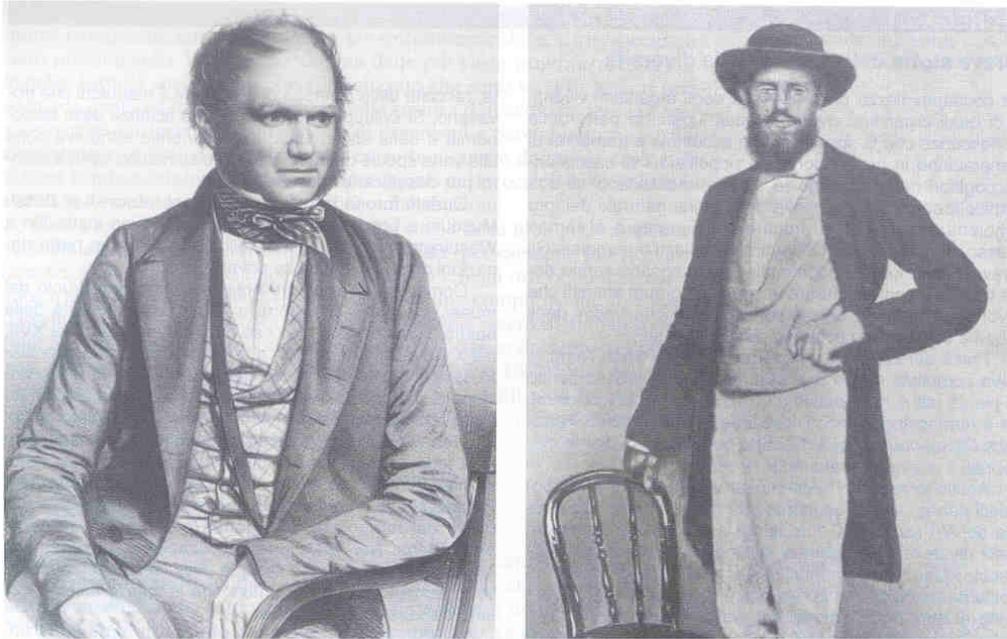


Corso Integrato di Ecologia

Modulo I

Basi di Ecologia

Prof M Mistri



Charles Robert **DARWIN** (1809-1882)*

Alfred Russel **WALLACE** (1823-1913)**

- 1831-1836: sul Beagle, quindi 20 anni per elaborare la sua teoria...

** 1847-1852: foresta pluviale amazzonica, nel 1858 scrive a Darwin...

1859: On the origin of species by means of natural selection (il primo testo di ecologia...)

Thomas R. **MALTHUS** (1766-1834), nel 1798: An Essay on the Principle of Population: se l'accrescimento della popolazione umana non fosse controllato da qlc, ogni 25 anni raddoppia, arrivando in poche generazioni a coprire l'intero pianeta. Accrescimento popolazione umana rallentato da: risorse limitate-malattie-guerre-disastri in genere...

Wallace attribuì grande importanza alle "forze letali" (gelo, siccità, predatori...)

Darwin alla competizione per le risorse e agli effetti letali dell'affollamento derivanti dalla sovrappopolazione...

Entrambi riconobbero che la maggior parte degli individui muoiono prima di essersi riprodotti e non danno alcun contributo alle generazioni future

Entrambi trascurarono il fatto che quegli individui che sopravvivono in una popolazione possono lasciare differenti numeri di discendenti

TAPPE DELLA TEORIA

La pubblicazione dell'*Origine delle Specie* (1859) segna il trionfale ingresso del concetto di evoluzione nella scienza e nella cultura moderna, e la **"rivoluzione darwiniana"** è, dopo quella copernicana-galileiana, **la più profonda rivoluzione del pensiero moderno.**

Del carattere rivoluzionario dell'evoluzionismo ci si rese subito conto, come dimostrano le polemiche (sia sul piano scientifico che filosofico, religioso, sociologico) che si susseguirono fino all'inizio del XX secolo

