

FABIO CERUTTI, JOHANN BAUMGÄRTNER, VITTORIO DELUCCHI

Institut für Pflanzenwissenschaften, Bereich Phytomedizin ETH-Zentrum, CH 8092 Zürich

Ricerche sull'ecosistema «vigneto» nel Ticino: IV.
Modellizzazione della dinamica di popolazione di *Empoasca vitis*
Goethe (Homoptera, Cicadellidae, Typhlocybinae)(*)(¹).

I. INTRODUZIONE

Empoasca vitis Goethe è attualmente il fitofago più importante nei vigneti del Canton Ticino (Baggiolini *et al.*, 1968). Il ciclo di questo insetto è stato descritto da Baggiolini *et al.* (1968), Vidano *et al.* (1988) e Cerutti *et al.* (1989). Alcune caratteristiche biologiche e cause esterne di mortalità di *E. vitis* giudicate importanti sono descritte in Cerutti *et al.* (1990). Scopo di quest'articolo è l'integrazione di tali caratteristiche biologiche e cause di mortalità in un modello matematico che permetta di riprodurre la dinamica d'abbondanza e la struttura relativa all'età dell'insetto osservate in due vigneti (Montalbano e Cugnasco) durante il 1988. Inoltre l'importanza dei fattori esterni, come per es. il parassitismo, può essere valutata attraverso un paragone con il modello dal quale l'azione dei fattori è stata esclusa.

II. MATERIALE E METODI

A. - *Presentazione del modello a ritardo distribuito e variabile nel tempo.*

Scopo di questa presentazione non è l'approfondimento delle basi matematiche del modello usato in questo lavoro, bensì la caratterizzazione degli elementi più importanti. Le basi matematiche possono essere verificate ad es. in Plant e Wilson (1986), in Schaalje e van der Vaart (1989) e in Severini *et al.* (1989).

La dinamica di una popolazione a struttura d'età instabile, come appunto

⁽¹⁰¹⁾ (*) Lavoro accettato il 5 maggio 1992.

⁽¹⁾ Progetto finanziato dal Fondo Nazionale Svizzero per la Ricerca Scientifica (Sussidio N° 3.470-0.86). In questo lavoro è stato messo in evidenza l'impatto dei parassitoidi *Anagrus atomus* Haliday e *Stethynium triclavatum* Enoch (Hymenoptera, Mymaridae) sulla sopravvivenza delle uova.

quella di *E. vitis*, può essere descritta, secondo Gutierrez e Wang (1977), in forma continua usando l'equazione di M'Kendrick (1926), ripresa successivamente da von Foerster (1959):

$$dQ(a,t)/dt + dQ(a,t)/da = - \mu(a,t) Q(a,t) \quad [1]$$

con

$$Q(0,t) = \int_0^{\infty} \beta(a,t)Q(a,t) da \quad [2]$$

dove $Q(a,t)$ è il numero di individui aventi l'età a al tempo t , $dQ(a,t)/dt$ è la variazione istantanea totale per unità di tempo del numero di individui aventi l'età a al tempo t , $dQ(a,t)/da$ è la variazione istantanea dovuta all'età del numero di individui aventi l'età a al tempo t e $\mu(a,t)$ è il tasso di mortalità specifico all'età a al tempo t . $Q(0,t)$ è il numero dei nuovi individui generati per unità di tempo al tempo t e $\beta(a,t)$ è il tasso di fecondità relativo all'età a e al tempo t . L'età a e il tempo t sono delle variabili continue aventi la stessa unità di misura. Se l'unità di misura di a è diversa da quella di t , e ponendo il cambiamento d'età per unità di tempo

$$da/dt = F(t) \quad [3]$$

l'eq. [1] può essere riscritta, come proposto da Curry e Feldman (1987):

$$dQ(a,t)/dt + F(t)dQ(a,t)/dt = - \mu(a,t)Q(a,t) \quad [4]$$

Quando $F(t)$ e $\mu(a,t)$ diventano delle funzioni legate a molti fattori ambientali, la risoluzione analitica dell'equazione di von Foerster (1959) risulta troppo complicata ed è quindi necessario ricorrere all'uso di modelli di simulazione (Wang *et al.*, 1977; Curry e Feldman, 1987). Una procedura comune per risolvere l'eq. [4] è quella di esprimerla in forma discreta. Il modello di Vansickle (1977), derivato da Manetsch (1976), si presta a questo scopo. In questo modello il processo di sviluppo di una popolazione avviene passando attraverso k compartimenti uguali disposti a cascata (in serie); ogni compartimento esprime una classe d'età. Questa divisione in compartimenti non si basa su considerazioni di natura biologica, ma serve alla descrizione del flusso di uscita $y(t)$ dal sistema [5] che rappresenta il processo di sviluppo. Il numero dei compartimenti k viene chiamato «ordine del processo». In ogni compartimento la variazione di individui al tempo t è espressa con le equazioni (Vansickle, 1977):

$$\begin{aligned} dQ_1(t)/dt &= x(t) - r_1(t) - AR(t) \cdot Q_1(t) \\ dQ_2(t)/dt &= r_1(t) - r_2(t) - AR(t) \cdot Q_2(t) \\ &\vdots \\ dQ_k(t)/dt &= r_{k-1}(t) - y(t) - AR(t) \cdot Q_k(t) \end{aligned} \quad [5]$$

dove $Q_i(t)$ è il contenuto del compartimento i , $r_i(t)$ è il flusso che abbandona il

compartimento i al tempo t per entrare nel compartimento $i+1$ (vedi eq. [7]), e $x(t)$ e $y(t)$ sono rispettivamente il flusso d'ingresso e d'uscita dal processo. Le perdite sono espresse con il «tasso d'attrito istantaneo» $AR(t)$ (Vansickle, 1977), uguale per tutti i compartimenti. Il valore di questo tasso può essere costante (AR) o variante nel tempo [$AR(t)$]. Gutierrez *et al.* (1984), in un modello di dinamica di popolazione, chiamano $AR(t)$ «tasso di mortalità netto istantaneo».

Il numero $x(t)$ di nuovi individui generati per unità di tempo che entra nel primo compartimento è:

$$x(t) = \sum_{i=1}^k \beta_i(t) \cdot Q_i(t) \quad [6]$$

dove $\beta_i(t)$ è il tasso di fecondità relativo agli individui del compartimento i al tempo t .

Il tempo di permanenza medio nel processo di sviluppo viene denominato $DEL(t)$, ossia «valore istantaneo del tempo di transizione» (Manetsch, 1976). Esso può essere costante (DEL) o variabile nel tempo [$DEL(t)$].

Nel modello di Manetsch (1976), che *non considera il tasso d'attrito istantaneo* $AR(t)$, il flusso che passa da un compartimento a quello successivo è proporzionale al contenuto $Q_i(t)$ del compartimento stesso e viene calcolato con:

$$r_i(t) = Q_i(t) / [DEL(t)/k] \quad [7]$$

Se il valore di $DEL(t)$ rimane costante (DEL) e se il tasso d'attrito istantaneo [$AR(t)$] rimane uguale a zero, è possibile ottenere una soluzione analitica del sistema [5]: il tempo di permanenza nel processo di una coorte di individui che vi entra allo stesso istante risulta distribuito secondo una funzione di probabilità appartenente alla famiglia delle distribuzioni di Erlang con un tempo di permanenza medio DEL e una varianza s^2 , dove

$$s^2 = DEL/k \quad [8]$$

La distribuzione del tempo di uscita viene determinata dal valore del parametro k . Per $k=1$ la funzione descrive una distribuzione esponenziale; con l'aumentare di k la distribuzione si avvicina a una curva di distribuzione normale e per k tendente a infinito la funzione descrive una curva di uscita discreta dal processo.

Quando vi sono fattori di mortalità (AR) che sono costanti nel tempo e agiscono ugualmente in tutti i compartimenti, il valore di k può venire calcolato partendo dal valore di permanenza medio \bar{m} e la varianza s^2 ottenuti sulla base di dati sperimentali e applicati alla eq. [8]. Il valore osservato di \bar{m} sottostima però il valore reale di DEL che viene calcolato secondo la formula di Vansickle (1977):

$$DEL = \bar{m} \cdot \varepsilon^{-1/k} \quad [9]$$

dove ε è la frazione di individui che sopravvivono al processo. Il valore di AR

viene calcolato secondo la formula definita a partire dalle equazioni [17] e [18] di Vansickle (1977):

$$AR = \frac{k}{DEL} (\varepsilon^{-1/k} - 1) \quad [10]$$

Se i valori di $DEL(t)$ e $AR(t)$ non sono costanti, risulta possibile la sola soluzione numerica. A questo scopo le equazioni [5] vengono trasformate in termini di flussi e riscritte come equazioni alle differenze finite:

$$\begin{aligned} r_1(t+\Delta t) &= r_1(t) + \frac{k \Delta t}{DEL(t)} \cdot \left\{ x(t) - r_1(t) \cdot \left[1 + \frac{DEL(t) - DEL(t-\Delta t)}{\Delta t k} + AR(t) \frac{DEL(t)}{k} \right] \right\} \\ r_2(t+\Delta t) &= r_2(t) + \frac{k \Delta t}{DEL(t)} \cdot \left\{ x(t) - r_2(t) \cdot \left[1 + \frac{DEL(t) - DEL(t-\Delta t)}{\Delta t k} + AR(t) \frac{DEL(t)}{k} \right] \right\} \\ &\vdots \\ y(t+\Delta t) &= y(t) + \frac{k \Delta t}{DEL(t)} \cdot \left\{ r_{k-1}(t) - y(t) \cdot \left[1 + \frac{DEL(t) - DEL(t-\Delta t)}{\Delta t k} + AR(t) \frac{DEL(t)}{k} \right] \right\} \end{aligned} \quad [11]$$

Ad ogni intervallo di tempo Δt i flussi $r_i(t+\Delta t)$ vengono calcolati per tutti i compartimenti. Il contenuto di ogni compartimento $Q_i(t+\Delta t)$ viene calcolato partendo dalla formula [7]. Questo tipo di modello viene chiamato «modello a ritardo distribuito e variabile nel tempo».

