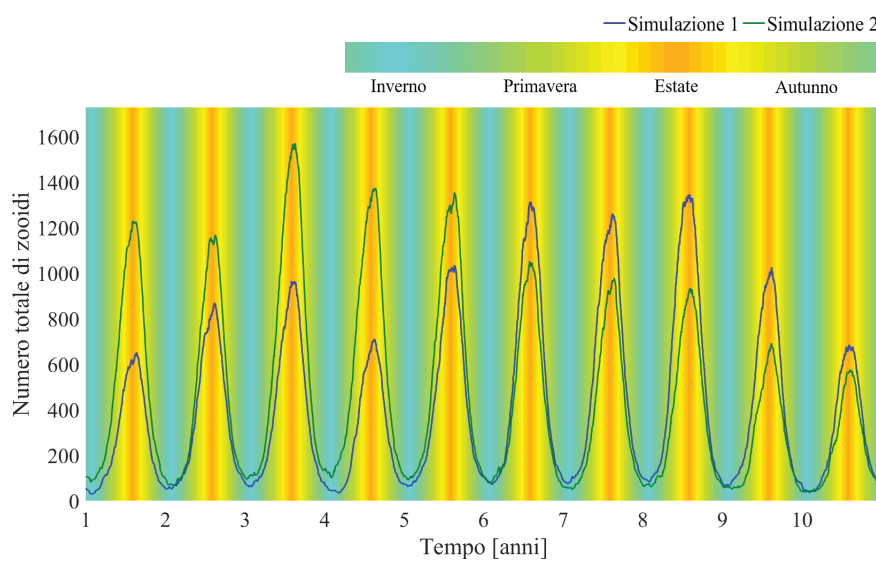
Parametro	Valore
$v_{0,max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,05
$v_{0,min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,01
$\mu_{0,max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,03
$\mu_{0,min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,02
$K$ [zooidi]	500
$S$ [colonie·zooidi <sup>2/3</sup> ]	1000
$\varphi$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,005
$p$	0,2
$ps_{max,e}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,05
$ps_{max,h}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,05
$n_{min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,01
$n_{max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,3
$u$	0,2
$\alpha_c$	0,2
$\alpha_e$	0,2

**Tabella 3.1** Set di parametri di riferimento per il modello a spazio implicito

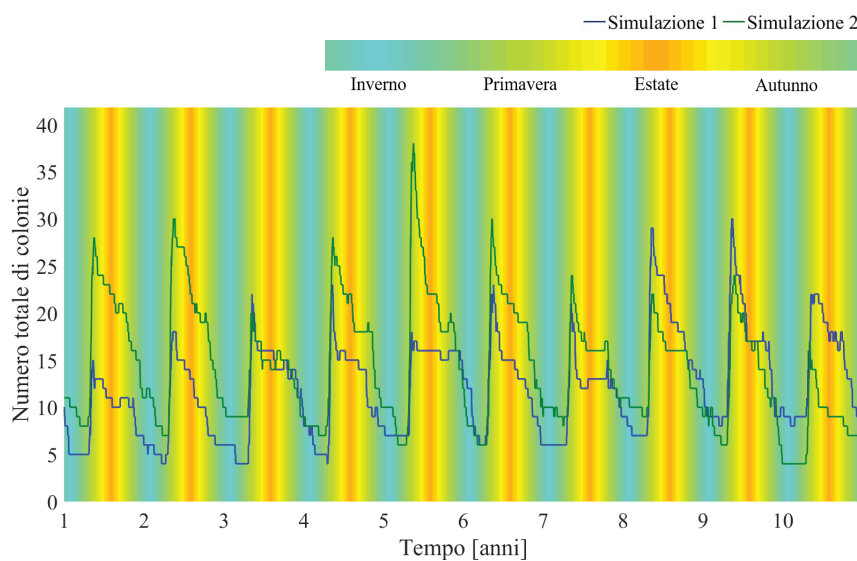
I risultati delle simulazioni sono valutati in base a quattro indicatori della dinamica della popolazione:

- numero totale di zooidi
- numero totale di colonie
- taglia media delle colonie
- varianza della taglia delle colonie

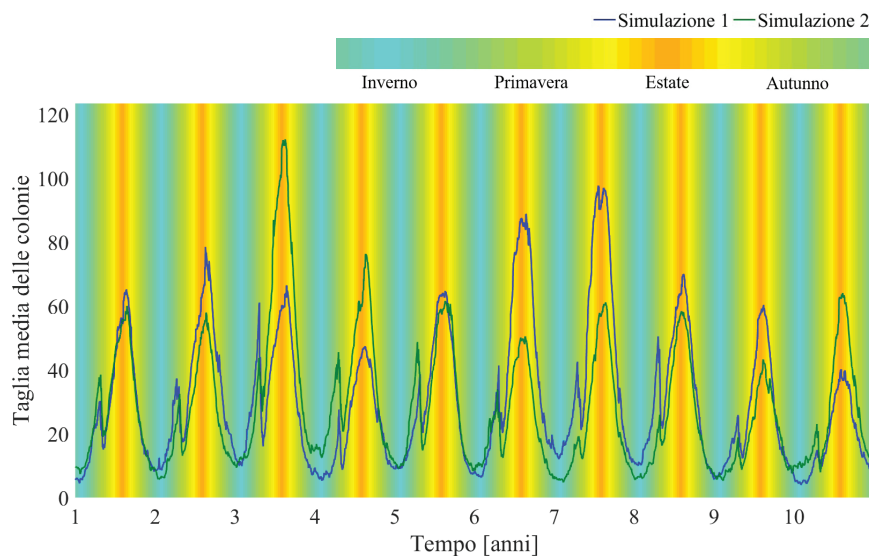
Per agevolare la comprensione, nelle Figure 3.1, 3.2, 3.3 e 3.4 sono riportati, a titolo di esempio, i risultati relativi a due diverse simulazioni effettuate con il set di parametri di riferimento.



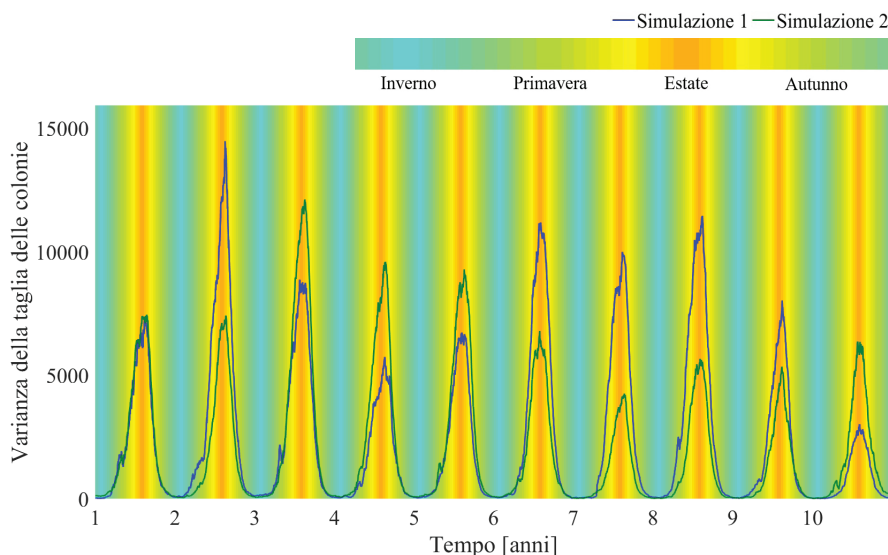
**Figura 3.1** Numero totale di zooidi nel modello a spazio implicito



**Figura 3.2** Numero totale di colonie nel modello a spazio implicito



**Figura 3.3** Taglia media delle colonie nel modello a spazio implicito

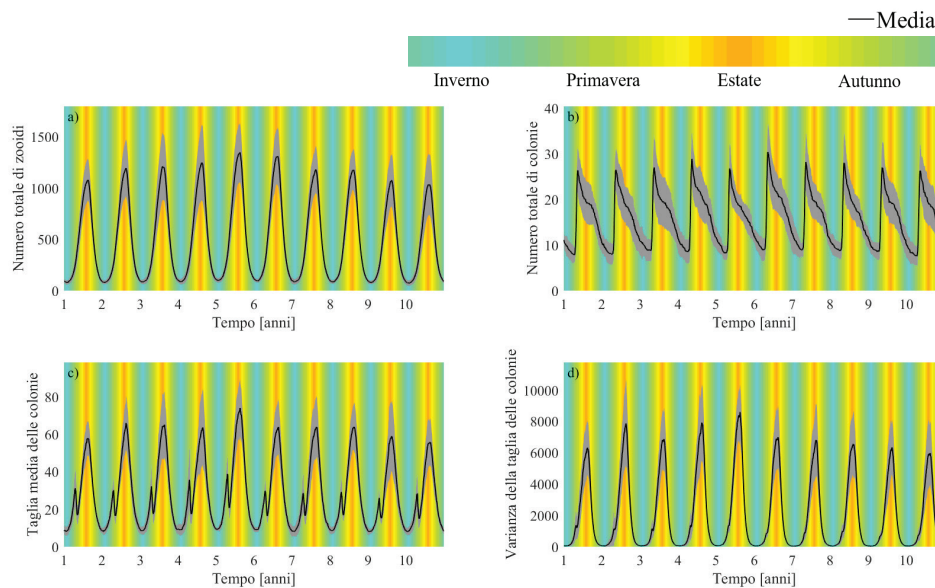


**Figura 3.4** Varianza della taglia delle colonie nel modello a spazio implicito

L'orizzonte temporale è suddiviso in anni ed è caratterizzato dall'alternarsi delle stagioni. Da questi grafici è chiara la stocasticità del modello: le simulazioni sono diverse tra di loro, pur partendo dalle medesime condizioni, ma mantengono comunque andamenti simili.

Più in generale si possono eseguire molte simulazioni per studiare le proprietà statistiche del modello. Purtroppo, l'onere computazionale non consente di effettuare più di 10 simulazioni. Ogni output grafico è costituito dalla media dei valori delle singole simulazioni (linea nera) posta all'interno di una fascia di dispersione di ampiezza pari a

due deviazioni standard (fascia grigia).



**Figura 3.5** Risultati delle simulazioni con il set di riferimento. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

Il primo aspetto notevole nei grafici di Figura 3.5, che rappresentano i risultati delle simulazioni con il set di riferimento, è sicuramente l'oscillazione stagionale. Il numero totale di zooidi (Figura 3.5a) inizia a crescere con la primavera, raggiungendo il picco in estate, quando le condizioni climatiche sono favorevoli, dopodiché decresce fino ad inverno inoltrato. Il numero totale di colonie (Figura 3.5b) presenta forti crescite in primavera, cioè quando si verifica la schiusa degli statoblasti, che danno vita a nuove colonie; appena dopo il periodo della schiusa si ha la perdita di alcune colonie, poiché non tutte quelle appena nate riescono a svilupparsi; la decrescita ha un leggero rallentamento in estate e in autunno, quando le ultime colonie nate o sono morte o sono cresciute; la decrescita prosegue poi fino all'inverno. La taglia media delle colonie (Figura 3.5c) presenta un doppio picco stagionale: si hanno colonie in media più grandi durante i periodi caldi rispetto a quelli freddi, ma è possibile anche osservare un abbassamento della taglia media in primavera, dovuto alla schiusa degli statoblasti. Infine, la varianza della taglia delle colonie (Figura 3.5d) segue il numero totale di zooidi, con variabilità della taglia più elevata in estate rispetto che in inverno.