In realtà, anche i più accesi antievoluzionisti si resero presto conto che l'evoluzione biologica, come fatto storico che si è svolto nel corso delle ere geologiche, non poteva essere messo in dubbio. Secondo questi, l'evoluzione era limitata a **trasformazioni** nell'ambito di alcuni gruppi di esseri viventi, i quali però inizialmente erano stati **creati.**

Ma soprattutto l'incertezza riguardo ai **meccanismi evolutivi** fece sorgere interpretazioni antitetiche a quella darwiniana, come la **neolamarckiana** che postula **l'ereditarietà dei caratteri acquisiti**, o quella **preformistica**, che ammette l'evoluzione ma la ritiene condotta in una **direzione determinata da una forza trascendente**, la quale non fa altro che mettere in opera un disegno predeterminato.

Lo stesso Darwin, nell'*Origine*, aveva riconosciuto 2 grandi lacune nelle conoscenze dell'epoca: l'ignoranza delle **leggi dell'ereditarietà** e delle **leggi della variazione.**

Darwin morì nel 1882, ignorando che un suo contemporaneo, **Gregorio Mendel**, fin dal 1866 aveva scoperto le leggi dell'ereditarietà. Queste rimasero ignote fino al 1900.

Nel decennio 1920-1930 **T. H. Morgan** e **H. J. Muller** chiariscono che i geni risiedono sui cromosomi e possono mutare: la genetica aveva dunque acquisito la nozione delle leggi della variazione e dell'ereditarietà che mancavano ai tempi di Darwin.

H.G. Hardy, W. Weinberg, R. A. Fisher, J.B.S. Haldane, S. Wright, etc riprendono la teoria di Darwin alla luce delle scoperte della genetica (**neodarwinismo o teoria sintetica dell'evoluzione**)

La **varietà** (diversità) è una evidente caratteristica della vita, ma varietà è il risultato della variabilità su un tema comune...

- ca. 500mila spp di piante verdi, tutte con lo stesso funzionamento di cattura dell'energia solare...: perché esistono così tanti differenti tipi di piante che usano tutte lo stesso meccanismo biochimico per svolgere la fotosintesi?
- la diversità degli animali è ancora maggiore di quella dei vegetali (3-30 milioni di spp di cui la > parte sono insetti...)

(Ferrovie inglesi, inizio secolo, un prete si trova incastrato a dover viaggiare col famoso evoluzionista J.B.S. Haldane; disperato x trovare un argomento di conversazione, il prete chiede cosa, un evoluzionista, poteva considerare essere la principale caratteristica del Creatore.... HALDANE: "una disordinata passione per i coleotteri...")

3-30 milioni di spp., alcune molto comuni altre rare, tutte cmq capaci della prodigiosa impresa riproduttiva che lascia **le comuni, comuni, e le rare, rare**, senza consentire a chi si riproduce + velocemente di escludere le altre dal posto in cui vivono. I numeri sono controllati e la diversità è mantenuta...

"Perché esistono così tante specie?"

"Come fanno a vivere assieme?"

Ernst **HAECKEL** (1866): oikos (casa) + logos (sapienza) = ecologia

Ecologia: studio delle **cause della diversità**, dei **limiti numerici delle popolazioni** e delle **modalità della vita in comune**. In definitiva una disciplina fondamentalmente evoluzionistica...

Charles **ELTON** (1927) definì la moderna ecologia oltre 70 anni fa come **lo studio di animali e piante in relazione alle abitudini e all'habitat**

LA SELEZIONE NATURALE COME PROCESSO TANGIBILE

La **selezione naturale** è la necessaria conseguenza di 3 proprietà essenziali dei viventi:

1. Animali e piante procreano con tale vigore che il n° medio di figli prodotti è > di quanto servirebbe a rimpiazzare i genitori...
 2. Le differenze tra gli individui sono tali da potergli assegnare anche diverse possibilità di sopravvivenza...
 3. Molte delle differenze tra gli individui (tratti) sono ereditabili...
- Dato che vengono prodotti "troppi" giovani, molti di loro non sopravvivono
 - Ma dato che i giovani sono tutti differenti tra di loro, anche le loro possibilità di sopravvivenza sono diverse, ed il **setaccio generazionale** è selettivo
 - Inoltre, le differenze sono ereditarie e quindi gli effetti del setaccio generazionale sono cumulativi