Gli insetti sono organismi pecilotermi, il cui tasso di sviluppo dipende principalmente dalla temperatura. La durata media di permanenza nel processo di sviluppo $DEL(t)$ (espressa in unità di tempo cronologico) viene calcolata in funzione della temperatura istantanea $T(t)$ al tempo t e diventa quindi $DEL[T(t)]$. In questo caso, generalmente, la sopravvivenza e quindi il tasso d'attrito istantaneo dipendono sia dal tempo t che dalla temperatura $T(t)$, per cui si ottengono, rispettivamente, $\varepsilon [t, T(t)]$ ed $AR[t, T(t)]$. Anche il tasso di fecondità relativo al compartimento (classe d'età) dipende dalla temperatura ed è $\beta_j[T(t)]$.

B. - Determinazione dei parametri del modello

Gli insetti attraversano stadi di sviluppo che possono avere modalità di vita differenti e reagire diversamente ai fattori ambientali. In *E. vitis* si distinguono gli stadi di uovo, di larva e ninfa (presi insieme per ragioni pratiche) e di adulto. Per quest'ultimo è stata fatta una distinzione tra le femmine svernanti che immigrano nei vigneti in primavera e le femmine non diapausanti, che differiscono dalle prime in quanto a caratteristiche biologiche (Cerutti *et al.*, 1990). Vi sono quindi quattro forme: femmine che immigrano in primavera ($j=1$), uova

($j=2$), larve e ninfe ($j=3$) e femmine non diapausanti ($j=4$). Lo sviluppo degli individui in ognuna di queste forme è stato descritto come un processo a ritardo distribuito e variabile nel tempo con i parametri k_j , $DEL_j[T(t)]$, $\varepsilon_j[t, T(t)]$, $AR_j[t, T(t)]$ e $\beta_{j,i}[T(t)]$ e i flussi d'ingresso $x_j(t)$ e d'uscita $y_j(t)$ dal processo specifici per ogni forma j al tempo t e alla temperatura $T(t)$. Per la determinazione dei parametri sono stati usati i dati riportati in Cerutti *et al.* (1990).

Le condizioni iniziali del modello sono date dal numero $[x_1(t) \cdot \Delta t]$ di femmine svernanti che durante il primo Δt del primo giorno entrano nella forma «femmine che immigrano in primavera». Il passaggio tra le forme adulte e il numero di uova $[x_2(t) \cdot \Delta t]$ deposte per intervallo di tempo Δt viene calcolato partendo dall'eq. [6] applicata alle forme «femmine che immigrano in primavera» e «femmine non diapausanti». Ciò che esce dalla forma «uova» $[y_2(t) \cdot \Delta t]$ durante l'intervallo t , entra nella forma «larve e ninfe» $[x_3(t) \cdot \Delta t]$, e ciò che esce da questa forma $[y_3(t) \cdot \Delta t]$ entra nella forma «femmine non diapausanti» $[x_4(t) \cdot \Delta t]$. Quest'ultimo passaggio è però solo parziale; infatti nel modello i maschi e le femmine diapausanti non sono considerati. Ciò che esce dalle forme «femmine che immigrano in primavera» $[y_1(t) \cdot \Delta t]$ e «femmine non diapausanti» $[y_4(t) \cdot \Delta t]$ infine muore. Il Δt è lo stesso usato nelle eq. [11].

Tempo cronologico t. - In questo modello l'unità di misura del tempo è il giorno. Ogni giorno viene diviso in $1/\Delta t$ intervalli (dove Δt rappresenta la frazione di un giorno) e ad ogni intervallo vengono calcolate le eq. [11] per tutte le forme di *E. vitis*.

Temperatura T(t). - La temperatura rappresenta la variabile forzante («driving variable») del sistema, la quale influenza $DEL_j[T(t)]$ e quindi il calcolo di [11]. La temperatura $T(t)$ di ogni intervallo Δt viene calcolata interpolando una curva sinusoidale che parte dalla temperatura minima iniziale, passa per la temperatura massima e termina alla temperatura minima del giorno successivo.

Ordine del processo k_j . - L'ordine del processo per le uova (k_2) e per le larve e le ninfe (k_3) è calcolato per diverse temperature con l'eq. [8] a partire dai valori riportati in Cerutti *et al.* (1990) e ripresi alla tab. I. Per dei valori di k più grandi di 40, la ripartizione degli individui all'uscita dal processo varia solo leggermente. Abbiamo quindi scelto i k_j più piccoli (v. tab. II). Per gli adulti è stato scelto un ordine del processo k_j (v. tab. III) abbastanza grande da poter calcolare la fecondità con una funzione relativamente semplice.

Valore istantaneo della permanenza media $DEL_j[T(t)]$ nella forma j. - Le durate di sviluppo delle uova [$DEL_2(T_c)$] e delle larve e ninfe [$DEL_3(T_c)$] a diverse temperature T_c mantenute costanti sono state calcolate a partire dai dati della tab. I e dall'eq. [9]. Per le uova, nel calcolo di [9] è stata usata la mortalità verificata su larve e ninfe. La relazione tra la temperatura T (in °C) e il tasso di sviluppo $R_j(T)$ è calcolata con l'equazione proposta da Schoolfield *et al.* (1981), derivata dall'equazione di Sharpe e Demichele (1977):

$$R_j(T) = \frac{b_{j,1} \cdot \frac{T+273}{298} \cdot \exp \left(b_{j,2} \cdot \left(\frac{1}{298} \cdot \frac{1}{T+273} \right) \right)}{1 + \exp \left(b_{j,3} \cdot \left(\frac{1}{b_{j,4}} \cdot \frac{1}{T+273} \right) \right) + \exp \left(b_{j,5} \cdot \left(\frac{1}{b_{j,6}} \cdot \frac{1}{T+273} \right) \right)} \quad [12]$$

Tab I - Determinazione dei parametri di sviluppo delle uova (j=2) e delle larve e ninfe (j=3) di *Empoasca vitis* a temperature (T_c) costanti.

(\bar{m} : media osservata del periodo di sviluppo in giorni; s^2 : varianza del tempo di sviluppo; k_j : ordine del processo; $PS_j(T_c)$: proporzione di individui sopravvissuti; $DEL_j(T_c)$: valore della permanenza media nella fase; n.d.: non determinato).

	T_c	\bar{m}	s^2	k_2	$PS_2(T_c)$	$DEL_2(T_c)$
uova	15 °C	22,93	3,47	151,4	n.d.	22,95
	20 °C	14,97	1,81	124,0	n.d.	14,98
	25 °C	10,83	3,01	39,0	n.d.	10,84
	30 °C	9,40	0,91	96,9	n.d.	9,43
	32 °C	n.d.	n.d.	n.d.	0,00	n.d.
	34 °C	n.d.	n.d.	n.d.	0,00	n.d.
	T_c	\bar{m}	s^2	k_3	$PS_3(T_c)$	$DEL_3(T_c)$
larve e ninfe	15 °C	31,59	8,08	125,5	0,79	31,66
	19 °C	19,22	6,56	56,2	0,90	19,25
	25 °C	13,33	1,20	148,0	0,95	13,33
	30 °C	13,14	2,44	70,8	0,77	13,19
	32 °C	n.d.	n.d.	n.d.	0,00	n.d.

Tab. II - Valore dei parametri per le uova e le larve usati nel modello. Per i simboli riferirsi al testo.

numero equazione	parametro	uova (j=2)	larve e ninfe (j=3)
eq. [8]	k_j	39	56
eq. [12]	$b_{j,1}$	0,116264	0,080671
	$b_{j,2}$	2435,62	1709,84
	$b_{j,3}$	-11032,6	-22386,54
	$b_{j,4}$	287,55	288,08
	$b_{j,5}$	188421,88	186581,1
	$b_{j,6}$	303,98	303,88
eq. [15]	d_1		2.422
	d_2		992
	d_3		2999
	d_4		843000
	d_5		1341
	d_6		406675
eq. [22]	u_1		1.339
	u_2		0,3
	u_3		0,00017

Tab. III - Valore dei parametri per le femmine che immigrano in primavera e le femmine non diapausanti usati nel modello. Per i simboli riferirsi al testo.

numero equazione	parametro	femmine che immigrano in primavera (j=1)	femmine non diapausanti (j=4)
eq. [8]	k_j	80	80
	$DEL_j(T_{max})$	28	40
eq. [13]	c_j	0,424961	0,297472
eq. [16]	E_j	0,2	0,8
eq. [18]	$e_{j,1}$	1,308	-0,192
	$e_{j,2}$	-0,01246	0,86
	$e_{j,3}$	-0,001299	-0,087
	$e_{j,4}$	0	0,003
	$e_{j,5}$	0	3,90
	Θ_j	1	0,5
eq. [23]	v_1		8,684
	v_2		4,272

Questi autori derivano la formula da un modello di cinetica degli enzimi. I valori dei parametri $b_{j,1}-b_{j,6}$ dell'eq. [12] sono stati calcolati con il programma BMDPAR (Dixon *et al.*, 1981) sulla base dei valori $1/DEL_2(T_c)$ (per le uova) e $1/DEL_3(T_c)$ (per le larve) delle tab. I. e sono riportati alla tab. II. La fig. I mostra le curve che si ottengono applicando questi parametri. Risulta che la temperatura alla quale la velocità di sviluppo è massima (T_{max}) si aggira sui 29°C.

Per gli adulti si è proceduto di nuovo in maniera pragmatica. I dati delle tavole di sopravvivenza riportate in Cerutti *et al.* (1990) riguardanti rispettivamente le femmine svernanti e quelle non diapausanti sono stati riportati su scala fisiologica (in gradi-giorno) calcolata con l'algoritmo di Allen (1976) per uno zero di sviluppo di 7,4°C (temperatura dello zero di sviluppo di larve e ninfe, stimata estrapolando i tassi di sviluppo calcolati per le temperature tra 15 e 25°C). Partendo da questi dati è stata calcolata la fecondità giornaliera per femmina alla temperatura T_{max} (figg. II e III). La durata media di permanenza degli adulti nel processo, alla temperatura T_{max} , $DEL_j(T_{max})$, è stata quindi fissata in maniera da essere maggiore della lunghezza del periodo di vita durante il quale vengono deposte le uova (v. figg. II e III). Il tasso di invecchiamento $R_j(T_{max})$ è calcolato con:

$$\begin{aligned} R_j(T) &= c_j \cdot R_3(T) & T < T_{max} \\ R_j(T) &= 1/DEL_j(T_{max}) & T \geq T_{max} \end{aligned} \quad [13]$$

Il valore di c_j è riportato alla tab. III.