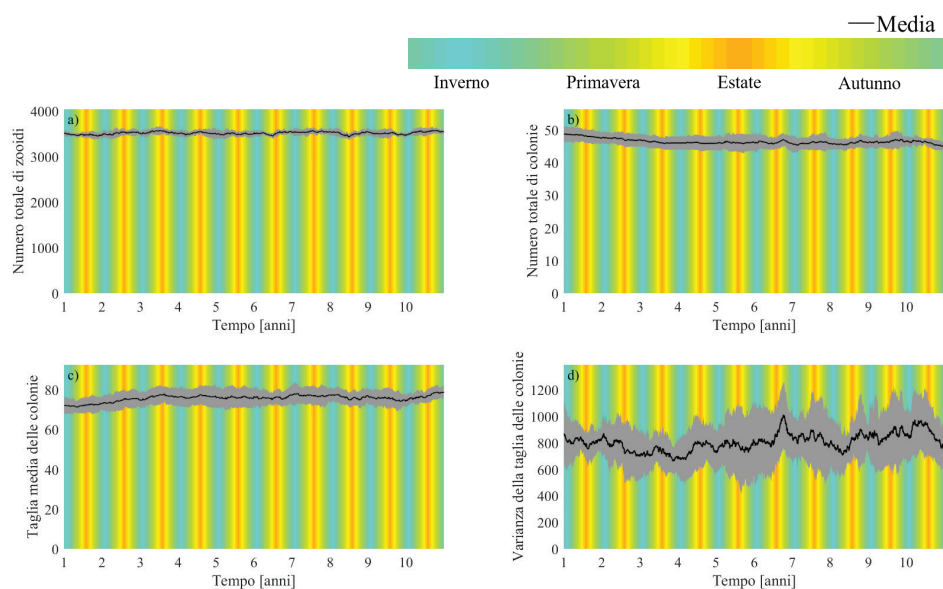
Vengono in seguito riportati i risultati di un'analisi di sensitività del modello, in cui l'effetto di ciascun parametro è analizzato sistematicamente. Sono riportati i risultati

relativi solo a quei parametri/processi che determinano le variazioni più rilevanti nella dinamica del sistema. In Tabella 3.2 sono contenuti i parametri e i processi presi in considerazione negli esperimenti di sensitività. I risultati fanno comunque riferimento a pacchetti di 10 simulazioni per ogni set di parametri.

Set	Parametro/Processo	Valore base	Valore 1	Valore 2
1-2	Crescita colonie	Stagionalità e dipendenza da densità	Senza stagionalità	Senza dipendenza da densità
3-4	$\varphi$	0,005	0	0,015
5-6	$K$	500	150	1000
7-8	$S$	1000	100	10000
9-10	$ps_{max,e}$ e $ps_{max,h}$	0,05	0	0,1

**Tabella 3.2** Parametri e processi dell'analisi di sensitività per il modello a spazio implicito.

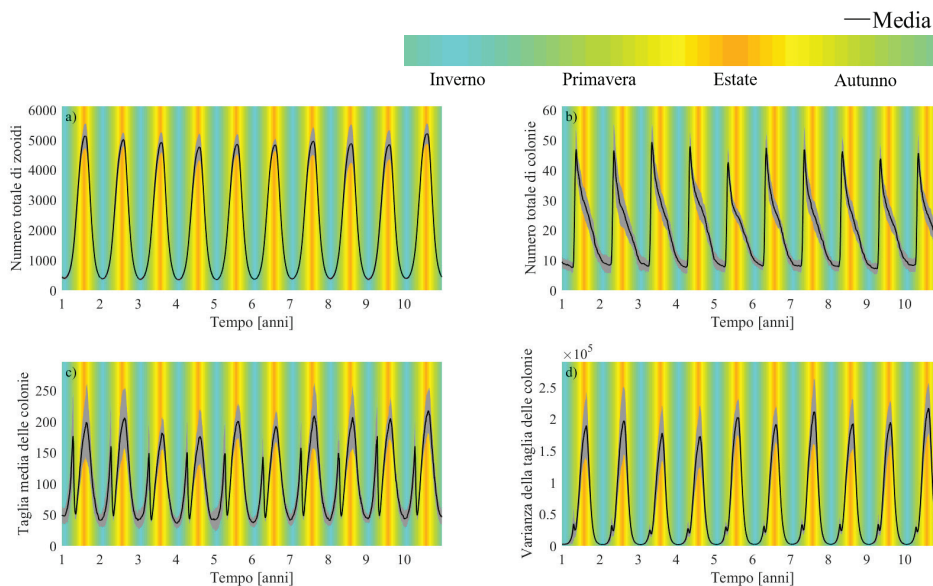
### 3.1.1 – L'EFFETTO DELLA STAGIONALITÀ



**Figura 3.6** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 1. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

Questo set prevede la rimozione della stagionalità, sia per quanto riguarda la crescita delle colonie che per la deposizione e la schiusa degli statoblasti. I parametri di natalità e mortalità degli zooidi sono costanti ed assumono i seguenti valori:  $v_{0,max}=v_{0,min}=0,03$  e  $\mu_{0,max}=\mu_{0,min}=0,01$ . I tassi di deposizione e di schiusa degli statoblasti, invece che essere modellati da curve gaussiane, sono costanti nel tempo; si pone quindi  $ps_e=ps_h=0,005$ . Le simulazioni del modello (Figura 3.6) mostrano che la popolazione arriva ad uno stato di equilibrio stabile, in cui lo spazio totale disponibile è interamente occupato e si ha una configurazione costante della taglia delle colonie.

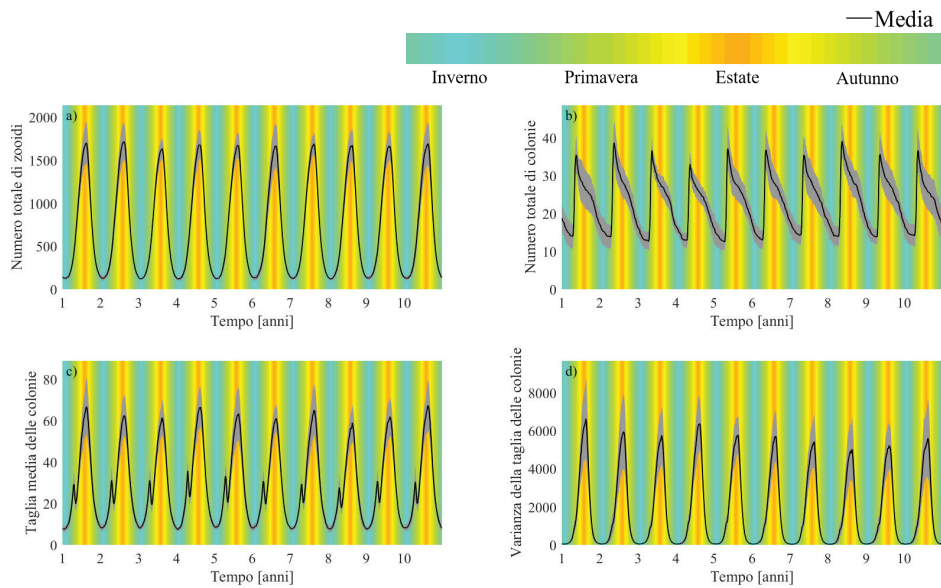
### 3.1.2 – L'EFFETTO DELLA DIPENDENZA DA DENSITÀ



**Figura 3.7** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 2. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

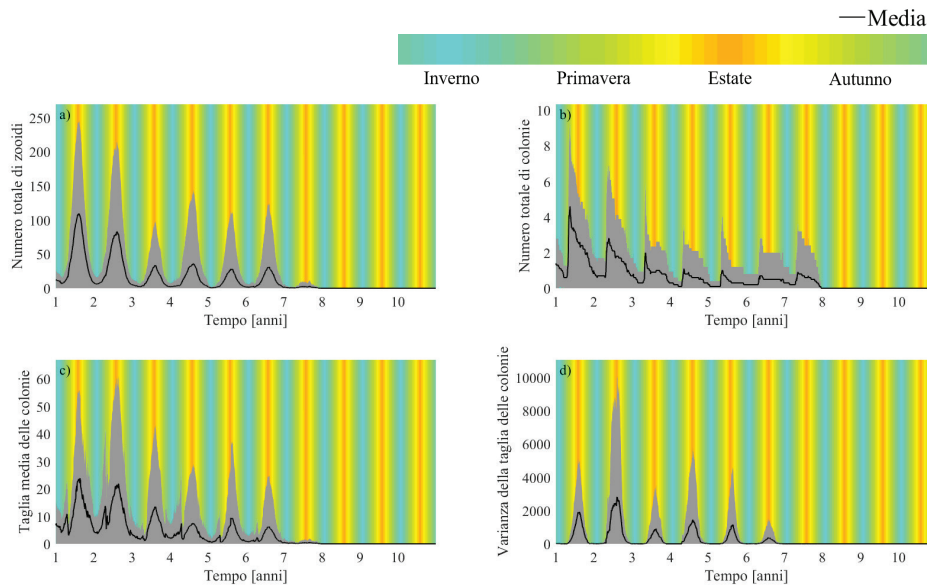
Rimuovendo la dipendenza da densità delle singole colonie, rimangono attive la stagionalità e la dipendenza dallo spazio. I grafici di Figura 3.7 mostrano andamenti qualitativamente simili a quelli del set di riferimento, ma con oscillazioni più ampie. Infatti sono state tolte limitazioni alla crescita delle colonie, che possono generare zooidi indefinitamente, salvo il rispetto del vincolo dello spazio disponibile.

### 3.1.3 – L'EFFETTO DELLA FRAMMENTAZIONE



**Figura 3.8** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 3. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

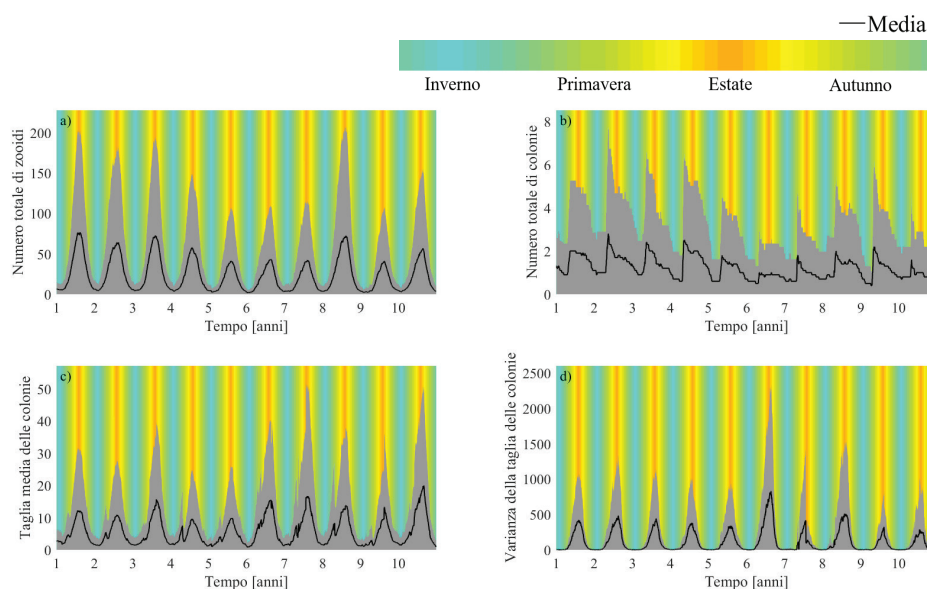
Nel set 3 il tasso di frammentazione è stato annullato. In Figura 3.8 si nota che, rispetto al set di riferimento, il numero totale di zooidi è in generale più alto, poiché non ci sono perdite di zooidi dovute al non attecchimento di frammenti. Di conseguenza anche il numero totale di colonie è più alto, in quanto il numero di statoblasti prodotti è maggiore. La taglia media delle colonie e la varianza non mostrano evidenti cambiamenti rispetto al set di riferimento.