Questa è la selezione naturale: **la riproduzione differenziale e la sopravvivenza di individui con tratti ereditari alternativi**

- La selezione naturale funziona tramite distruzione: uccide gli individui o gli impedisce di riprodursi
- I cambiamenti allora sopravvivono perché il setaccio della selezione naturale è più severo con alcune varietà e meno severo con altre
- Vengono selezionati opportuni arrangiamenti di varietà per assicurare che le specie esistenti presentino la dovuta idoneità all'ambiente in cui vivono

Perché si fanno così tanti figli? Il significato della *fitness*

L'inevitabile conseguenza della selezione naturale è che tutti gli individui di tutte le specie viventi devono incrociarsi completamente: il successo è misurato dalla "figliolanza" che supera il filtro della selezione naturale fino alla successiva generazione

Questo significa che maggiore è il numero di uova o giovani che un individuo fa (oppure maggiore è lo sforzo per la cura della prole) più saranno le possibilità di sopravvivenza e perpetuazione...

Così un feedback (retrocontrollo) positivo pilota il comportamento riproduttivo di tutti gli organismi: se si producono troppi giovani, molti dovranno morire senza raggiungere lo stadio riproduttivo, ma dato che le morti sono morti selettive, i genitori avranno più successo nella sopravvivenza della prole se faranno più figli...

- Il successo di ogni riproduttore può essere misurato dal n° di figli che riescono ad evitare la morte e raggiungono l'età riproduttiva: **FITNESS** degli individui

Darwin per primo introdusse il concetto di **fitness** quando scrisse che "**la selezione naturale promuoveva la sopravvivenza del più adatto...**"

Ma per Darwin "**fit**" significava semplicemente la capacità di sfuggire alla morte o ridurre i fallimenti riproduttivi più di altri... questo uso del termine è stato aspramente criticato per la sua tautologia, xchè meramente rappresenta il fatto che
"i sopravvissuti (fit) sono quelli che sopravvivono..."

Moderna definizione ecologica:

"La fitness è il contributo relativo degli individui alla progenie della popolazione"
e le sue componenti (misurabili) sono la sopravvivenza e la riproduzione.

Genetisti:

"La fitness è una misura del cambiamento di frequenza relativo di un certo allele a causa della selezione" (Valentine & Campbell, 1975)

Identico concetto:

"il successo è la misura delle copie parentali portate alla generazione successiva"

OGNI SPECIE HA LA SUA NICCHIA

La vasta varietà di spp viventi rappresenta un'altrettanta varietà di stili di vita

Per esempio, tutti i vegetali di un prato "fanno la stessa cosa", cioè sintetizzano carboidrati partendo da CO₂ e H₂O mediante lo stesso procedimento chimico... ma alcune spp sono prone, altre erette, alcune fioriscono + precocemente di altre, alcune sono annuali, altre perenni, tutte possiedono differenti tipi di difesa contro gli erbivori...etc: la complessità del prato è allacciata ai differenti stili di vita: un **mosaico di differenti nicchie**

Nicchia è la parola usata dagli ecologi per descrivere le specie in termini funzionali

Immaginate un predatore del sottobosco (es ragno): è programmato per cacciare e per sfuggire ai predatori, per quando piove o sopraggiunge l'inverno, per riconoscere il partner ed il momento dell'accoppiamento, per accudire le uova, etc...poi richiede un posto idoneo dove vivere, un range di condizioni climatiche all'interno del quale possa vivere, etc...l'insieme di tutto questo costituisce la **nicchia** di quella specie

Il concetto di nicchia permette una comprensione intuitiva dei **limiti** per una popolazione: perché il ragno abbia successo (cioè viva abbastanza per contribuire alla generazione successiva) tutte le risorse menzionate devono essere disponibili, ma quella combinazione di circostanze certamente sarà limitata e **limiterà il numero di individui** che possono esistere