Il valore istantaneo di $DEL_j[T(t)]$, calcolato per la temperatura $T(t)$ al tempo t , è ottenuto (Severini *et al.*, 1989) con:

$$DEL_j[T(t)] = \frac{1}{R_j[T(t)]} \quad [14]$$

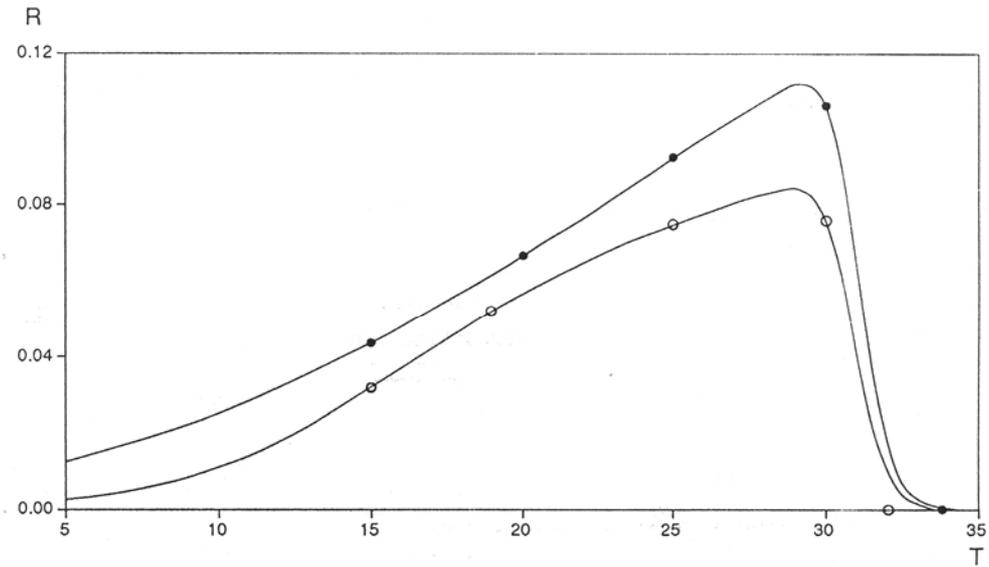


Fig. I - Tasso di sviluppo (R) delle uova (●) e delle larve e ninfe (○) di *E. vitis* in funzione della temperatura (T) (eq. [12]).

Valore dell'attrito $AR_f[t, T(t)]$. - La proporzione di larve e ninfe $[\lambda_j(T_c)]$ che sopravvivono alle mortalità endogena ed esogena causata dalla temperatura T_c .

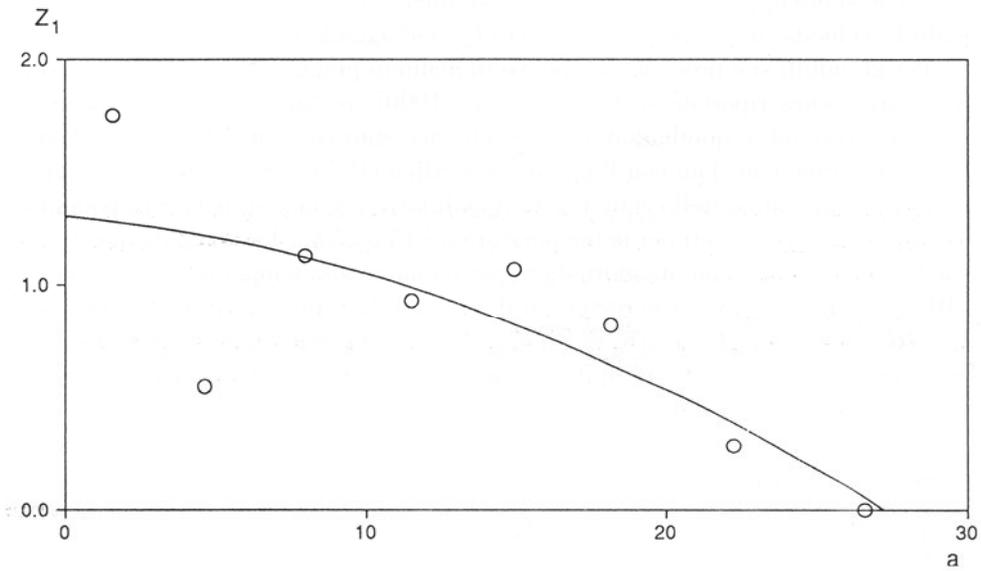


Fig. II - Fecondità giornaliera (Z_1) per femmina svernante, in funzione dell'età (a), espressa in giorni, calcolata per le femmine allevate a temperatura costante di 29°C (T_{max}). La linea rappresenta il polinomio usato nel modello (eq. [18]).

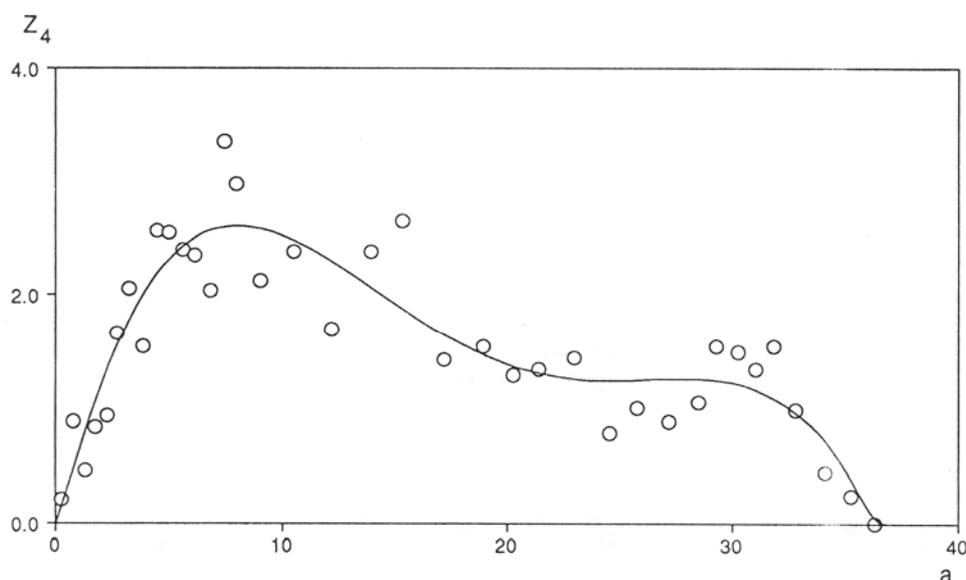


Fig. III - Fecondità giornaliera (Z_4) per femmina non diapausante, in funzione dell'età (a) espressa in giorni, calcolata per le femmine allevate alla temperatura costante di 29°C (T_{max}). La linea rappresenta il polinomio usato nel modello (eq. [18]).

mantenuta costante, è calcolata per tutta la durata dello sviluppo larvale e ninfa-
le secondo la funzione proposta da Curry e Feldman (1987):

$$\lambda_3(T_c) = \frac{(T_c + 273) \cdot \exp\left(-d_1 \cdot \frac{d_2}{T_c + 273}\right)}{1 + \exp\left(-d_3 + \frac{d_4}{T_c + 273}\right) + \exp\left(d_5 - \frac{d_6}{T_c + 273}\right)} \quad [15]$$

I valori dei parametri d_1 - d_6 per le larve e le ninfe sono stati calcolati con il programma BMDPAR (Dixon *et al.*, 1981) in maniera che la proporzione di individui sopravvissuti [$\lambda_3(T_c)$] espressa dalla funzione si avvicini ai valori osservati $PS_3(T_c)$ della tab. I e che la sopravvivenza a $T=7,4^\circ\text{C}$ (zero di sviluppo) sia uguale a zero. I parametri sono riportati nella tab. II e sono stati usati per disegnare la curva della fig. IV. La proporzione di uova che sopravvive alle mortalità endogena ed esogena dovuta alla temperatura è stata considerata uguale a quella delle larve.

Un altro fattore di mortalità delle uova, che agisce per tutta la durata del loro sviluppo, è il parassitismo $\Psi(t)$ delle uova causato da *A. atomus* e *S. tricola-
vatum*. ($1-\Psi(t)$) è la frazione di uova che sopravviverebbe se subisse il parassiti-
simo, specifico al tempo t , durante tutto il periodo di sviluppo. Per il 1988, i
valori di $\Psi(t)$ in funzione del tempo sono quelli osservati nei vigneti di Montal-
bano e Cugnasco da Cerutti *et al.* (1990), moltiplicati per un fattore 1,3 (in
quanto ritenuti sottovalutati) e rappresentati attraverso funzioni discontinue (fig. V).

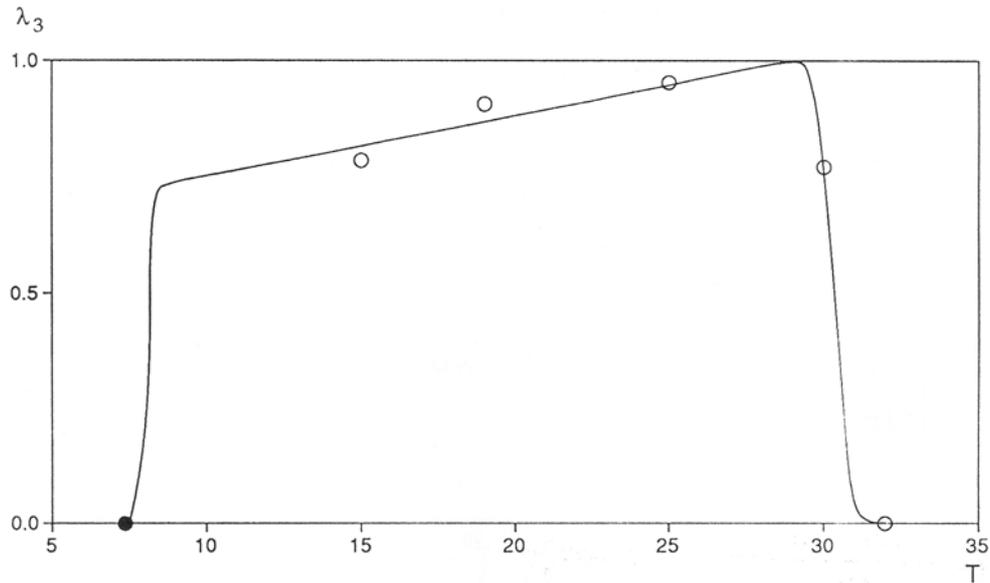


Fig. IV - Proporzion (λ_3) di larve e ninfe che sopravvivono in funzione della temperatura (T), calcolata per la durata di tutto il periodo con l'eq. [15] (○= punti osservati; ●= zero di sviluppo).