**Figura 3.9** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 4. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

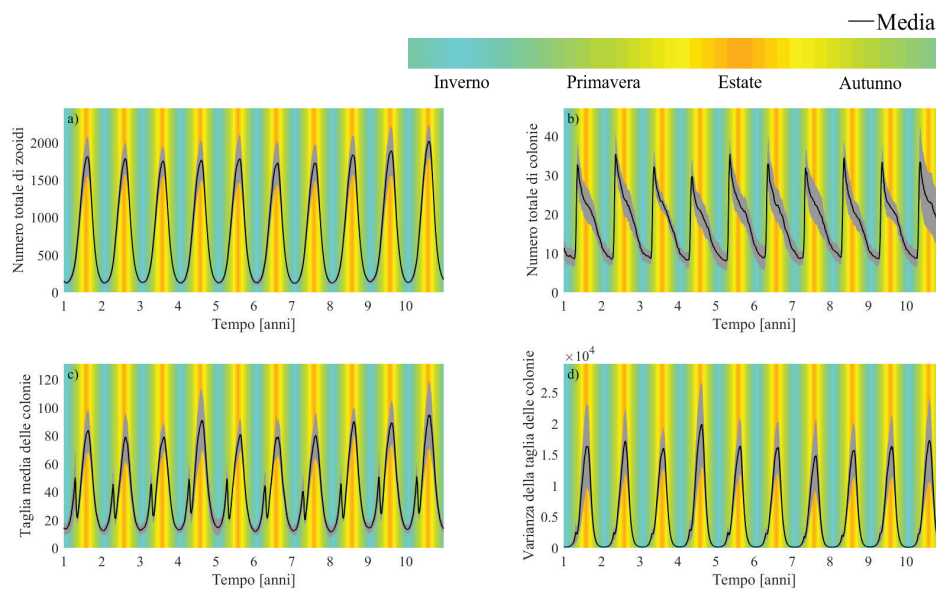
Ponendo invece un tasso di frammentazione pari a 0,015 (set 4), le colonie si estinguono in tutte le simulazioni (Figura 3.9). Le troppe frammentazioni non consentono alle colonie di svilupparsi adeguatamente e c'è la perdita di numerosi frammenti che non attecchiscono.

### 3.1.4 – L'EFFETTO DELLA CAPACITÀ PORTANTE



**Figura 3.10** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 5. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

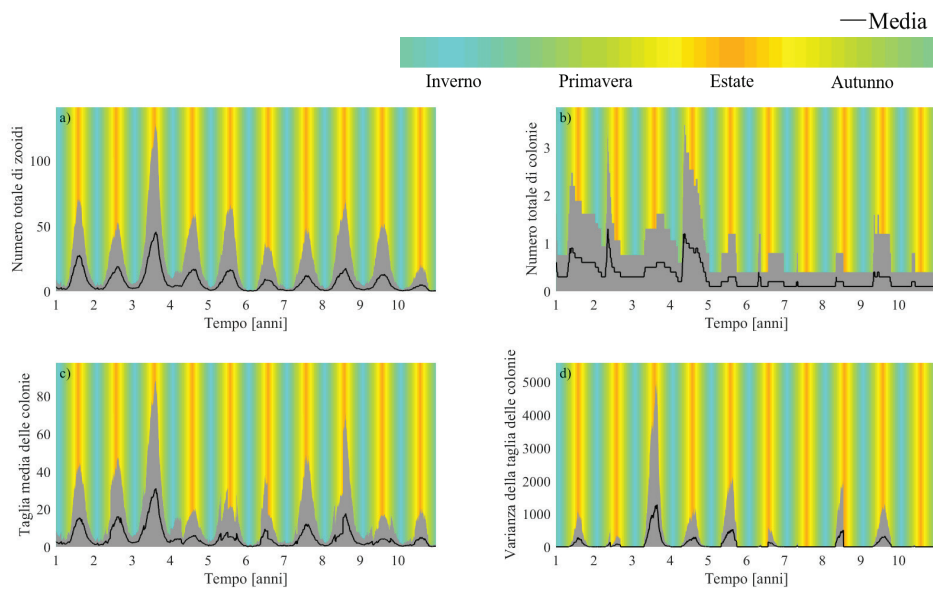
Nel caso del set 5 è stata imposta una capacità portante di 150 zooidi per colonia. In presenza di tale condizione, 7 simulazioni su 10 non riescono ad arrivare alla fine, in quanto sopraggiunge l'estinzione della popolazione. Ciò è dovuto al fatto che è presente un numero esiguo di zooidi nel sistema e dunque la popolazione fatica a superare gli inverni. Come si può osservare nei grafici di Figura 3.10, la popolazione, se non si estingue, sopravvive con poche colonie di piccole dimensioni.



**Figura 3.11** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 6. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

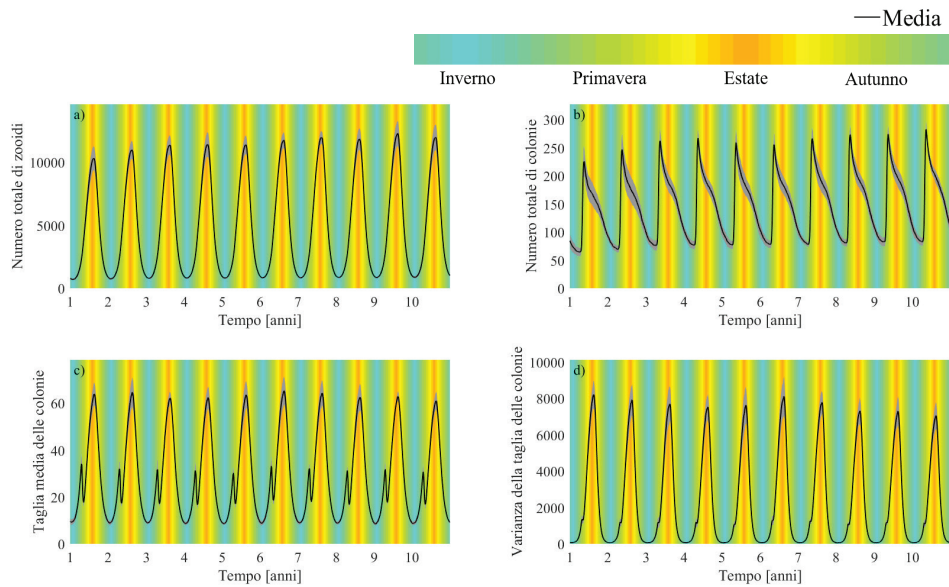
Per quanto riguarda invece il set 6, in cui la capacità portante è pari a 1000 zooidi per colonia (Figura 3.11), si ha una situazione molto simile a quella del set di riferimento. La differenza può essere apprezzata nella taglia media delle colonie, che raggiunge livelli più alti.

## 3.1.5 – L'EFFETTO DELLO SPAZIO TOTALE DISPONIBILE



**Figura 3.12** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 7. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

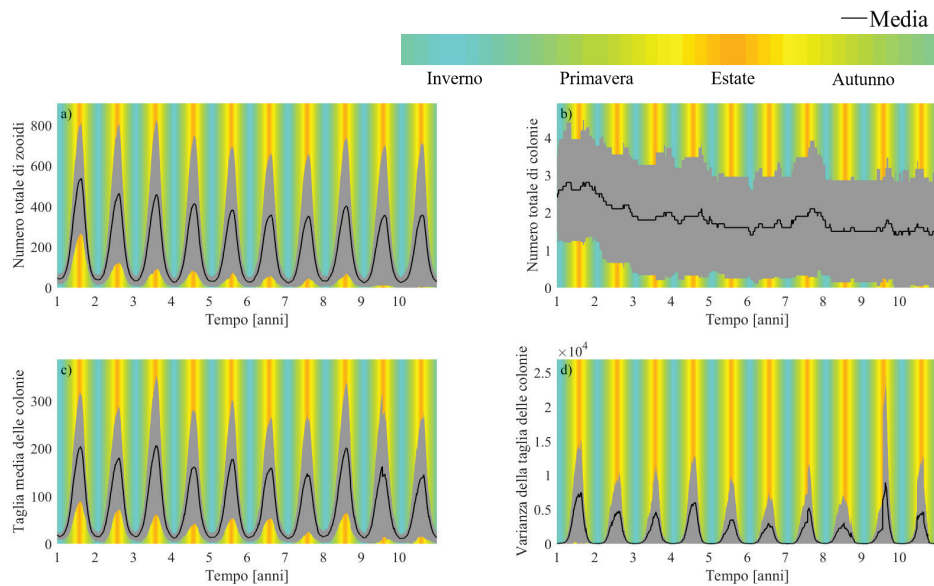
Nel set 7 lo spazio totale disponibile viene ridotto a 100 unità (Figura 3.12). Ciò comporta che in 9 simulazioni su 10 la popolazione si estingue. Le colonie presenti nel sistema non sono mai più di tre. La disponibilità di spazio ridotta non consente alle colonie di crescere adeguatamente durante i periodi caldi e dunque la popolazione stenta a superare l'inverno.



**Figura 3.13** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 8. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

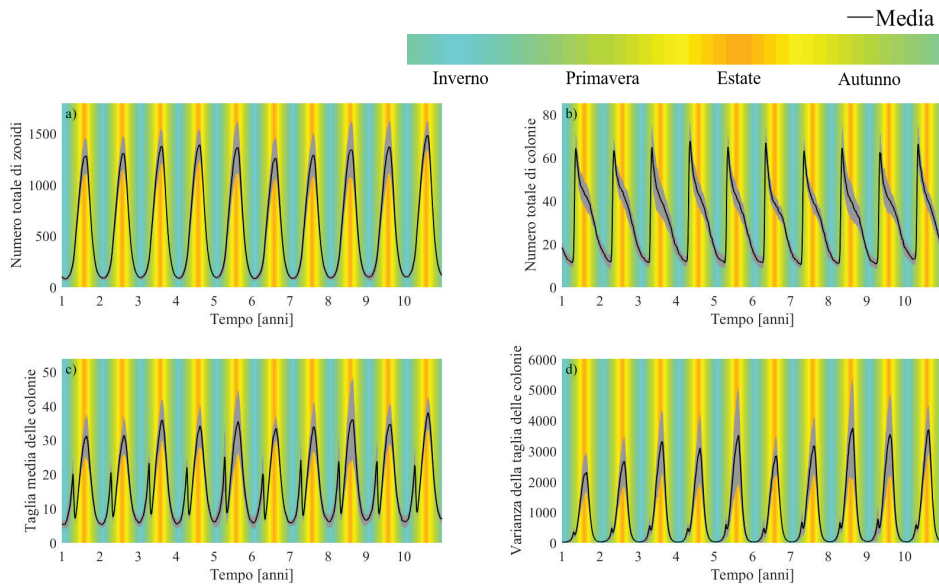
Aumentando invece lo spazio totale disponibile a 10000 unità (set 8), la popolazione cresce fortemente, più che in ogni altro set, sia come numero di zooidi che come numero di colonie (Figura 3.13). Questo avviene perché, disponendo di molto spazio, le colonie sono libere di arrivare alla capacità portante ed ogni statoblasto ha alta probabilità di atterrare su un terreno adeguato all'attecchimento.

## 3.1.6 – L'EFFETTO DEGLI STATOBLASTI



**Figura 3.14** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 9. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

Il set 9 prevede la rimozione della produzione di statoblasti (Figura 3.14); per sopravvivere la popolazione può contare solamente sulla crescita delle colonie. Con l'assenza degli statoblasti 4 simulazioni su 10 incorrono nell'estinzione della popolazione. L'unico modo per aumentare il numero di colonie è la frammentazione, che è tuttavia piuttosto rara. Da notare è anche la scomparsa della stagionalità per quanto riguarda il numero di colonie. La taglia media delle colonie è in generale più alta rispetto ai set con presenza di statoblasti, in quanto non ci sono nascite di piccole colonie.



**Figura 3.15** Analisi di sensitività per il modello a spazio implicito: set 10. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalla media e dalla dispersione (ampiezza: 2 deviazioni standard), valutate su 10 repliche

Ponendo i parametri  $ps_{max,e}$  e  $ps_{max,h}$  pari a 0,1 (set 10), la popolazione dispone ad ogni primavera di un buon apporto di nuove colonie (Figura 3.15). La taglia media delle colonie risulta più bassa rispetto agli altri set, poiché sono presenti molte piccole colonie nate dagli statoblasti.

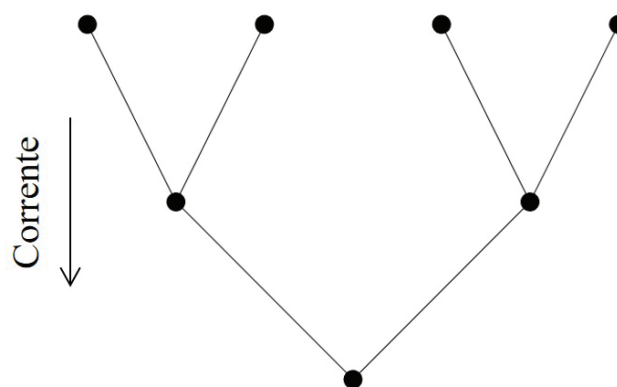
### 3.2 – MODELLO SPAZIALMENTE ESPLICITO SEMPLICE

Le simulazioni del modello a spazio esplicito vengono eseguite inizializzando ogni pool nello stesso modo del modello a spazio implicito. Dunque  $X$  è posto uguale a 1 per le prime 10 taglie ed a 0 per le restanti per tutti i pool e  $X_s$  è pari a 100 per tutti i pool.