Quindi la nicchia stabilisce il "numero", o almeno, il massimo numero di individui

Più animali o piante crescono sullo stesso set di risorse, più ne muoiono o meno si riproducono o entrambe le cose, finché il numero non ritorna al valore sostenibile dalle risorse disponibili: effetto dell'affollamento **densità-dipendente**: maggiore è l'affollamento, maggiori sono i suoi effetti

Tuttavia le popolazioni non sono quasi mai affollate: il numero cresce finché non sopraggiunge l'inverno, o uno stress che le decima, poi passato l'inverno o lo stress la densità della popolazione ridecolla: in questo caso il controllo della popolazione è **densità-indipendente**

L'affollamento controlla la densità se nessun altro fattore interviene nel prevenire che gli effetti dell'affollamento si generino

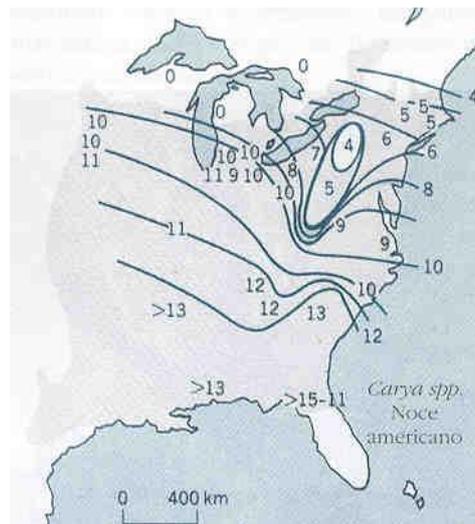
LA SCALA TEMPORALE DELL'ECOLOGIA

Le specie possono essere molto antiche: alberi del genere *Platanus* sono vissuti nel Terziario, con virtualmente la stessa nicchia per 60 milioni di anni...

Tutte le specie attualmente in vita sono sopravvissute alla glaciazione (l'ultima è terminata ca 10mila anni fa, solo una quarantina di generazioni di albero...)

Le comunità (in contrapposizione alle specie) sono relativamente giovani (< 10mila anni). Per esempio, la foresta decidua dell'est americano è composta da molte spp di alberi che occupano il continente da prima dell'inizio dell'era glaciale, ma l'insieme di alberi che costituisce la comunità forestale non supera qualche migliaio di anni.

La comunità è una **soluzione non duratura di un assortimento di specie dovuta fondamentalmente alla peculiarità del clima attuale ed alle vicissitudini storiche**



Le isoplete mostrano i margini delle aree invase ogni millennio a partire dall'ultima glaciazione (in grigio l'areale attuale): sono serviti 10mila anni per strutturare le foreste orientali americane....il lavoro è terminato?

No, l'attuale interglaciale è quasi finito, il clima si modificherà nuovamente prima che uno stadio finale venga raggiunto (**climax**), gli alberi si rimescoleranno in nuove formazioni e i loro discendenti soggieranno ancora al tempo glaciale già noto ai loro ancestrali parenti

Le comunità possono però strutturarsi anche in tempi + brevi

Terreno coltivato abbandonato \wedge campo incolto con erbacce \wedge rosacee perenni \wedge arbusti che soffocano le erbacce \wedge piccoli alberi \wedge bosco

Successione in campi abbandonati nel Piedmont del North Carolina
(Da Billings, 1938)

Anni fino all'abbandono	Specie più abbondanti (dominanti)	Altre piante comuni
0 (inizio)	Pianta grassa	
1	Pratocavallo (<i>Erigeron</i>)	Erbacce
2	Aster	Erbacce
3	Brughiera	
5-15	Pino ad aghi corti	Pino loblolly
50-150	Quercia ed altri alberi boschivi	Noce americano