Per la sopravvivenza allo stadio di adulto è stato scelto un valore fisso E_j (v. tab. III). I valori della sopravvivenza $\varepsilon_j[t, T(t)]$ specifica della forma j al tempo t e alla temperatura $T(t)$ sono quindi:

$$\varepsilon_1[t, T(t)] = E_1 \quad [16a]$$

$$\varepsilon_2[t, T(t)] = \lambda_3[T(t)] \cdot [1 - \Psi(t)] \quad [16b]$$

$$\varepsilon_3[t, T(t)] = \lambda_3[T(t)] \quad [16c]$$

$$\varepsilon_4[t, T(t)] = E_4 \quad [16d]$$

Il valore del tasso d'attrito istantaneo $AR_j[t, T(t)]$ viene calcolato applicando i valori k_j , $\varepsilon_j[t, T(t)]$ e $DEL_j[T(t)]$ specifici per il tempo t e la temperatura istantanea $T(t)$, all'eq. [10]:

$$AR_j[t, T(t)] = \frac{k_j}{DEL_j[T(t)]} \cdot (\varepsilon_j[t, T(t)]^{-1/k_j} - 1) \quad [17]$$

Calcolo di $x_2(t) \cdot \Delta t$, ossia numero di uova prodotte per unità di tempo al tempo t . - I polinomi $Z_j(a')$, che descrivono la relazione tra il tasso giornaliero di fecondità specifica all'età a' in giorni, delle femmine svernanti e delle femmine non diapausanti e la loro età a' espressa in giorni, alla temperatura T_{max} , sono stati calcolati partendo dai dati riportati in Cerutti *et al.* (1990):

$$Z_j(a') = e_{j,1} + e_{j,2} \cdot (a') + e_{j,3} \cdot (a')^2 + e_{j,4} \cdot (a')^3 + e_{j,5} \cdot (a')^4 \quad [18]$$

e sono illustrati alle figg. II e III. I valori $e_{j,1} - e_{j,5}$ sono riportati alla tab. III. Il

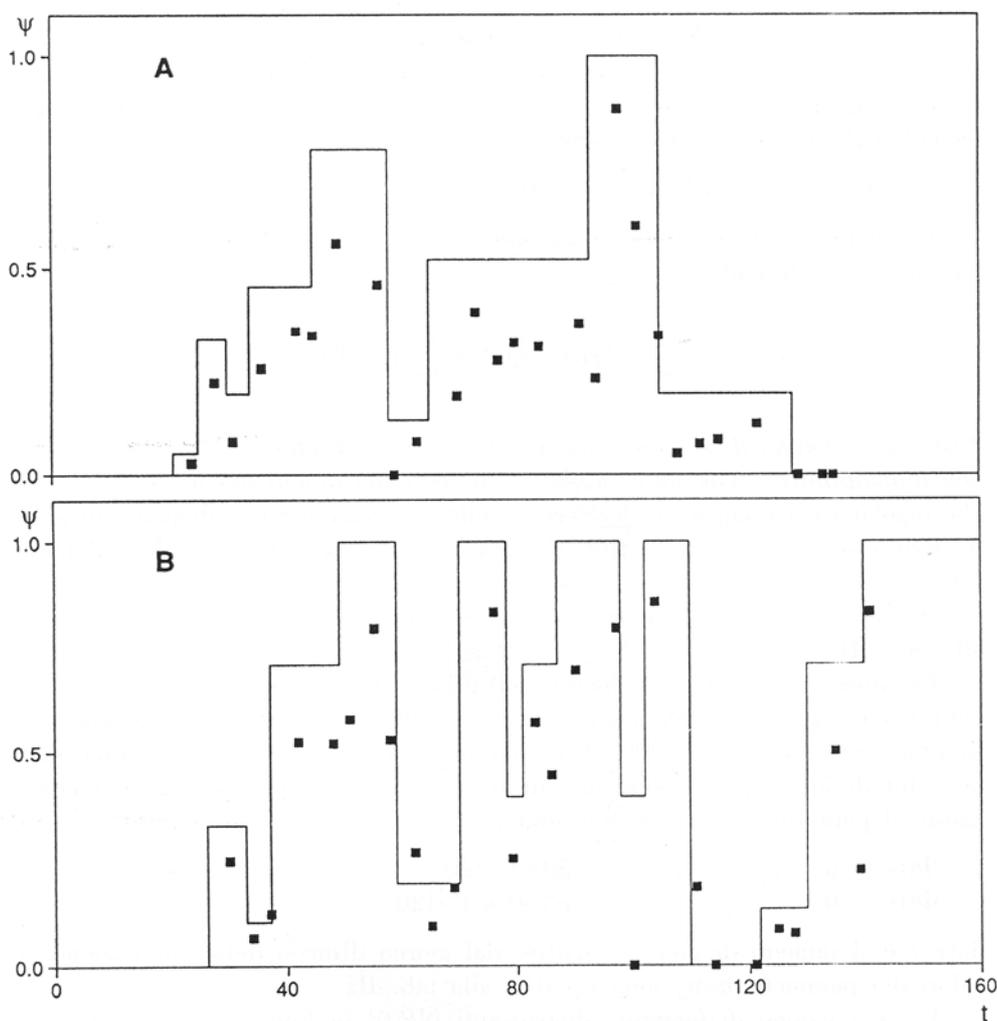


Fig. 5 - Funzione discontinua (v. spiegazione all'eq. [16b]) usata nel modello per rappresentare la proporzione di uova di *Empoasca vitis* parassitizzate, durante tutto il periodo embrionale, da Mimaridi nel corso del tempo t , espresso in giorni, a Montalbano (A) e a Cugnasco (B) nel 1988. Il primo giorno del grafico corrisponde rispettivamente al 5.5. per Montalbano e al 29.4 per Cugnasco (■ = valori osservati).

modello si basa sulla divisione in compartimenti (classi d'età) delle forme, cosicché risulta necessario il calcolo del tasso giornaliero di fecondità $Z_{j,i}(T_{max})$ specifico per la classe d'età i della forma j , alla temperatura T_{max} . Questa viene calcolata partendo dalla funzione [18] sostituendo l'età a' con l'età media, in giorni, $a_{j,i}T_{max}$ della classe d'età i della forma j alla temperatura T_{max} :

$$a_{j,i}(T_{max}) = \frac{DEL_j(T_{max})}{k_j} \cdot (i - 0,5) \quad [19]$$

Se non vi è un influsso della temperatura sulla fecondità totale, il valore istantaneo della fecondità giornaliera, $\beta_{j,i}[T(t)]$, per la classe d'età i della forma j , alla temperatura $T(t)$ al tempo t , viene calcolato partendo dal valore della fecondità $Z_{j,i}(T_{max})$ secondo la formula:

$$\beta_{j,i}[T(t)] = Z_{j,i}(T_{max}) \cdot DEL_j(T_{max}) / DEL_j[T(t)] \quad [20]$$

Il valore istantaneo di $x_2(t)$ (in individui per unità di tempo) è calcolato partendo dalla formula [6]:

$$x_2(t) = \sum_{i=1}^{k_1} \beta_{1,i}[T(t)] \cdot Q_{1,i} + \sum_{i=1}^{k_4} \beta_{4,i}[T(t)] \cdot Q_{4,i} \quad [21]$$

Tassi che regolano il passaggio tra $y_3(t) \cdot \Delta t$ (larve e ninfe) e $x_4(t) \cdot \Delta t$ (femmine non diapausanti). - Gli adulti maschi non sono considerati nel modello. I tassi che regolano il passaggio tra le larve e ninfe e le femmine non diapausanti sono il tasso sessuale Θ_j , il tasso $\Phi(t)$ di parassitismo delle larve e ninfe e il tasso $\delta[P(t)]$ di femmine che vanno in diapausa.

Il tasso sessuale Θ_j è mantenuto fisso (v. Cerutti *et al.*, 1990) ed è riportato alla tab. III.

La proporzione $\Phi(t)$ di femmine dell'ultimo stadio ninfale parassitizzate da Ditteri a Cugnasco durante un periodo del 1988 è calcolata a partire dai dati riportati in Cerutti *et al.* (1990). I dati ottenuti tra giugno e fine agosto sono stati uniti tra di loro con un polinomio di secondo grado; prima di giugno e dopo agosto il parassitismo è stato trascurato:

$$\begin{aligned} \Phi(t) &= u_1 - u_2 \cdot t + u_3 \cdot t^2 & 50 < t < 120 \\ \Phi(t) &= 0 & t < 50 \text{ o } t > 120 \end{aligned} \quad [22]$$

dove t è il numero di giorni a partire dal giorno d'inizio della simulazione. I valori dei parametri u_1 - u_3 sono riportati alla tab. II.

La proporzione di femmine diapausanti $\delta[P(t)]$ in funzione del fotoperiodo $P(t)$ subito durante l'ultimo stadio ninfale è stata approssimata, partendo dai dati riportati in Cerutti *et al.* (1990), con una funzione sigmoidea calcolata con il programma BMDPAR (Dixon *et al.*, 1981):

$$\delta[P(t)] = \frac{1}{1 + \exp \cdot \{-v_1 - [-v_2 \cdot (P(t) - 13)]\}} \quad [23]$$

Il fotoperiodo $P(t)$ è stato calcolato con l'equazione di Penning de Vries e van Laar (1982) e i parametri v_1 e v_2 sono riportati nella tab. III.

Il valore istantaneo di $x_4(t)$ è calcolato secondo la formula

$$x_4(t) = y_3(t) \cdot \Theta_4 \cdot (1 - \Phi(t)) \cdot \{1 - \delta[P(t)]\} \quad [24]$$

Condizioni iniziali del modello. - Il numero iniziale di femmine $[x_1(t) \cdot \Delta t]$ che immigrano in primavera è stato scelto in modo che, visivamente, l'andamento

quantitativo del modello approssimasse la densità osservata di larve e ninfe della prima generazione.