I valori di riferimento dei parametri sono gli stessi utilizzati nel modello a spazio implicito, a cui vanno aggiunti  $m$  e  $p_d$  (e  $p_u = 1 - p_d$ ). In Tabella 3.3 sono mostrati i parametri aggiuntivi nel modello a spazio esplicito utilizzati come riferimento per le simulazioni ed in Figura 3.16 è rappresentata la struttura dendritica semplificata presa in considerazione.

Parametro	Valore
$n_p$	7
$m$	0,5
$p_d$	0,7

**Tabella 3.3** Set di parametri di riferimento per il modello a spazio esplicito



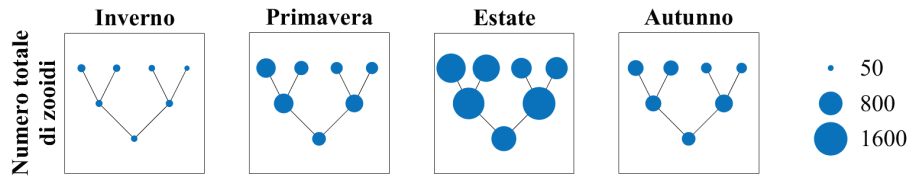
**Figura 3.16** Struttura fluviale per il modello a spazio esplicito

Vista la complessità nella produzione di grafici per un modello con tempo e spazio espliciti, i risultati vengono presentati in soli quattro istanti, uno per ogni stagione. Per ogni simulazione vengono dunque generati i seguenti output grafici sotto forma di mappe:

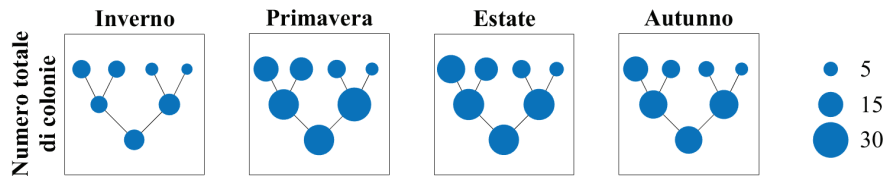
- numero totale di zooidi
- numero totale di colonie
- taglia media delle colonie
- varianza della taglia delle colonie

Gli output sono delle mappe del sistema fluviale, per quattro istanti temporali (presi nelle quattro stagioni, in particolare il 31 gennaio, il 3 maggio, il 2 agosto e l'1 novembre dell'ultimo anno della simulazione di 20 anni).

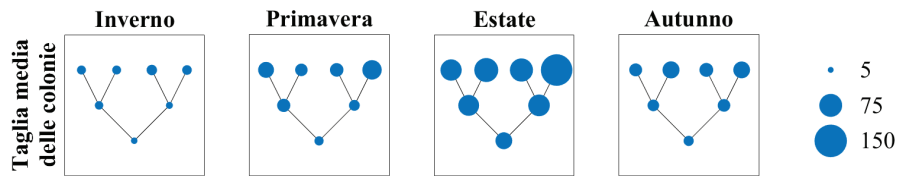
Per agevolare la comprensione, nelle Figure 3.17, 3.18, 3.19 e 3.20 sono riportati, a titolo di esempio, i risultati relativi a una simulazione effettuata con il set di parametri di riferimento.



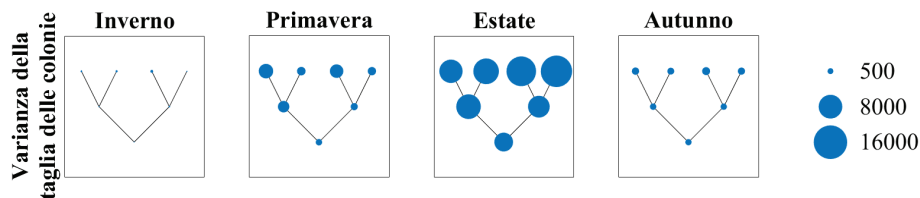
**Figura 3.17** Numero totale di zooidi nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre). La dimensione di ogni nodo è proporzionale al numero totale di zooidi presente in quel nodo



**Figura 3.18** Numero totale di colonie nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre). La dimensione di ogni nodo è proporzionale al numero totale di colonie presente in quel nodo



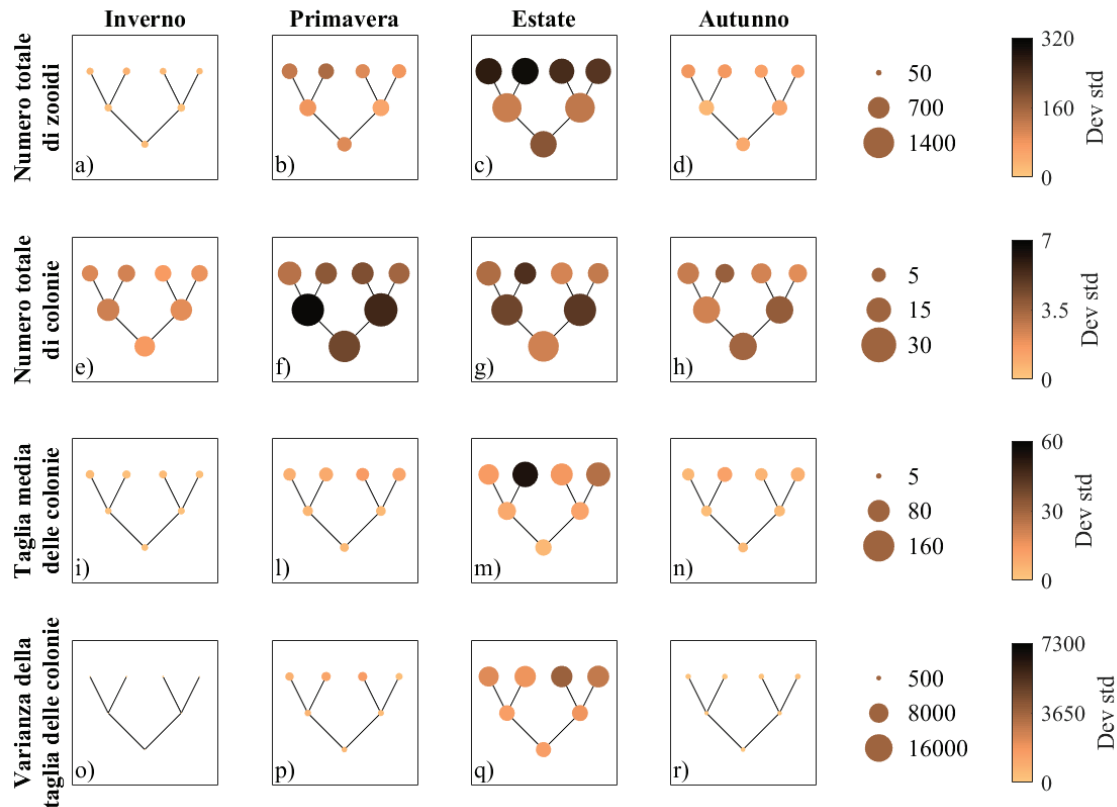
**Figura 3.19** Taglia media delle colonie nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre). La dimensione di ogni nodo è proporzionale alla taglia media delle colonie presente in quel nodo



**Figura 3.20** Varianza della taglia delle colonie nel modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre). La dimensione di ogni nodo è proporzionale alla varianza della taglia delle colonie presente in quel nodo

Più in generale si possono eseguire molte simulazioni per studiare le proprietà statistiche del modello. Purtroppo, l'onere computazionale non consente di effettuare più di 10 simulazioni.

In questo caso gli output sono delle mappe del sistema fluviale, per quattro istanti temporali, per quattro indicatori, in cui la dimensione del nodo è proporzionale alla media della grandezza corrispettiva ed il colore è proporzionale alla deviazione standard, valutate sulle diverse repliche.



**Figura 3.21** Risultati delle simulazioni con il set di riferimento per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre). a, b, c, d) numero totale di zooidi; e, f, g, h) numero totale di colonie; i, l, m, n) taglia media delle colonie; o, p, q, r) varianza della taglia delle colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispondente, valutate su 10 repliche

Il set di riferimento prevede valori dei parametri  $m$  e  $p_d$  rispettivamente pari a 0,5 ed a 0,7. Ciò significa che si ha una buona probabilità di trasporto (in media un frammento o uno statoblasto su due si muove da un pool ad un altro) e che esso è maggiormente diretto verso valle. Come nel modello a spazio implicito, tutti gli indicatori seguono la stagionalità, assumendo valori bassi nei periodi freddi e valori elevati in quelli caldi. Per quanto riguarda l'aspetto spaziale, il numero totale di zooidi (Figure 3.21a, 3.21b, 3.21c, 3.21d) non presenta grandi differenze tra i pool, in quanto gli spostamenti non coinvolgono grandi quantità di propaguli. Il numero totale di colonie (Figure 3.21e, 3.21f, 3.21g, 3.21h) è invece maggiore nei pool più a valle, in quanto ricevono frammenti e statoblasti dai pool a monte. Di conseguenza la taglia media delle colonie (Figure 3.21i, 3.21l, 3.21m, 3.21n) presenta valori più alti nei pool a monte, i quali ricevono pochi frammenti e statoblasti, che formano colonie di piccola taglia. La varianza della taglia delle colonie (Figure 3.21o, 3.21p, 3.21q, 3.21r) segue la taglia media, con variabilità più

elevata nei pool a monte.

Anche per il modello a spazio esplicito si esegue un'analisi di sensitività, prendendo in considerazione i parametri spaziali  $m$  e  $p_d$  (Tabella 3.4), realizzando 10 simulazioni per ogni set di parametri.

Set	Parametro/Processo	Valore base	Valore 1	Valore 2
1-2	$m$	0,5	0,05	0,95
3-4	$p_d$	0,7	0,1	1

Tabella 3.4 Parametri e processi dell'analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito