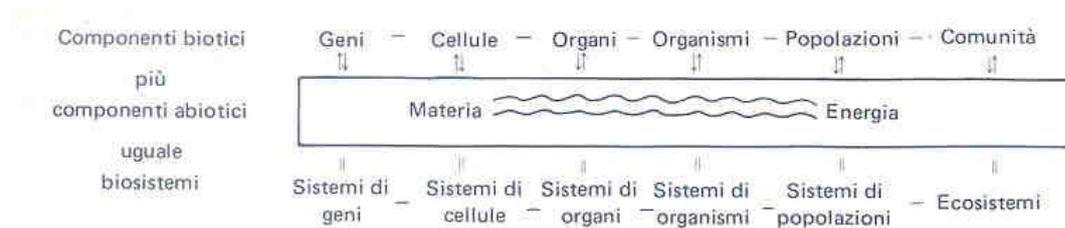
Successione ecologica: risultato del succedersi di invasioni consecutive (+ o - prevedibili)

La prevedibilità può risultare da modificazioni progressive degli habitat (modificazioni climatiche, tempo, fuoco, disturbo in genere...), o da serie di esclusioni competitive, o da entrambe le cose

Le successioni sono state il primo fenomeno studiato dai fondatori dell'ecologia all'inizio del secolo scorso. Tra le loro conclusioni si trova anche il concetto relativo all'**ordine della successione**, che è **direzionale** e che porta alla comunità più appropriata per la località in cui avviene (qualcuno vedeva una misteriosa forza presente nel pilotare l'organizzazione delle comunità naturali...)

L'ordine di arrivo è stabilito dalla **capacità di dispersione specie-specifica** (la sostituzione di un albero dipende dalle sue caratteristiche di adattamento alla luce/ombra, etc), ma le modificazioni non finiscono mai e ciò significa che il climax non arriverà mai

LIVELLI DI ORGANIZZAZIONE



L'ecologia si occupa della parte destra dello spettro, cioè dei sistemi al di sopra del livello di organismo

Popolazione: gruppi di individui

Comunità: tutte le popolazioni che occupano una determinata area

La comunità e l'ambiente formano un **ecosistema**

Ciascun livello ha caratteristiche che la conoscenza del livello immediatamente più basso spiega solo in parte: non tutti gli attributi di un livello superiore sono prevedibili in base alla conoscenza delle proprietà del livello inferiore (teoria dei livelli integrativi; Feibleman, 1954)

- L'ecosistema riunisce la maggior parte delle grandi idee dell'ecologia
- L'ecosistema è attraversato da un flusso di energia solare
- Le masse sono le piante fatte di carboidrati con un solo chimismo ma con molte forme
- Gli animali mangiano le piante degradando il combustibile, in esse accumulato, in calore e dando inizio alla catena alimentare che termina con il predatore terminale
- Le comunità vengono così strutturate ed i numeri vengono controllati nell'ambito dell'ecosistema

DEFINIZIONI

Ecologia: lo studio delle relazioni, della distribuzione e dell'abbondanza degli organismi, o di gruppi di organismi, nell'ambiente

Ecologia del paesaggio: il paesaggio può essere considerato costituito da differenti chiazze (patches), caratterizzate da differenti organismi e differenti ambienti; l'e. del paesaggio esamina l'interazione tra questo pattern di chiazze ed il processo ecologico, cioè le cause e le conseguenze biologiche di un ambiente eterogeneo; es.: in che modo il pattern bidimensionale di foresta, campi ed edifici agricoli influenza la capacità dei cervi di trasferirsi da una chiazza di foresta all'altra?

Ecologia di ecosistemi: studio delle interazioni degli organismi con il trasporto ed il flusso di energia e della materia; le dimensioni e la forma dell'ecosistema dipendono dai quesiti specifici che vengono posti riguardo al flusso di energia o al riciclo delle sostanze chimiche; la parte "sistema" di un ecosistema è una descrizione del modo in cui l'energia o la materia fluiscono da un organismo all'altro e da una parte dell'ambiente ad un'altra; es.: in questo bacino idrografico, quanto fosforo è immagazzinato nel suolo della foresta e dei campi, quanto ne viene sparso nel campo ogni anno e quanto si trasferisce nel corso d'acqua ogni anno?