Trasformazione dei dati ottenuti dalla simulazione allo scopo di validare il modello. - Il criterio di validazione del modello è il confronto visuale tra le densità di larve e ninfe osservate in vigna, e le densità simulate. Il numero di uova e di adulti non è stato osservato. Le densità osservate si riferiscono alla porzione della pianta avente le foglie più infestate come definita in Cerutti *et al.* (1988). I dati ottenuti dalla simulazione devono essere trasformati per poter descrivere le densità osservate in questa porzione. I risultati della simulazione sono quindi stati corretti per il numero totale di foglie per pianta (*NF*), la proporzione di foglie sui tralci (*PFT*), e di larve e ninfe sui tralci (*PLT*) rispetto al totale sui tralci e le femmine, e la proporzione di larve e ninfe sulle foglie più infestate rispetto alla media del numero di cicaline sui tralci (*PR*). Il numero di larve e ninfe per foglia della zona più infestata $Q'_3(t)/FPI$ è quindi ottenuto con la formula:

$$\frac{Q'_3(t)}{FPI} = \frac{Q_3(t) \cdot PLT \cdot PR}{NF \cdot PFT} \quad [25]$$

I fattori di correzione sono stati calcolati a partire da dati raccolti nel 1986 nei due vigneti presi in considerazione e sono interpolati con dei polinomi riportati alla tab. IV.

C. - Simulazione e validazione

La simulazione è stata eseguita con il modello precedentemente descritto. Il primo giorno della simulazione corrisponde alla data dello stadio fenologico D della Vite (secondo Baggiolini, in Bovey, 1972) osservato nei vigneti considerati e cioè al 5 maggio per Montalbano e al 29 aprile per Cugnasco. Per Montalbano, il numero delle femmine svernanti per pianta è stato fissato ad 8, per Cugnasco a 7,5. Il valore di Δt è stato fissato a 0,1. I dati sulle temperature massime e minime giornaliere provenivano da stazioni meteorologiche poste nelle vicinanze dei rispettivi vigneti.

La dinamica d'abbondanza delle larve e delle ninfe di cicalina è stata seguita durante il 1988 nei vigneti di Montalbano e Cugnasco secondo le modalità descritte in Cerutti *et al.* (1988) e prelevando in totale 100 foglie. Nella campionatura sono stati distinti gli stadi di larva e di ninfa.

Nella discussione sono stati usati anche i dati provenienti da catture di *E. vitis* effettuate con trappole adesive gialle di tipo «rebel». Queste trappole sono state poste singolarmente, sia all'interno delle parcelle di Montalbano e di Cugnasco che in periferia. Le trappole «rebel» sono state sostituite e controllate ogni settimana.

III. RISULTATI E DISCUSSIONE

Nelle figg. VI e VII sono riportati i dati relativi alla dinamica di abbondanza delle larve e delle ninfe a Montalbano e a Cugnasco, come pure i risultati ottenuti dalla simulazione.

Tab. IV - Polinomi che descrivono il numero totale di foglie per pianta (*NF*), la proporzione di foglie sui tralci (*PFT*), e delle larve e ninfe sui tralci (*PLT*) rispetto al totale sui tralci e le femmine, e la proporzione delle larve e ninfe sulle foglie più infestate rispetto alla media del numero di cicaline sui tralci (*PR*), nel corso della stagione 1986, nei vigneti di Montalbano e Cugnasco. *t* è il numero di giorni a partire dallo stadio fenologico D della Vite secondo Baggiolini (in Bovey, 1972).

Per Montalbano:

$$NF = 7,967 + 2,086t + 0,122t^2 - 0,002t^3 + 1,675 \cdot 10^{-5}t^4 - 4,078 \cdot 10^{-8}t^5$$

$$PFT = 1,066 - 0,013t + 8,008 \cdot 10^{-5}t^2 - 1,87 \cdot 10^{-7}t^3$$

$$PLT = 1,004 - 0,004t + 4,68 \cdot 10^{-4}t^2 - 1,71 \cdot 10^{-5}t^3 + 2,403 \cdot 10^{-7}t^4 - 1,44 \cdot 10^{-9}t^5 + 3,142 \cdot 10^{-12}t^6$$

$$PR = 3,268 - 0,028t + 9,166 \cdot 10^{-5}t^2$$

Per Cugnasco:

$$NF = -2,91 + 2,905t + 0,089t^2 - 0,002t^3 + 1,957 \cdot 10^{-5}t^4 - 5,402 \cdot 10^{-8}t^5$$

$$PFT = 1,011 - 0,017t + 1,247 \cdot 10^{-4}t^2 - 3,033 \cdot 10^{-7}t^3$$

$$PLT = 1,026 - 0,009t + 9,517 \cdot 10^{-5}t^2 - 3,424 \cdot 10^{-7}t^3$$

$$PR = 8,434 - 0,162t + 0,001t^2 - 2,831 \cdot 10^{-6}t^3$$

Per Montalbano (fig. VI), la simulazione riproduce solo parzialmente la fenologia delle larve e delle ninfe: la prima punta massima ottenuta con il modello risulta anticipata. Dal punto di vista quantitativo il modello sopravvaluta la seconda punta massima e in modo maggiore la terza. Per contro, il modello descrive adeguatamente la fenologia delle larve e delle ninfe a Cugnasco (fig. VII). La seconda punta massima della dinamica d'abbondanza risulta leggermente sopravvalutata dal modello. In fig. VIII sono riportati, separatamente, il numero delle larve e quello delle ninfe osservato a Cugnasco nel 1988 o calcolato con il modello. Risulta che il modello riproduce adeguatamente anche le strutture d'età ed è quindi appropriato per la descrizione di popolazioni a struttura d'età non stabile.

All'analisi di sensibilità del modello, che manca in questo lavoro, si è preferito uno studio sull'impatto dei parassitoidi Mimaridi, utilizzando i dati di Cugnasco per una simulazione della dinamica d'abbondanza di *E. vitis* con o senza parassitismo. La dinamica d'abbondanza degli stadi preimmaginali mobili di *E. vitis*, riferita alla foglia della porzione maggiormente infestata del tralcio, è illustrata alla fig. IX e sottolinea l'importanza dei due parassitoidi oofagi, *A. atomus* e *S. triclavatum*. Dalla fig. X risulta inoltre evidente che il parassitismo influenza la struttura d'età e quindi la fenologia delle popolazioni di cicaline; infatti le tre punte massime del grafico alla fig. VII, che indicherebbero la presenza di tre generazioni, sono un artefatto dovuto al parassitismo, che determina un'inflessione della curva tra la seconda e la terza punta massima. Pavan *et al.* (1988), per dei vigneti posti nell'Italia del Nord, notavano che nella dinamica delle larve e ninfe di *E. vitis* è possibile distinguere tre punte massime, «malgrado la sovrapposizione delle diverse generazioni».

In questo lavoro abbiamo inoltre cercato le cause della discordanza tra i dati osservati a Montalbano ed il modello relativo a quel vigneto. Alle fig. XI e XII

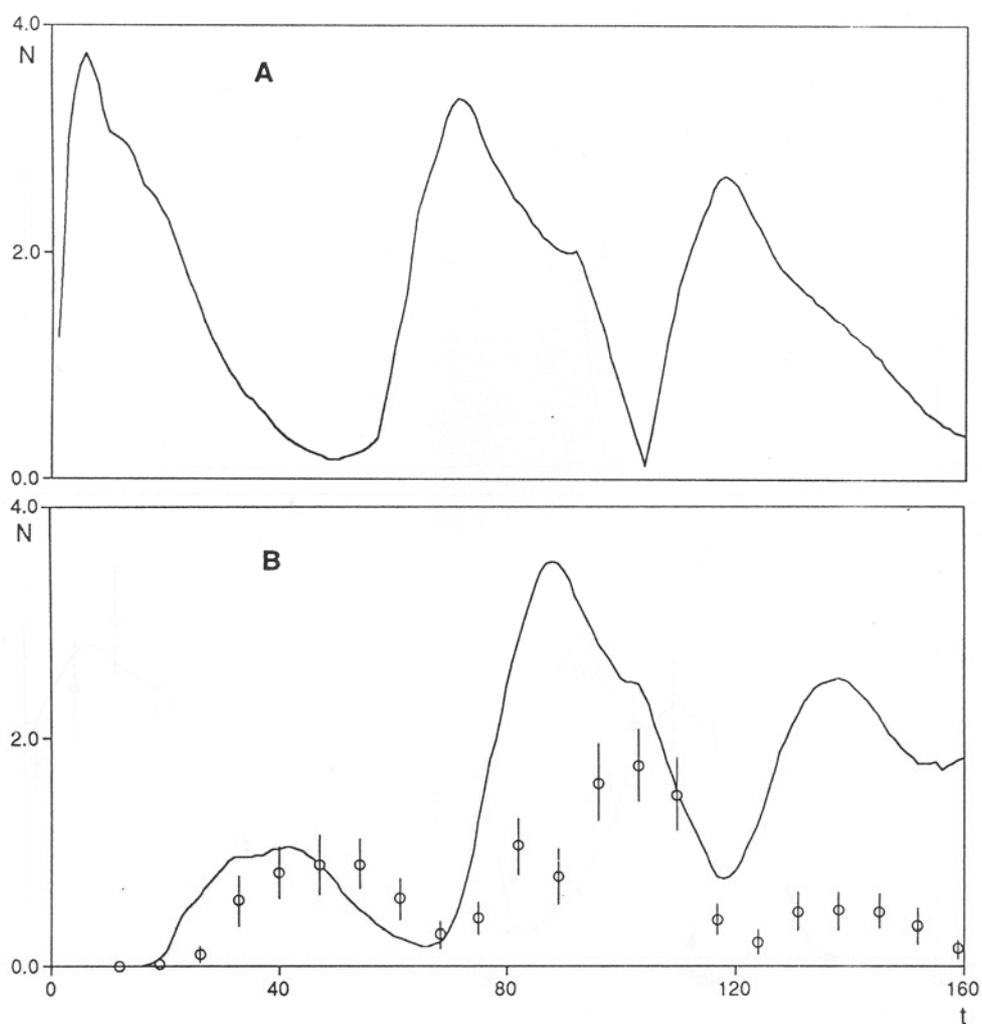


Fig. VI - Numero medio (N, \circ) osservato di larve e ninfe (B), per foglia della zona più infestata della pianta, nel corso del tempo (t), in giorni, nel vigneto di Montalbano e curve del numero (N) di uova (A) e di larve e ninfe (B), per foglia della zona più infestata della pianta, ottenute con la simulazione. Il primo giorno corrisponde al 5.5.88. Per ogni punto osservato è riportato l'intervallo di confidenza per $P = 0,95$.