### 3.2.1 – L'EFFETTO DELLA PROBABILITÀ DI MOVIMENTO

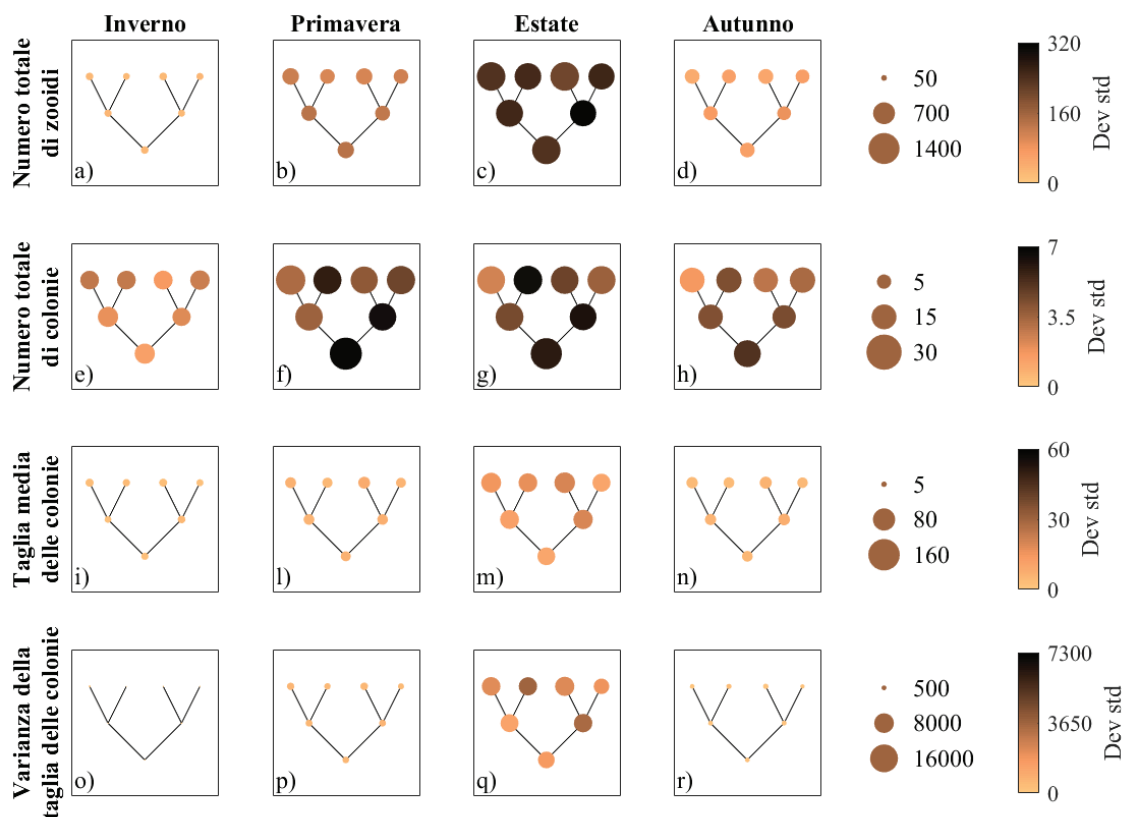
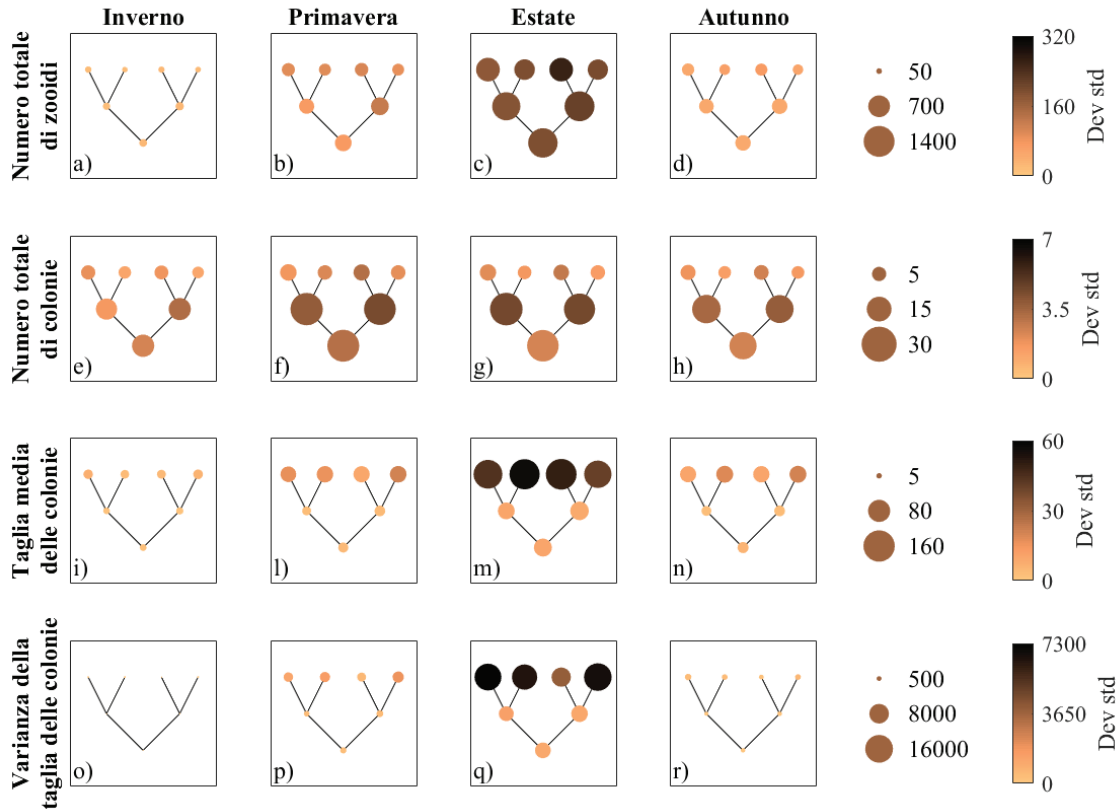


Figura 3.22 Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 1. a, b, c, d) numero totale di zooidi; e, f, g, h) numero totale di colonie; i, l, m, n) taglia media delle colonie; o, p, q, r) varianza della taglia delle colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispettiva, valutate su 10 repliche

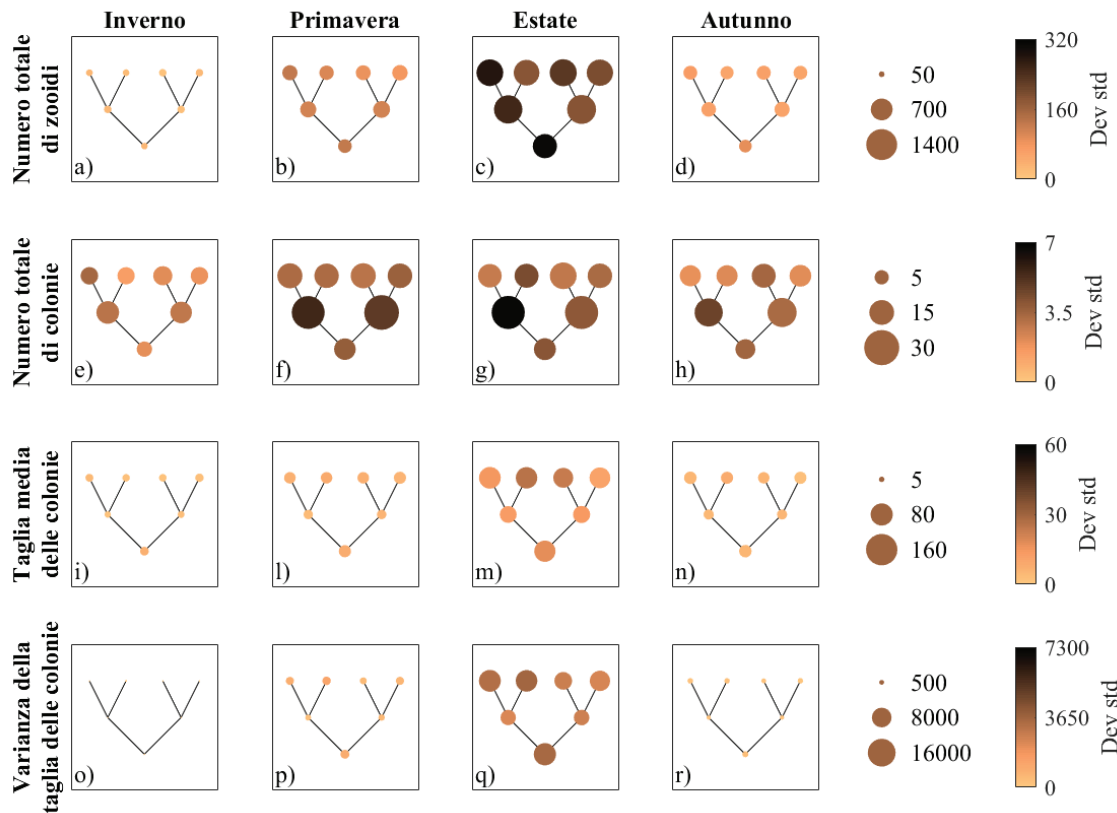
Nel set 1 si pone la probabilità di movimento  $m$  pari a 0,05, quindi i pool possono essere considerati quasi separati tra di loro. Infatti in Figura 3.22 si osserva che non ci sono grosse differenze tra i pool, per tutti e quattro gli indicatori.



**Figura 3.23** Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 2. a, b, c, d) numero totale di zooidi; e, f, g, h) numero totale di colonie; i, l, m, n) taglia media delle colonie; o, p, q, r) varianza della taglia delle colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispondente, valutate su 10 repliche

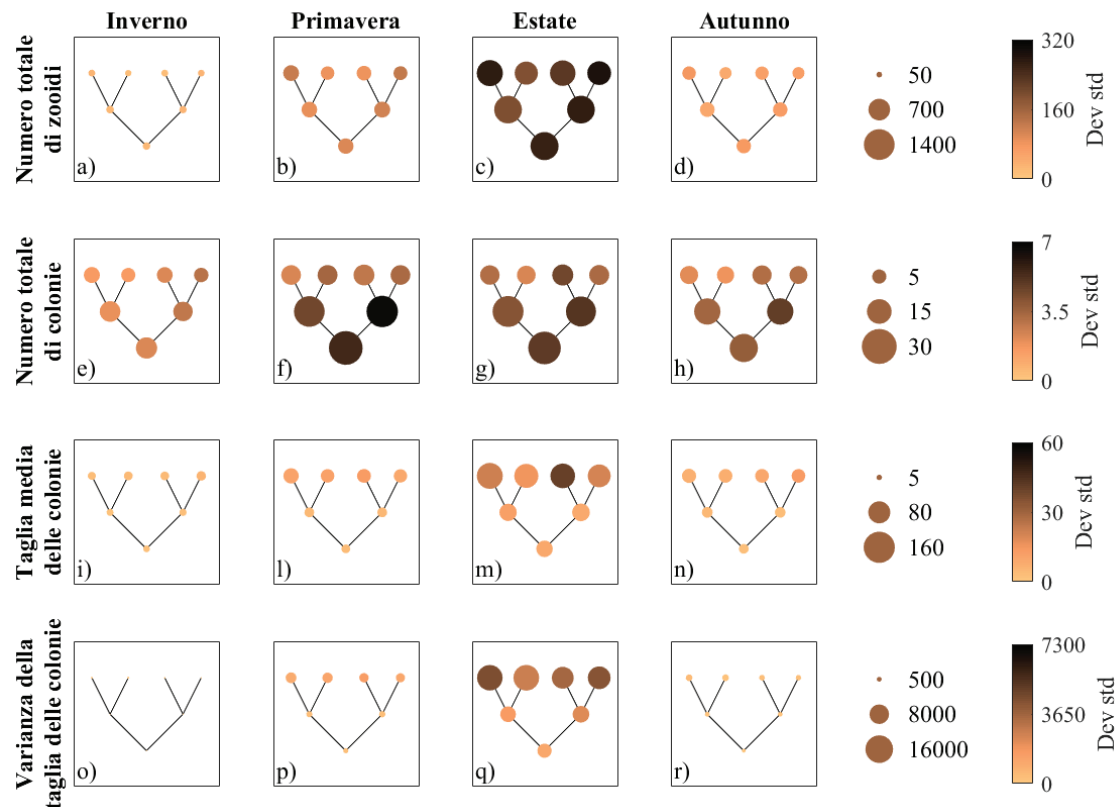
In opposizione al set precedente, nel set 2 si aumenta il valore di  $m$ , intensificando fortemente i movimenti tra pool. In Figura 3.23 si nota che anche il numero totale di zooidi è influenzato, con valori più alti nei pool a valle. Sono ancora più accentuate le differenze tra i pool di monte e i pool di valle, per quanto riguarda il numero totale di colonie, la taglia media e la varianza.

### 3.2.2 – L'EFFETTO DELLA PROBABILITÀ DI MOVIMENTO A VALLE



**Figura 3.24** Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 3. a, b, c, d) numero totale di zooidi; e, f, g, h) numero totale di colonie; i, l, m, n) taglia media delle colonie; o, p, q, r) varianza della taglia delle colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispondente, valutate su 10 repliche

Nel set 3 viene posto  $p_d$  pari a 0,1, ovvero c'è una condizione di movimento principalmente diretto a monte. Anche se questa situazione si distacca dalla realtà, è comunque utile per comprendere al meglio i processi di trasporto. Come si vede in Figura 3.24, i due pool interni sono quelli che ricevono il maggior numero di frammenti e statoblasti, poiché non li ricevono solo dal pool di chiusura, ma anche dalle sorgenti, per via delle condizioni al contorno riflettenti. Questi due pool hanno dunque anche taglia media delle colonie e varianza minori rispetto agli altri.