Ecologia fisiologica: studio del modo in cui i singoli organismi interagiscono con il loro ambiente per svolgere i processi biochimici ed esprimere gli adattamenti comportamentali che assicurano l'omeostasi e la sopravvivenza; l'omeostasi implica il mantenimento dei bilanci di tempo, materia ed energia che permettono l'accrescimento e la riproduzione dell'individuo; es.: il clima locale è ottimale per il ceppo genetico di mais che cresce nei campi?

Ecologia comportamentale: si propone di spiegare il modo in cui il comportamento di una pianta o di un animale è adattato al suo ambiente, cioè il comportamento viene spiegato come il risultato di un processo evolutivo; es.: in che modo le dimensioni, le condizioni e l'età dei maschi di alarossa influenzano la loro capacità di difendere i territori di riproduzione lungo la riva del corso d'acqua, e in che modo ciò, a sua volta, influisce sul loro successo riproduttivo?

Ecologia di popolazioni: una popolazione è un insieme di individui appartenenti alla stessa specie che occupano un'area definita; l'e. di popolazione concentra l'attenzione sul modo e sul perché l'ammontare e l'ubicazione delle popolazioni variano nel corso del tempo; es.: quali fattori regolano l'ammontare della popolazione di trote nel corso d'acqua?

Ecologia di comunità: esamina il pattern e le interazioni che si osservano nelle aggregazioni di differenti specie; le distribuzioni delle specie sono influenzate sia da interazioni biologiche (predazione, competizione, parassitismo...) sia da fattori ambientali (temperatura dell'acqua, disponibilità di nutrienti...); es.: quante specie di piante e di insetti indigeni vivono nel terreno boschivo? il numero degli impollinatori è sufficiente per mantenere la diversità delle piante?