sono riportate le catture di adulti di *E. vitis* su trappole «rebel» sia all'interno che alla periferia del vigneto, come pure il numero di femmine svernanti e di femmine non diapausanti per pianta, ottenuto con la simulazione a Montalbano e a Cugnasco. In quest'ultima località (fig. XII) la simulazione riproduce l'andamento del numero di catture su «rebel» all'interno della vigna. Il numero di adulti di *E. vitis* catturati dalla trappola «rebel» alla periferia del vigneto si mantiene a un livello relativamente basso. Per contro, a Montalbano (fig. XI) le catture di adulti diminuiscono fortemente a partire dalla metà di luglio. Tra la

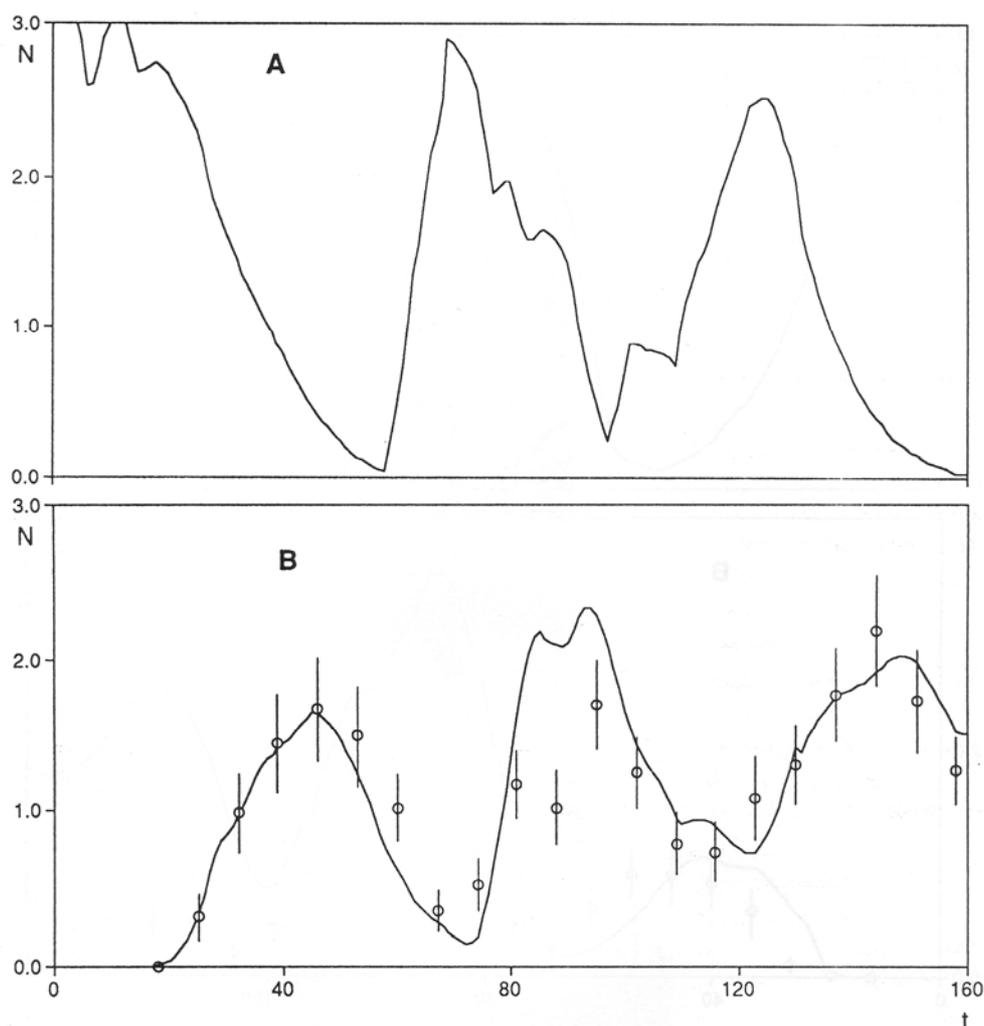


Fig. VII - Numero medio (N, \circ) osservato di larve e ninfe (B), per foglia della zona più infestata della pianta, nel corso del tempo (t), in giorni, nel vigneto di Cugnasco e curve del numero (N) di uova (A) e di larve e ninfe (B), per foglia della zona più infestata della pianta, ottenute con la simulazione. Il primo giorno corrisponde al 29.4.88. Per ogni punto osservato è riportato l'intervallo di confidenza per $P = 0,95$.

metà di giugno e la fine di luglio vi è inoltre una cattura relativamente alta di adulti di *E. vitis* sulle trappole poste alla periferia del vigneto. Ciò sta ad indicare che vi è stata una migrazione degli adulti dal vigneto già a partire da metà giugno. Le cause di questa emigrazione non sono chiare. Bisogna inoltre rilevare che a Montalbano, contrariamente a Cugnasco, esiste una grande selva confinante con la vigna. Può darsi che la selva eserciti un'attrazione su *E. vitis*, conosciuta come insetto polifago.

Concludendo si può affermare che il modello, così com'è formulato, spiega

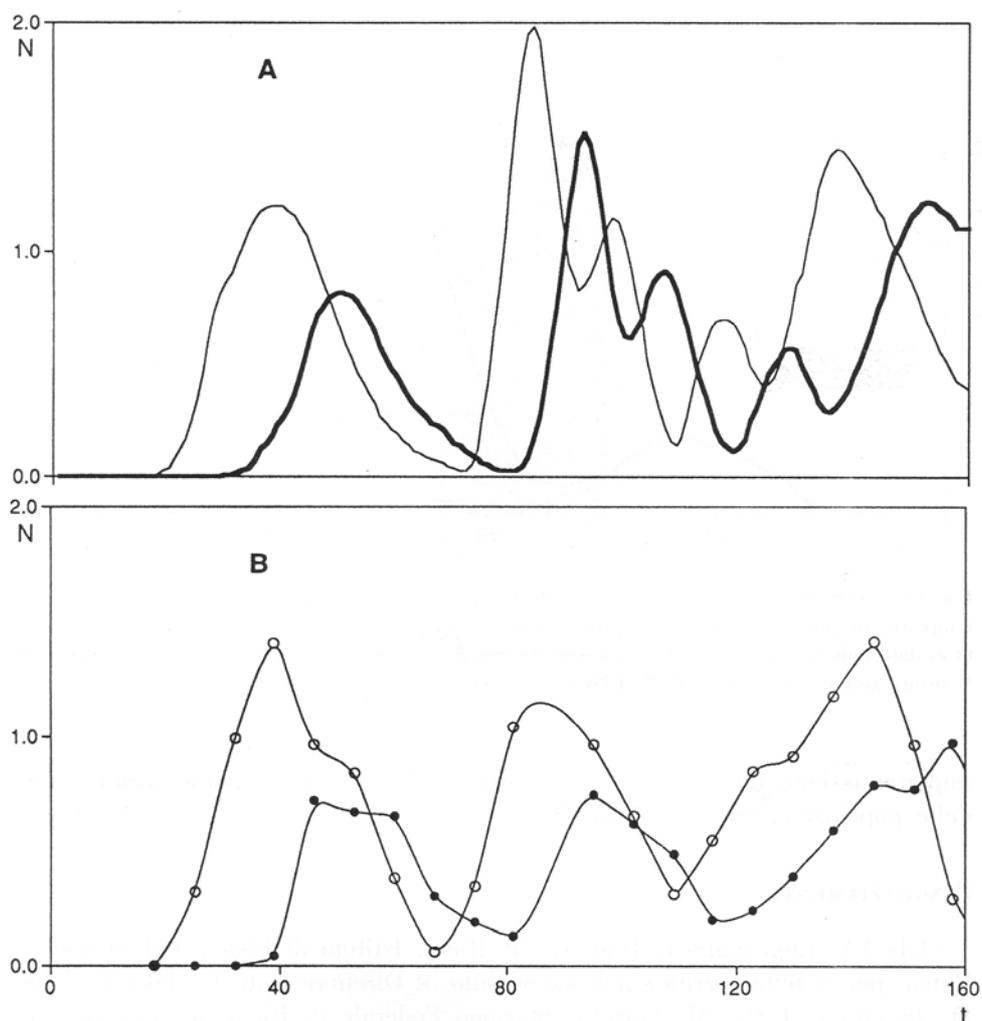


Fig. VIII - Numero (N) simulato di larve (A,—) e di ninfe (A,—) e numero (N) osservato di larve (B,○) e ninfe (B,●) a Cugnasco nel 1988 nel corso del tempo (t), in giorni. Il primo giorno corrisponde al 29.4.88. Le curve sono state interpolate fra i punti osservati con l'algoritmo di Stineman (1983).

in modo adeguato l'andamento della popolazione di Cugnasco. Ciò significa che in esso sono contenuti la maggior parte degli elementi, quali la temperatura, il fotoperiodo, la fenologia del vigneto e il numero iniziale di femmine che hanno determinato la dinamica della popolazione durante il 1988. I meccanismi di autoregolazione della popolazione, come per es. quelli rilevati da Stiling (1980) per *Eupteryx* sp., non sembrano importanti per le densità di *E. vitis* rilevate a Cugnasco nel 1988. A Montalbano, vi è però un'emigrazione dal vigneto le cui cause non sono conosciute; di conseguenza essa risulta difficilmente quantificabile e difficile da integrare nel modello. Il parassitismo esercita un influsso