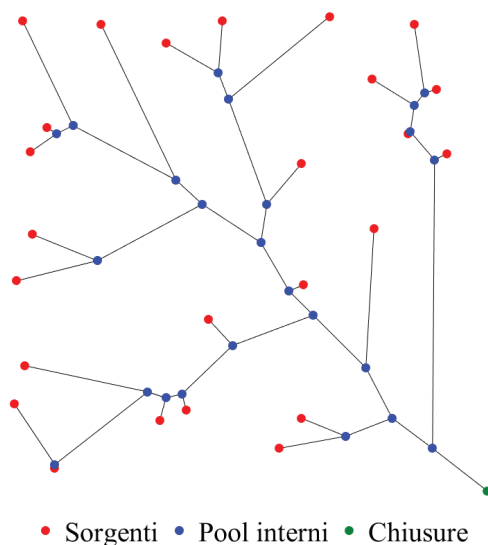
**Figura 3.25** Analisi di sensitività per il modello a spazio esplicito in quattro istanti temporali (31 gennaio, 3 maggio, 2 agosto e 1 novembre): set 4. a, b, c, d) numero totale di zooidi; e, f, g, h) numero totale di colonie; i, l, m, n) taglia media delle colonie; o, p, q, r) varianza della taglia delle colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispettiva, valutate su 10 repliche

Infine nel set 4 si prevede invece che i movimenti di frammenti e statoblasti siano solamente verso valle (Figura 3.25). Dunque sono accentuate le caratteristiche già illustrate nel set di riferimento.

### 3.3 – APPLICAZIONE A UNA RETE FLUVIALE REALISTICA

Il modello a spazio esplicito viene simulato su una rete OCN di 50 nodi (Figura 3.26), con 25 sorgenti, 24 pool interni e 1 chiusura. Le variabili di stato sono inizializzate nello stesso modo delle simulazioni precedenti in tutti i pool:  $X$  è posto uguale a 1 per le prime 10 taglie ed a 0 per le restanti e  $X_s$  è pari a 100. In questo caso lo spazio disponibile in ogni pool è stato ridotto a 200 unità, in modo da ridurre i tempi di calcolo che, con una struttura a 50 nodi, diventano rilevanti. Ci si aspetta dunque popolazioni meno numerose rispetto

a quelle delle simulazioni precedenti, che disponevano di maggiore spazio in ogni pool.



**Figura 3.26** Rete OCN

Come già anticipato, le simulazioni con la rete OCN vengono eseguite con due scenari differenti: uno scenario corrispondente al set di parametri di riferimento utilizzato nelle simulazioni precedenti, che rappresenta una situazione climatica di base, ed uno scenario in cui alcuni parametri e processi vengono manipolati in modo da simulare un aumento di temperatura di 3°C. Questo incremento di temperatura è interessante al fine di stimare gli effetti del riscaldamento globale, poiché le previsioni dell'IPCC indicano che durante il XXI secolo le temperature cresceranno di un valore compreso tra 1,4°C e 5,8°C, a seconda dei diversi scenari.

L'innalzamento della temperatura provoca: un aumento del tasso di crescita degli zooidi, una diminuzione della produzione di statoblasti, un anticipo della schiusa degli statoblasti e un ritardo della loro deposizione (Tops *et al.*, 2009; Carraro *et al.*, 2016).

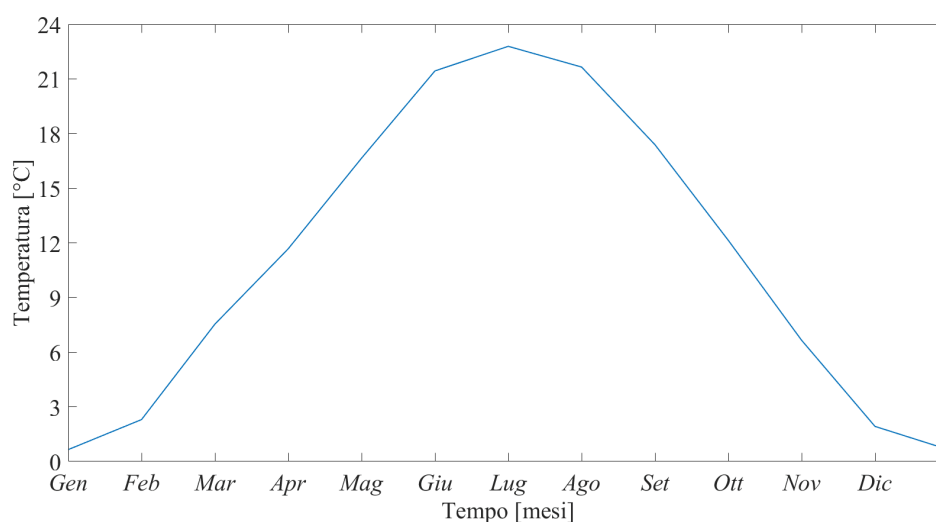
Si assume che il sito abbia una temperatura media annuale di 15°C. Elaborando dati di Tops *et al.* e Carraro *et al.*, risulta che, passando da 15°C a 18°C, si ha un incremento del tasso di crescita degli zooidi compreso tra il 20% e il 48% (media 34%). L'aumento del tasso di crescita viene tradotto con un aumento della differenza tra i tassi di natalità e mortalità (incrementando il primo e riducendo il secondo simmetricamente).

La diminuzione della produzione di statoblasti è quantificata attraverso i dati di Tops *et al.*, in base ai quali viene stimata una riduzione del 18% del parametro  $ps_{max,e}$ .

Consultando alcuni dati di temperature mensili di diverse località, come ad esempio quelli

di Arpa Piemonte riportati in Figura 3.27 rappresentativi delle temperature della Pianura Padana (rilevati nella città di Novara in cui le temperature sono simili a quelle degli ambienti di media montagna in cui vive *F. sultana*), si evince che in primavera l'aumento delle temperature medie può essere considerato lineare e che c'è un incremento di circa 3°C ogni 20 giorni. Lo stesso avviene alla fine dell'estate, ma con le temperature in calo. Dunque si può assumere che nello scenario di temperatura aumentata la schiusa degli statoblasti avvenga all'incirca con 20 giorni di anticipo e la deposizione con 20 giorni di ritardo.

La variazione dei parametri dovuta all'aumento di temperatura è riportata in Tabella 3.5.

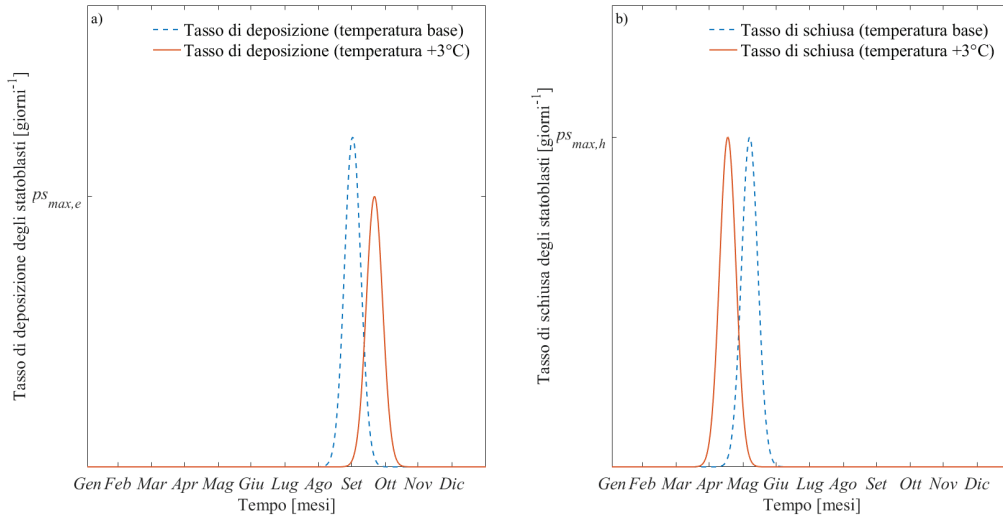


**Figura 3.27** Temperature medie mensili registrate nella stazione di Novara negli anni 2002-2009 (Fonte: Arpa Piemonte)

Parametro	Temperatura base	Temperatura +3°C
$v_{0,max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,05	0,055
$v_{0,min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,01	0,0134
$\mu_{0,max}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,03	0,0266
$\mu_{0,min}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,02	0,015
$ps_{max,e}$ [giorni <sup>-1</sup> ]	0,05	0,041

**Tabella 3.5** Variazione dei parametri dovuta all'aumento di temperatura di 3°C

Lo spostamento nel tempo della schiusa e della deposizione degli statoblasti è rappresentato in Figura 3.28.



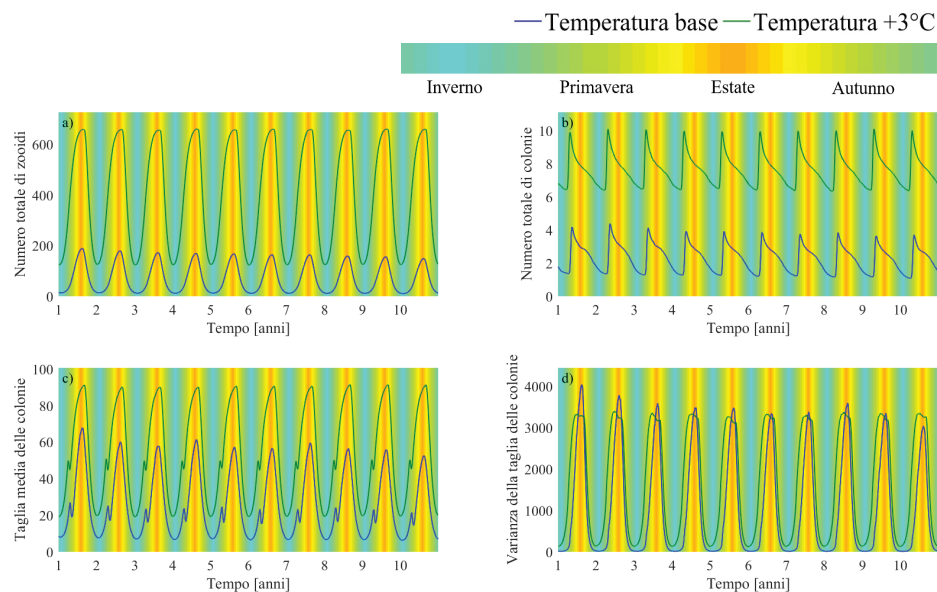
**Figura 3.28** a) tasso di deposizione degli statoblasti con un aumento di temperatura di 3°C; b) tasso di schiusa degli statoblasti con un aumento di temperatura di 3°C

Per ciascuno scenario vengono eseguite 10 simulazioni, i cui risultati vengono riassunti in due output grafici: uno di tipo temporale ed uno di tipo spaziale.

Per ciascuno scenario climatico l'output temporale è costituito dall'andamento di quattro indicatori (numero totale di zooidi, numero totale di colonie, taglia media delle colonie, varianza della taglia delle colonie). I valori di ciascun indicatore sono ricavati attraverso una media su tutti i pool e una media sulle 10 repliche. In particolare, vengono mostrati gli ultimi 10 anni di simulazione (su 20 anni totali).

L'output spaziale è invece rappresentato dalla mappatura sulla rete dei quattro indicatori. Le mappe sono riferite a un istante temporale preso nella stagione estiva (2 agosto) dell'ultimo anno di simulazione.