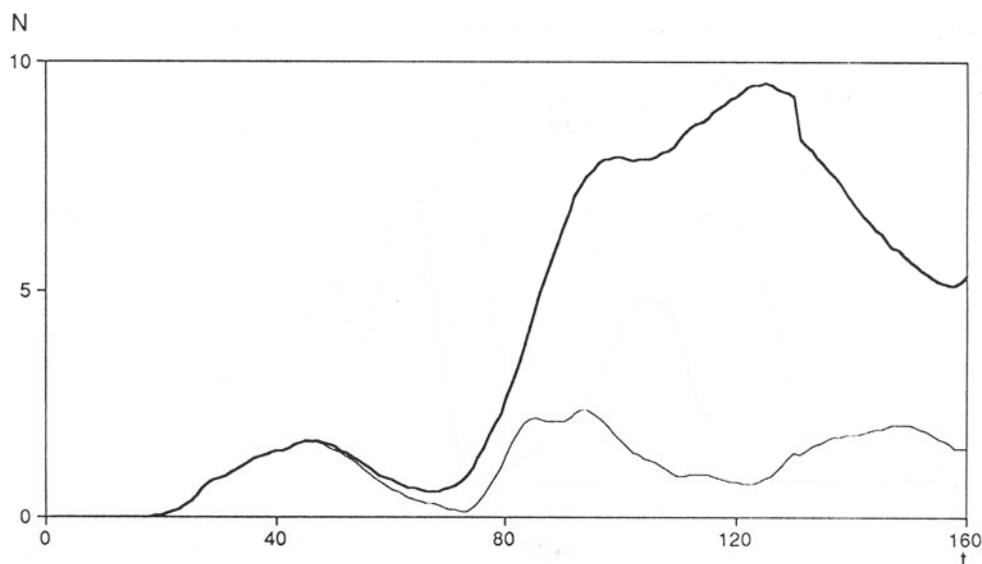


Fig. IX - Numero (N) di larve e ninfe per foglia della zona più infestata del tralcio nel corso del tempo (t), in giorni, ottenuto con il programma di simulazione descritto in questo lavoro e applicato ai dati delle temperature di Cugnasco senza (—) e con (---) la mortalità provocata dai Mimaridi. Il primo giorno corrisponde al 29.4.88.

importantissimo sullo sviluppo quantitativo, sulla fenologia e sulla struttura d'età delle popolazioni della cicalina.

RINGRAZIAMENTI

Gli AA. ringraziano la Dott.ssa M. Ricci, Istituto di Fisica dell'Atmosfera, Roma, per la lettura critica del manoscritto; il Direttore Dott. G. Jelmini, l'Ing. M. Jermini e il Sig. M. Ferretti, Stazione Federale di Ricerche Agronomiche, Centro di Cadenazzo, per aver ospitato F. Cerutti durante il biennio 1986/87 e per avergli concesso l'utilizzazione del vigneto sperimentale di Cugnasco; il Dott. M. Baillod, Stazione Federale di Ricerche Agronomiche di Changins, per i consigli ricevuti durante il lavoro; il Direttore Sig. E. Crivelli e il Sig. P. Saglini della Cantina Sociale di Mendrisio, che hanno reso possibili le ricerche nel vigneto di Montalbano; la Dott.ssa C. Barbara, Università di Bologna, e la biologa Sig.ra F. Fouque, ETH Zurigo, per la preziosa collaborazione.

RIASSUNTO

I parametri di un modello demografico a velocità di sviluppo variabile nel tempo sono stati calcolati partendo dai dati sulla biologia. La temperatura è la variabile forzante che controlla le velocità di sviluppo dei diversi stadi della cicalina. Il modello integra le conoscenze acquisite sulla biologia della cicalina con quelle sui fattori di mortalità. I valori della simulazione ottenuti applicando le temperature misurate a Cugnasco nel 1988 descrivono in maniera soddisfacente

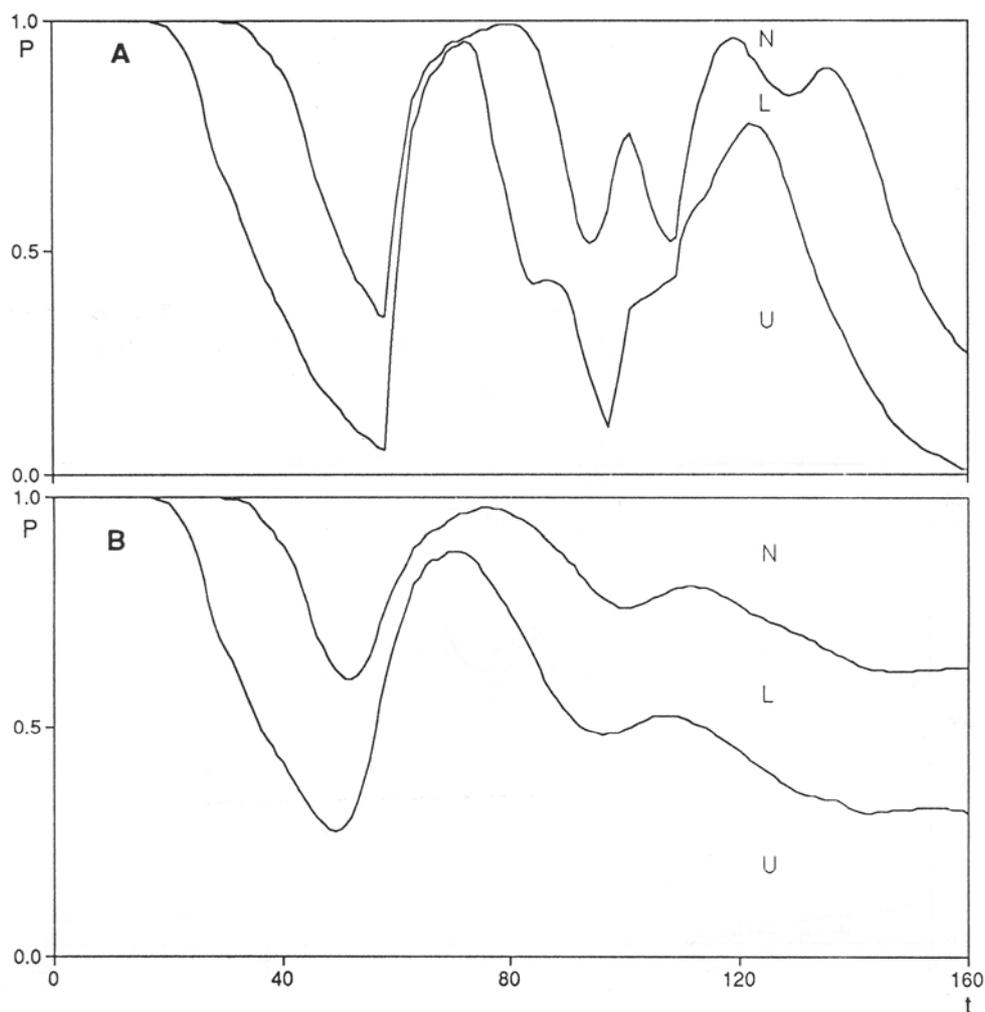


Fig. X - Proporzione (P) di uova (U), larve (L) e ninfe (N) ottenute da una simulazione con (A) e senza (B) la mortalità dovuta ai Mimaridi, nel corso del tempo (t), in giorni. Il primo giorno corrisponde al 29.4.88.

l'evoluzione della popolazione osservata nel vigneto. Attraverso il modello è stata messa in risalto l'importanza del parassitismo dovuto ai Mimaridi. A Montalbano, nel 1988, vi è stata un'emigrazione di adulti di cicalina dalla Vite verso il bosco, le cui cause non sono conosciute. Il modello, che non tiene conto di questo aspetto, descrive solo parzialmente la dinamica della popolazione in questo vigneto.

Research on the grapevine ecosystem in Tessin: IV. Modelling the population dynamics of *Empoasca vitis* Goethe (Hom., Cicadellidae, Typhlocybinae).

SUMMARY

The grape leafhopper, *Empoasca vitis* Goethe, is considered to be one of the most important pests in vineyards of southern Switzerland causing leaf burn at high densities. A demographic

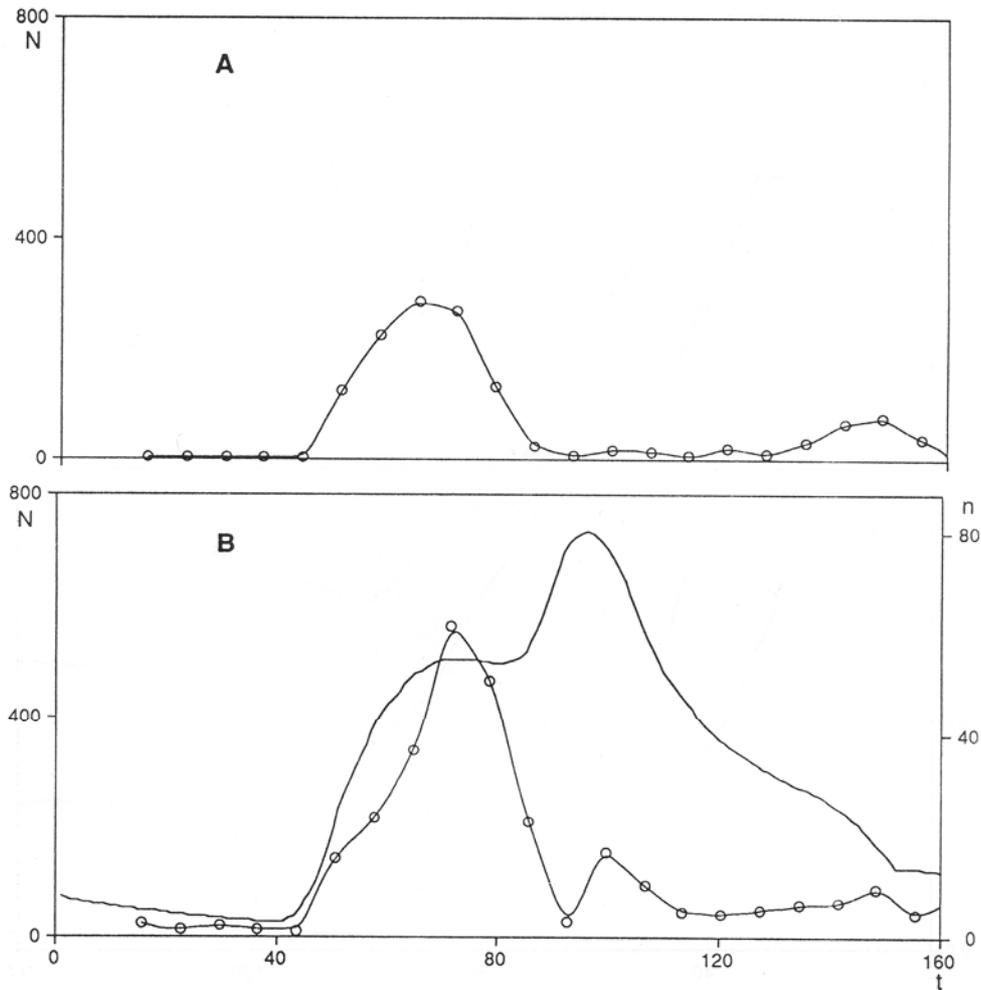


Fig. XI - Numero (N) di adulti di cicalina catturati settimanalmente con trappole «rebel» sui bordi (A) e all'interno del vigneto (B,○), a Montalbano nel 1988, e numero (n) di femmine feconde per pianta (B,—) ottenuto dalla simulazione. L'interpolazione fra i punti osservati (○) è stata eseguita con l'algoritmo di Stineman (1980) (t: tempo, in giorni, a partire dal 5.5.88).

model of *E. vitis* populations based on the acquired knowledge of the insect biology was developed using the delay theory of Manetsch (1976) and Vansickle (1977). The model describes well the densities observed in a vineyard during 1988 and stresses the importance of the impact of egg parasitoids on the population dynamics as well as on the age structure of *E. vitis*. In a second vineyard the model reproduces the dynamics of *E. vitis* populations only partially, probably due to unexplained early adult emigration.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ALLEN J., 1976. - A modified sine wave method for calculating degree - days. - *Environ. Entomol.*, 15: 388-396.
BAGGIOLINI M., CANEVASCINI V., TENCALLA Y., CACCIA R., SOBRIO G., CAVALLI S., 1968. - La

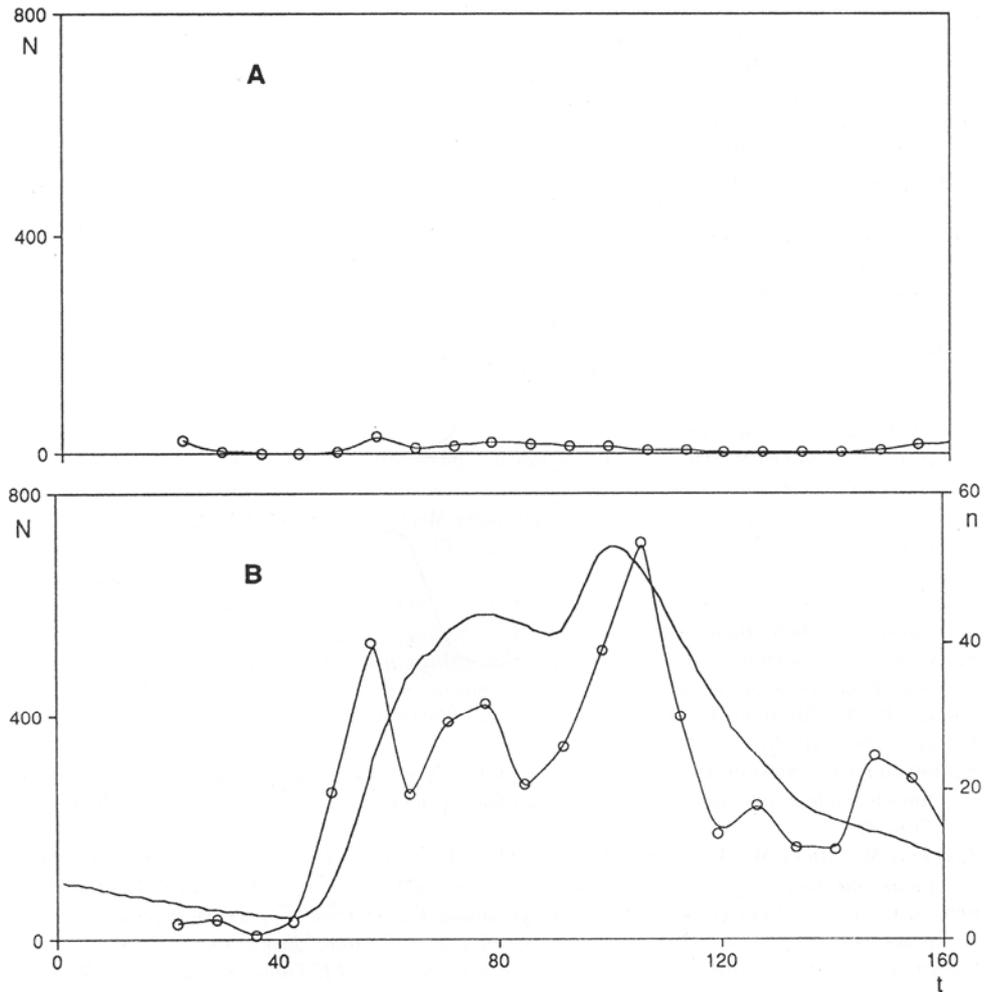


Fig. XII - Numero (N) di adulti di cicalina catturati settimanalmente con trappole «rebel» ai bordi (A) e all'interno del vigneto (B, ⊖), a Cugnasco nel 1988, e numero (n) di femmine feconde per pianta (B, —) ottenuto dalla simulazione. L'interpolazione fra i punti osservati (○) è stata eseguita con l'algoritmo di Stineman (1980) (t: tempo, in giorni, a partire dal 29.4.88).

cicadelle verte *Empoasca flavescens* F. (Homopt., Typhlocibidae), agent d'altérations foliaires sur vigne. - *Rech. Agron. Suisse*, 7: 43-69.

BOVEY R., 1972. - La défense des plantes cultivées. - *Editions Payot*, Lausanne, 863 pp.

CERUTTI F., BAUMGÄRTNER J., DELUCCHI V., 1988. - Ricerche sull'ecosistema «vigneto» in Ticino: I. Campionamento delle popolazioni di *Empoasca vitis* Goethe (Hom., Cicadellidae, Typhlocybinae). - *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 61: 29-41.

CERUTTI F., DELUCCHI V., BAUMGÄRTNER J., RUBLI D., 1989. - Ricerche sull'ecosistema «vigneto» nel Ticino: II. La colonizzazione dei vigneti da parte della cicalina *Empoasca vitis* Goethe (Hom., Cicadellidae, Typhlocybinae) e del suo parassitoide *Anagrus atomus* Haliday (Hym., Mymaridae), e importanza della flora circostante. - *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 62: 253-267.

CERUTTI F., BAUMGÄRTNER J., DELUCCHI V., 1990. - Ricerche sull'ecosistema «vigneto» nel

- Ticino: III. Biologia e fattori di mortalità di *Empoasca vitis* Goethe (Hom., Cicadellidae, Typhlocybinae). - *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 63: 43-54.
- CURRY G., FELDMAN R., 1987. - Mathematical foundations of population dynamics. - *Texas A&M University Press*, College Station, 246 pp.
- DIXON W.J., BROWN M.B., ENGELMAN L., FRANE J.W., HILL M.A., JENNRICH R.I., TOPOREK J.D., 1981. - BMDP statistical software. - *Univ. California Press*, Berkeley, 725 pp.
- GUTIERREZ A., WANG Y., 1977. - Applied population ecology: models for crop production and pest management. In: NORTON G., HOLLING C. (ed.). - Proceedings of a conference on pest management, 25-29 Oct. 1976, Laxenburg, Austria. - *Int. Inst. Appl. Syst. Anal.*: C.P. 77-6, 352 pp.
- GUTIERREZ A., BAUMGÄRTNER J., SUMMERS C., 1984. - Multitrophic models of predator-prey energetics. - *Can. Ent.*, 116: 923 - 963.
- MANETSCH T., 1976. - Time-varying distributed delays and their use in aggregative models of large systems. - *IEEE Trans. Systems, Man, Cybern.*, 6: 547 - 553.
- M'KENDRICK A., 1926. - Applications of mathematics to medical problems. - *Proc. Edinburgh Math. Soc.*, 44: 98-130.
- PAVAN F., PAVANETTO E., DUSO C., GIROLAMI V., 1988. - Population dynamics of *Empoasca vitis* (Goethe) and *Zygina rhamni* (Ferr.) on vines in northern Italy. In: VIDANO C., ARZONE A. (ed.). - Proceedings of the 6th Auchenorrhyncha Meeting. - *CNR-IPRA*, Torino, 652 pp.
- PENNING DE VRIES F., VAN LAAR H. (ed.), 1982. - Simulation of plant growth and crop production. - *Centre for Agricultural Publishing and Documentation*, Wageningen, 308 pp.
- PLANT R., WILSON T., 1986. - Models for age structured populations with distributed maturation rates. - *J. Math. Biology*, 23: 247-262.
- SCHAALJE G., VAN DER VAART H., 1989. - Relationships among recent models for insect population dynamics with variable rates of development. - *J. Math. Biology*, 27: 399-428.
- SHARPE P., DE MICHELE D., 1977. - Reaction kinetics of poikilotherm development. - *J. Theor. Biol.*, 64: 649-670.
- SCHOOLFIELD R., SHARPE P., MAGNUSON C., 1981. - Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. - *J. Theor. Biol.*, 88: 719-731.
- SEVERINI M., RICCI M., BAUMGÄRTNER J., 1989. - Distributed delay model of apricot tree bud-break phenology: parameters estimation based on field data. *Acta Hort.*, 276: 175-182.
- STILING P., 1980. - Competition and coexistence among *Eupteryx* leafhoppers (Hemiptera, Cicadellidae) occurring on stinging nettles (*Urtica dioica*). - *J. Anim. Ecol.*, 49: 793-805.
- VANSICKLE J., 1977. - Attrition in distributed delay models. - *IEEE Trans. Systems, Man, Cybern.*, 7: 635-638.
- VIDANO C., ARNO' C., ALMA A., 1988. - On the *Empoasca vitis* intervention threshold on vine (Rynchota, Auchenorrhyncha). In: VIDANO C., ARZONE A. (ed.). - Proceedings of the 6th Auchenorrhyncha Meeting. - *CNR-IPRA*, Torino, 652 pp.
- VON FOERSTER H., 1959. - Some remarks on changing populations. In: STOHLAMAN, F. Jr. (ed.). - The kinetics of cellular proliferation. - *Grune & Stratton*, New York, 382-407.
- WANG Y., GUTIERREZ A., OSTER G., DAXL R., 1977. - A general model for plant growth and development: coupling plant - herbivore interactions. - *Can. Entomol.*, 109: 1359 - 74.