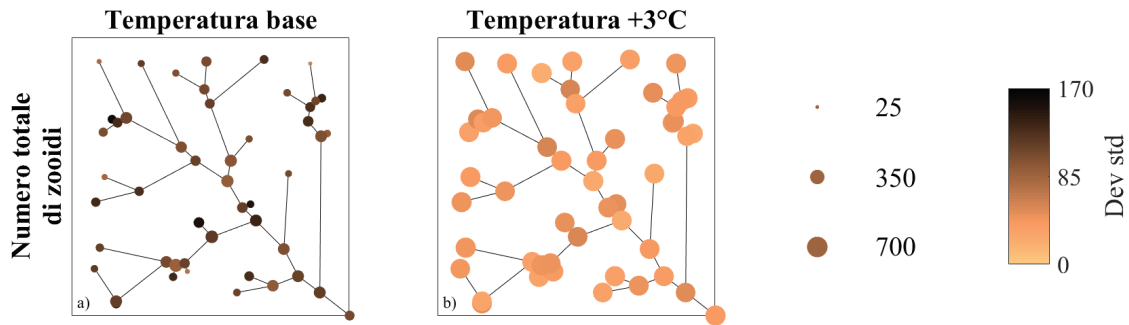
## 3.3.1 – OUTPUT TEMPORALE



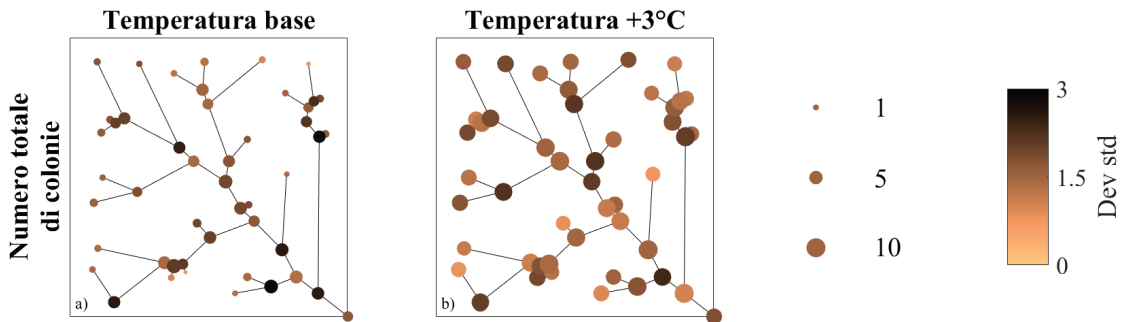
**Figura 3.29** Output temporale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C. a) numero totale di zooidi; b) numero totale di colonie; c) taglia media delle colonie; d) varianza della taglia delle colonie. L'andamento di ogni indicatore è rappresentato dalle medie nei due scenari, valutate su 10 repliche

I grafici di Figura 3.29 mostrano le traiettorie dei due scenari di temperatura. Si nota evidentemente che il numero totale di zooidi (Figura 3.29a) presenta un accrescimento nello scenario con temperatura aumentata, sia per quanto riguarda la quantità di zooidi durante tutte le stagioni sia per l'ampiezza delle oscillazioni stagionali, grazie alle condizioni climatiche più favorevoli per *F. sultana*. Si osserva un aumento anche nel numero totale di colonie (Figura 3.29b) per lo scenario con temperatura più elevata, anche in questo caso sia in quantità che in ampiezza delle oscillazioni stagionali. L'incremento di temperatura permette alle colonie di assumere in generale dimensioni maggiori, come si nota analizzando l'andamento della taglia media delle colonie (Figura 3.29c). La varianza della taglia delle colonie (Figura 3.29d) è l'unico indicatore che non subisce variazioni rilevanti con l'aumento di temperatura.

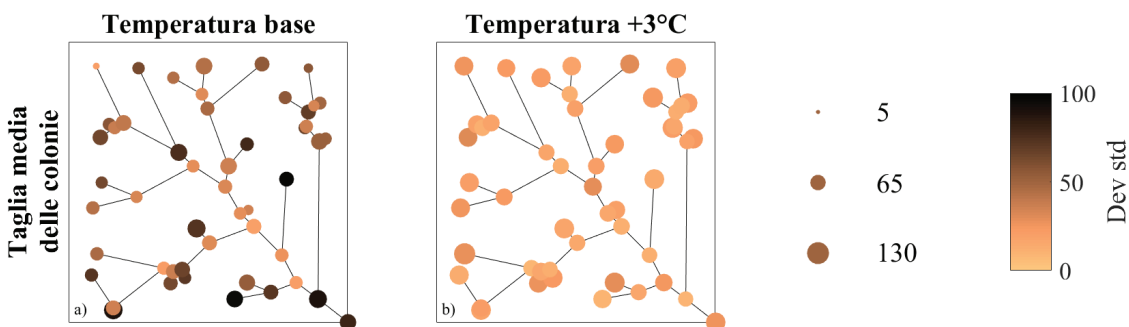
### 3.3.2 – OUTPUT SPAZIALE



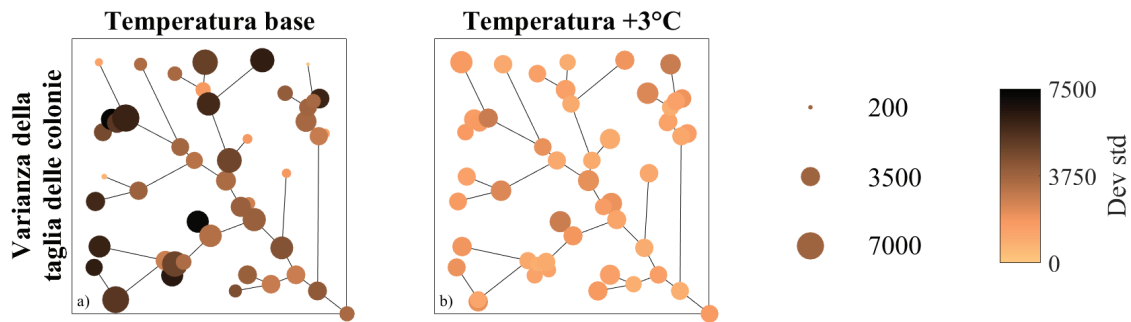
**Figura 3.30** Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): numero totale di zooidi. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispondente, valutate su 10 repliche



**Figura 3.31** Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): numero totale di colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispondente, valutate su 10 repliche



**Figura 3.32** Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): taglia media delle colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispondente, valutate su 10 repliche



**Figura 3.33** Output spaziale delle simulazioni con il modello a spazio esplicito su rete OCN con gli scenari di temperatura base e aumentata di 3°C in un istante temporale (2 agosto): varianza della taglia delle colonie. La dimensione ed il colore di ogni nodo sono proporzionali rispettivamente alla media ed alla deviazione standard della grandezza corrispondente, valutate su 10 repliche

In Figura 3.30 è possibile osservare che il numero totale di zooidi aumenta in tutti i pool con l'incremento di temperatura. Mentre con la temperatura base si notano delle differenze tra i pool dovute al trasporto di frammenti e statoblasti da parte della corrente fluviale (come visto in precedenza nei risultati relativi all'analisi di sensitività per il modello spazialmente esplicito semplice), nello scenario con temperatura aumentata le differenze vengono meno, in quanto viene raggiunta la saturazione dello spazio disponibile in ogni pool. È anche da notare che la deviazione standard di quest'ultimo scenario è decisamente più bassa, poiché la dipendenza dallo spazio disponibile fa in modo che in tutte le simulazioni si raggiunga un numero di zooidi simile. Anche per quanto riguarda il numero totale di colonie, come si nota in Figura 3.31, le differenze tra i pool sono poco rilevanti nello scenario con temperatura aumentata rispetto alla situazione con 3°C in meno, sempre a causa della saturazione dello spazio. Lo stesso ragionamento può essere fatto con la taglia media delle colonie, riportata in Figura 3.32, in cui però le differenze non sono così evidenti come nei due indicatori precedenti. Nello scenario più caldo, la taglia media delle colonie è in generale leggermente più alta, con deviazione standard più bassa, sempre a causa della dipendenza dallo spazio disponibile. Infine in Figura 3.33 si osserva che la varianza della taglia delle colonie si omogenizza con l'aumento di temperatura, seguendo la taglia media, ed anche per questo indicatore la deviazione standard generale diminuisce, sempre per i motivi esposti precedentemente.



# 4

## DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

---

In questo progetto di tesi è stato sviluppato un modello matematico stocastico di dinamica delle popolazioni di *F. sultana*, un briozoo d'acqua dolce coinvolto nel ciclo di vita di *T. bryosalmonae*, parassita responsabile della malattia proliferativa renale (PKD) nei salmonidi. Il modello include i processi fondamentali che regolano la dinamica delle colonie di *F. sultana* e le loro interazioni: nascita e morte degli zooidi, frammentazione delle colonie, deposizione, morte e schiusa degli statoblasti. Il modello è stato simulato utilizzando l'algoritmo di Gillespie. È stata svolta un'analisi di sensitività rispetto ai parametri e ai processi del modello al fine di conoscere i comportamenti demografici del briozoo in molteplici condizioni.

Come ci si poteva aspettare dalle conoscenze qualitative su *F. sultana*, i risultati suggeriscono che la demografia ha un'evidente tendenza a seguire il ciclo stagionale annuale. Durante l'inverno le condizioni climatiche sfavorevoli fanno sì che le poche colonie presenti nel sistema siano costituite da un numero esiguo di zooidi. Con l'arrivo della primavera, l'alto tasso di crescita delle colonie e la schiusa degli statoblasti consentono alle colonie di ingrandirsi e di espandersi nello spazio, con picchi durante l'estate. Rimuovendo la stagionalità le oscillazioni spariscono e diventa evidente la presenza di dinamiche di tipo logistico: infatti la dipendenza da densità risulta rispettata, con saturazione sia della densità alla capacità portante sia dello spazio.

I risultati riguardanti il tasso di frammentazione delle colonie indicano che con alti tassi la popolazione rischia l'estinzione, poiché le colonie non riescono a svilupparsi adeguatamente e si ha la perdita di numerosi frammenti che non attecchiscono. Invece con bassi tassi di frammentazione la popolazione sopravvive nel tempo. È possibile pertanto concludere che la probabilità di estinzione della popolazione sia crescente col tasso di frammentazione delle colonie. È necessario comunque precisare che la frammentazione

---

è un processo utile alla specie per espandersi nello spazio, in aggiunta alla produzione di statoblasti. Inoltre contribuisce al mantenimento della diversità genetica delle colonie.

Osservando i risultati, si intuisce che la capacità portante di ogni colonia è un parametro fondamentale per il destino della popolazione. Se le colonie sono in grado di supportare solo pochi zooidi, la popolazione rischia di estinguersi, in quanto nel sistema è presente un numero di zooidi non sufficientemente alto per superare l'inverno e gli statoblasti prodotti non sono molti. Al contrario, con alte capacità portanti la popolazione non va incontro all'estinzione. Si può allora concludere che la probabilità di estinzione della popolazione sia decrescente col valore della capacità portante delle singole colonie.

Lo stesso ragionamento può essere fatto con lo spazio totale disponibile. La popolazione rischia di estinguersi se si trova confinata in uno spazio ridotto, poiché, come per la dipendenza da densità, non riesce a generare abbastanza zooidi e a produrre molti statoblasti. Viceversa, se c'è un'ampia disponibilità spaziale, le colonie hanno la possibilità di ingrandirsi e di espandersi nello spazio. Anche in questo caso è possibile dunque supporre che la probabilità di estinzione della popolazione sia decrescente con lo spazio totale disponibile.

I risultati mostrano inoltre che la riproduzione attraverso gli statoblasti è un processo molto importante per questa specie, in quanto assicura un apporto di nuove colonie ad ogni primavera, come si osserva dalla presenza di un numero maggiore di colonie in questo periodo. Senza gli statoblasti la popolazione non ha garanzia di superare l'inverno e può contare solo sulla sopravvivenza degli zooidi. Si può supporre ancora una volta che la probabilità di estinzione della popolazione decresca col tasso di deposizione e col tasso di schiusa degli statoblasti.

Per quanto riguarda il modello a spazio esplicito, i risultati indicano che le dinamiche demografiche e spaziali sono influenzate dalle caratteristiche del fenomeno di dispersione dei propaguli. Con una probabilità di movimento tra i pool molto bassa, ad esempio causata da una corrente fluviale debole, il sistema tende a comportarsi come se i pool fossero separati fra di loro. Si hanno dunque differenti popolazioni che crescono in maniera quasi indipendente e che scambiano frammenti di colonie e statoblasti molto raramente tra di loro. Se invece la dispersione è alta, c'è forte probabilità che i frammenti e gli statoblasti vengano trasportati nel pool adiacente.

Dai risultati si evince che, oltre che dall'intensità del fenomeno di dispersione, le

dinamiche sono influenzate anche dalla direzione della corrente, ovvero dalla probabilità di movimento a valle e a monte. Quando la corrente è principalmente da monte verso valle, come avviene ovviamente in tutti i sistemi reali, frammenti e statoblasti si muovono maggiormente verso valle. Dunque è possibile affermare che all'aumentare della probabilità di movimento verso valle (e quindi al diminuire della probabilità di movimento verso monte) si verifichino i seguenti fenomeni: aumento del numero di colonie e diminuzione della taglia media (e della sua varianza) nei pool interni e nelle chiusure; diminuzione del numero di colonie e aumento della taglia media (e della sua varianza) nelle sorgenti.

I risultati delle simulazioni con la rete OCN su due scenari di temperatura mostrano che le dinamiche demografiche e spaziali di questa specie dipendono fortemente dalla temperatura. Un aumento di temperatura si traduce in condizioni più favorevoli per la vita di *F. sultana*, che provocano accrescimento ed espansione della popolazione. In particolare, se la temperatura media annuale aumentasse di 3°C, come per esempio previsto entro i prossimi 100 anni dall'IPCC in alcuni scenari, all'interno della rete idrografica si avrebbe in media un aumento del numero totale di zooidi del 1200% in inverno e del 348% in estate, un aumento del numero totale di colonie del 410% in inverno e del 194% in estate e un aumento della taglia media delle colonie del 243% in inverno e del 75% in estate.

Questo risultato ha forti implicazioni per le dinamiche di popolazioni ittiche di grande interesse naturalistico e commerciale. Infatti, *F. sultana* è un ospite intermedio nel ciclo di vita di *T. bryosalmonae*. L'espansione delle popolazioni del briozoo potrebbe provocare una maggiore proliferazione del parassita. Come detto in precedenza, la temperatura influenza in positivo l'espansione di *F. sultana* ed è dunque un fattore che favorisce in due modi la diffusione della PKD: infatti, oltre all'accrescimento delle popolazioni del briozoo, provoca un aumento dell'intensità dell'infezione da parte di *T. bryosalmonae* sui briozoi e quindi dell'incidenza della PKD sui salmonidi (Carraro *et al.*, 2016). Visto che la PKD è una delle più serie e dannose patologie di origine parassitaria dei salmonidi in Europa e Nord America, poiché è causa di numerose morti e rallentamenti nella crescita, una sua maggiore proliferazione sarebbe estremamente problematica per gli allevamenti di pesci e per le popolazioni selvatiche. Detto ciò, è evidente la pericolosità dei cambiamenti climatici e del riscaldamento globale in questo ambito. Anche se un aumento della temperatura media globale di 3°C è previsto solo negli scenari più drammatici tra

---

100 anni, è comunque molto probabile che *F. sultana* incrementi la sua diffusione nel breve periodo. Infatti le previsioni dell'IPCC dichiarano che durante il XXI secolo le temperature cresceranno di un valore compreso tra 1,4°C e 5,8°C, a seconda dei diversi scenari. Queste previsioni di riscaldamento non sono confermate solo a livello globale, ma anche a livello dell'arco alpino (Gobiet *et al.*, 2014), dove le popolazioni di salmonidi sono considerate carismatiche. Si può dunque supporre che *F. sultana* aumenterà come numero di zooidi, numero di colonie e taglia media delle colonie nei prossimi anni.

Come detto in precedenza, i risultati ottenuti in questo progetto di tesi sono scaturiti da una scelta dei valori dei parametri fatta sulla base di conoscenze qualitative riguardo *F. sultana*. Perciò non c'è alcuna garanzia che i parametri abbiano un valore che rispecchi del tutto la realtà. Affinché il modello esprima al meglio le sue potenzialità, è necessario che venga calibrato e successivamente validato, utilizzando dati ricavati da un sistema reale, di cui si vuole simulare la dinamica.

Questo modello è stato sviluppato utilizzando diverse semplificazioni e limitazioni, che potrebbero essere superate attraverso elaborazioni future. Innanzitutto nel modello è stata trascurata la riproduzione sessuata di *F. sultana*, che, seppur avvenga poco frequentemente, è un processo importante per garantire diversità genetica. Questo tipo di riproduzione potrebbe costituire un nuovo evento, in cui vengono generate delle larve che dopo un certo tempo formano una nuova colonia.

Un'ulteriore semplificazione presente nel modello è quella di considerare i frammenti di colonie attecchiti come nuove colonie. In realtà è ragionevole supporre che i frammenti abbiano capacità di crescita e di riproduzione ridotte. Perciò sarebbe opportuno introdurre una nuova variabile di stato che tenga conto delle dinamiche dei frammenti con tassi di crescita e di produzione di statoblasti minori rispetto a quelli delle colonie vere e proprie. Il modello spazialmente esplicito presenta anche una limitazione dovuta al fatto che tutti i pool che compongono il sistema si trovano in condizioni identiche fra di loro, ovvero con gli stessi valori dei parametri. Questo aspetto si discosta dalla realtà, in quanto le condizioni fisico-chimiche potrebbero variare nello spazio e nel tempo (ad esempio diversa temperatura dell'acqua, diverso pH, diversa presenza di nutrienti ecc.). Pertanto si potrebbe lavorare sulla diversificazione dei pool, che presenterebbero set di parametri l'uno diverso dagli altri.

Per quanto riguarda l'implementazione dello spazio esplicito nel modello, potrebbe essere

raggiunto un livello di dettaglio più profondo. Ogni pool potrebbe essere visto come un piano cartesiano, in cui ogni colonia occupa una precisa coordinata ed il suo intorno in base alla dimensione. Si avranno dunque coordinate occupate e coordinate vuote, in cui può nascere una nuova colonia. In questo modo potrebbe essere modellizzata anche la distanza che un frammento (o uno statoblasto) percorre prima di depositarsi, che sarà dipendente dalla corrente fluviale. Implementando questo aspetto, ogni singola colonia ed ogni singolo statoblasto diventeranno entità distinte dalle altre. In alternativa al piano cartesiano, potrebbe essere implementata una griglia, in cui ogni colonia occupa una certa quantità di pixel, in relazione alla sua dimensione e forma.

Si potrebbe avere un miglioramento del modello se venisse incorporato un modello idrologico (ad esempio un modello afflussi-deflussi), in cui, a partire dalle precipitazioni, vengono stimate le portate d'acqua presenti nel bacino preso in considerazione. Le portate determinano così le caratteristiche della corrente, che influenza il valore di diversi parametri del modello.

Infine, nelle simulazioni con la rete OCN l'aumento di temperatura è stato tradotto con la variazione di alcuni parametri e processi. È ovvio che un cambiamento delle condizioni climatiche provocherebbe la variazione di altri parametri e processi, come ad esempio il regime idrologico, che in questo progetto di tesi non può essere stimata, vista la scarsità di dati disponibili.

Lo sviluppo di un modello coloniale per *F. sultana* può contribuire ad aumentare le conoscenze riguardo questo organismo. Esso può fungere da supporto decisionale predittivo nel momento della pianificazione di strategie di mitigazione contro la PKD. Attraverso il modello è possibile in particolare simulare interventi umani volti alla riduzione dell'espansione della specie. Inoltre, con l'intensificarsi di fenomeni di riscaldamento globale, il modello può essere utile per simulare dinamiche in scenari futuri con temperature più alte, che causano un incremento dell'espansione di *F. sultana* e dell'incidenza di *T. bryosalmonae* su briozoi e salmonidi.



## BIBLIOGRAFIA

---

- Anderson, C. L., E. U. Canning, B. Okamura (1999). *Molecular data implicate bryozoans as hosts for PKX (Phylum Myxozoa) and identify a clade of bryozoan parasites within the Myxozoa*. Parasitology, 119: 555-561.
- Bertuzzo, E., I. Rodriguez-Iturbe, A. Rinaldo (2015). *Metapopulation capacity of evolving fluvial landscapes*. Water Resources Research, 51: 2696-2706.
- Carraro, L., L. Mari, H. Hartikainen, N. Strepparava, T. Wahli, J. Jokela, M. Gatto, A. Rinaldo, E. Bertuzzo (2016). *An epidemiological model for proliferative kidney disease in salmonid populations*. Parasites and Vectors, 9: 487.
- Cockrell, M. L., C. J. B. Sorte (2013). *Predicting climate-induced changes in population dynamics of invasive species in a marine epibenthic community*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 440: 42-48.
- Dendy, J. S. (1963). *Observations on bryozoan ecology in farm ponds*. Limnology and Oceanography, 8: 478-482.
- Gillespie, D. T. (1977). *Exact stochastic simulation of coupled chemical reactions*. The Journal of Physical Chemistry, 81: 2340-2361.
- Gobiet, A., S. Kotlarski, M. Beniston, G. Heinrich, J. Rajczak, M. Stoffel (2014). *21st century climate change in the european Alps - A review*. Science of the Total Environment, 493: 1138-1151.

- 
- Hartikainen, H., P. Johnes, C. Moncrieff, B. Okamura (2009). *Bryozoan populations reflect nutrient enrichment and productivity gradients in rivers*. *Freshwater Biology*, 54: 2320-2334.
- Ijjasz-Vasquez, E. J., R. L. Bras, I. Rodriguez-Iturbe, R. Rigon, A. Rinaldo (1993). *Are river basins optimal channel networks?* *Advances in Water Resources*, 16: 69-79.
- Kaminski, M. (1984). *Food composition of three bryozoan species (Bryozoa, Phylactolaemata) in a mesotrophic lake*. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 31: 45-53.
- Kent, M. L., R. P. Hedrick (1985). *PKX, the causative agent of proliferative kidney disease (PKD) in Pacific salmonid fishes and its affinities with the Myxozoa*. *The Journal of Protozoology*, 32: 254-260.
- Linacre, N., M. J. Keough (2003). *Demographic effects of fragmentation history in modular organisms: illustrated using the bryozoan *Mucropetraliella ellerii* (MacGillivray)*. *Ecological Modelling*, 170: 61-71.
- Longshaw, M., R. M. LeDeuff, A. F. Harris, S. W. Feist (2002). *Development of proliferative kidney disease (PKD) in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, following short-term exposure to *Tetracapsula bryosalmonae* infected bryozoans*. *Journal of Fish Diseases*, 25: 443-449.
- Morris, D.J., A. Adams (2006). *Transmission of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa: Malacosporea), the causative organism of salmonid proliferative kidney disease, to the freshwater bryozoan *Fredericella sultana**. *Parasitology*, 133: 701-709.
- Okamura, B., H. Hartikainen, H. Schmidt-Posthaus, T. Wahli (2011). *Life cycle complexity, environmental change and the emerging status of salmonid proliferative kidney disease*. *Freshwater Biology*, 56: 735-753.

- 
- Rigon, R., A. Rinaldo, I. Rodriguez-Iturbe, R. L. Bras, E. J. Ijjasz-Vasquez (1993). *Optimal Channel Networks: a framework for the study of river basin morphology*. Water Resources Research, 29: 1635-1646.
- Saunders, M. I., A. Metaxas, R. Filgueira (2010). *Implications of warming temperatures for population outbreaks of a nonindigenous species (Membranipora membranacea, Bryozoa) in rocky subtidal ecosystems*. Limnology and Oceanography, 55: 1627-1642.
- Tops, S., H. Hartikainen, B. Okamura (2009). *The effects of infection by Tetracapsuloides bryosalmonae (Myxozoa) and temperature on Fredericella sultana (Bryozoa)*. International Journal for Parasitology, 39: 1003-1010.
- Tops, S., W. Lockwood, B. Okamura (2006). *Temperature-driven proliferation of Tetracapsuloides bryosalmonae in bryozoan hosts portends salmonid declines*. Diseases of Aquatic Organisms, 70: 227-236.
- Wood, T. S. (1973). *Colony development in species of Plumatella and Fredericella (Ectoprocta: Phylactolaemata)*. In: R.S. Boardman, A.H. Cheetham, W.A. Oliver, Jr. (eds.). Animal colonies: development and function through time, 395-432. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Wood, T. S., B. T. Backus (1992). *Differentiation of North American and European forms of Fredericella sultana (Blumenbach) (Ectoprocta: Phylactolaemata)*. Hydrobiologia 237: 185-193.