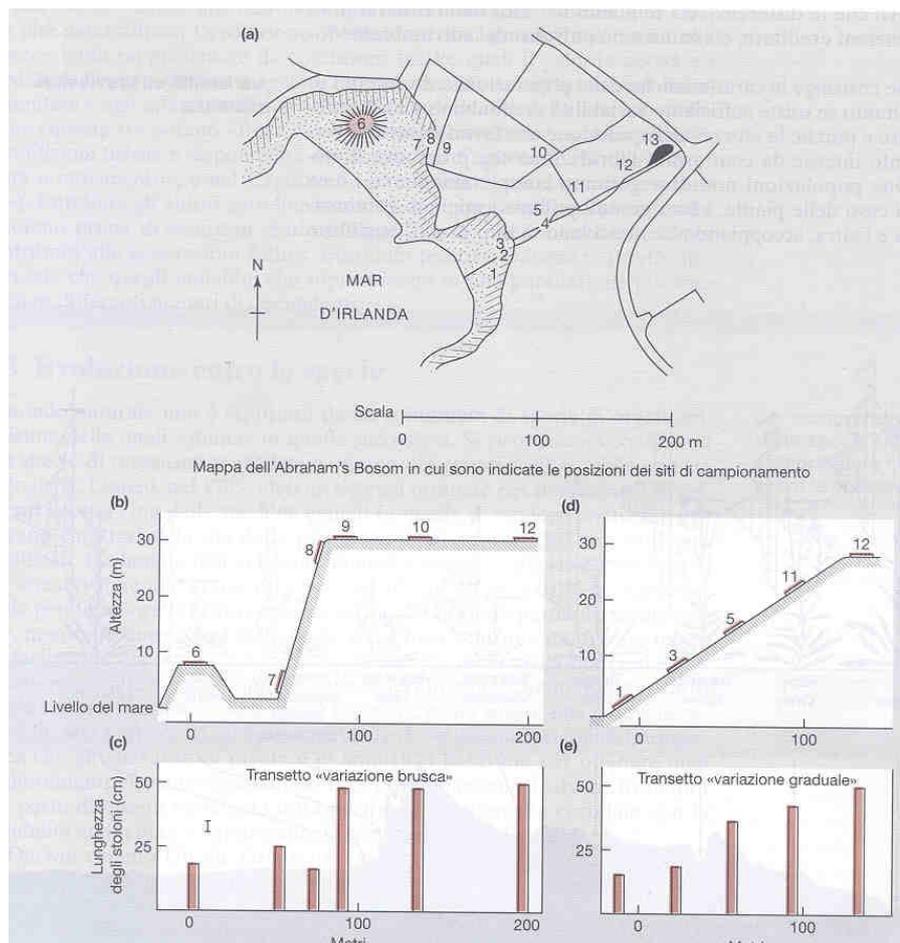
ECOLOGIA DELL'EVOLUZIONE

Evoluzione entro le specie

L'evoluzione costringe le caratteristiche delle popolazioni a divergere l'una dall'altra **soltanto** se esiste sufficiente variabilità ereditabile su cui la selezione possa agire, e **purchè** le forze della selezione che favoriscono la divergenza siano tanto intense da contrastare l'ibridazione che promuove il rimescolamento

Due popolazioni non divergeranno completamente se i loro membri migrano continuamente tra l'una e l'altra, accoppiandosi e mescolando i loro geni.

Esempio 1: **Aston & Bradshaw, 1966**, studiarono l'equilibrio tra le forze della selezione, tendenti a causare **differenziamento**, e le forze dell'ibridazione, tendenti a causare **rimescolamento**, in un sito costituito da un mosaico di habitat molto diversi (pascolo e falesie), in cui era presente una graminacea comune (*Agrostis stolonifera*)



Le forze della selezione sono più intense delle forze dell'ibridazione

Esempio 2: **Ayre, 1985**, studiò la corrispondenza tra gli organismi ed il loro ambiente mediante trapianti reciproci di *Actinia tenebrosa* e la determinazione di quante attinie trapiantate avessero prodotto individui giovani: tale numero venne assunto come misura della fitness nell'ambiente "di casa" e "lontano da casa"

Tabella 2.1 Un esperimento di trapianto reciproco dell'attinia *Actinia tenebrosa*.

Sito di origine	Trapiantati nei siti a, b, c*		
	Green Island	Salmon Point	Strickland Bay
Green Island	a 0,42	0,68	0,78
	b 0,80	0,63	0,75
	c 0,67	0,62	0,61
Salmon Point	a 0,11	0,42	0,13
	b 0,18	0,43	0,28
	c 0,00	0,50	0,40
Strickland Bay	a 0,11	0,06	0,33
	b 0,00	0,06	0,27
	c 0,04	0,20	0,27

* a, b, c sono i tre siti replicati in ciascuna colonia. In ciascun caso, è indicata la percentuale di adulti che incubano piccoli. I trapianti a ritroso nei siti «a casa» sono indicati in **neretto**.

(Adattato dall'originale in Ayre, 1985.)

Una popolazione (Green Island) riuscì a produrre giovani sia "a casa" che "lontano da casa", non presentando alcuna specializzazione nei confronti dell'ambiente di casa.

Le altre 2 popolazioni invece produssero + giovani nei siti "di casa": questa è una **prova a favore dell'evoluzione di specializzazione locale**.

Gli esempi riportati dimostrano che la **variabilità entro una specie** può essere osservata già **entro il suo areale di distribuzione**, tuttavia in entrambi i casi **non era nota la pressione di selezione** responsabile delle differenze osservate...

Alcuni dei + impressionanti esempi di selezione naturale in azione sono stati determinati dalle "forze" ecologiche dell'**inquinamento ambientale**, che possono indurre rapide variazioni in **potenti pressioni selettive**.

L'inquinamento atmosferico, durante e dopo la rivoluzione industriale, ha lasciato notevoli impronte evolutive. Il **melanismo industriale** è il fenomeno in cui forme nerastre (melaniche) di organismi sono arrivate a dominare le popolazioni in aree industriali (negli individui melanici, un gene dominante è responsabile della produzione di un eccesso di pigmento nero)

Esempio 3: **Kettlewell, 1956**, con *Biston betularia* (il lepidottero "geometra delle betulle"): forma *typica* (chiara) e forma *carbonaria* (scura). Le forme melaniche comparvero a Manchester nel 1848, ma già nel 1895 oltre il 98% della popolazione era di tipo melanico

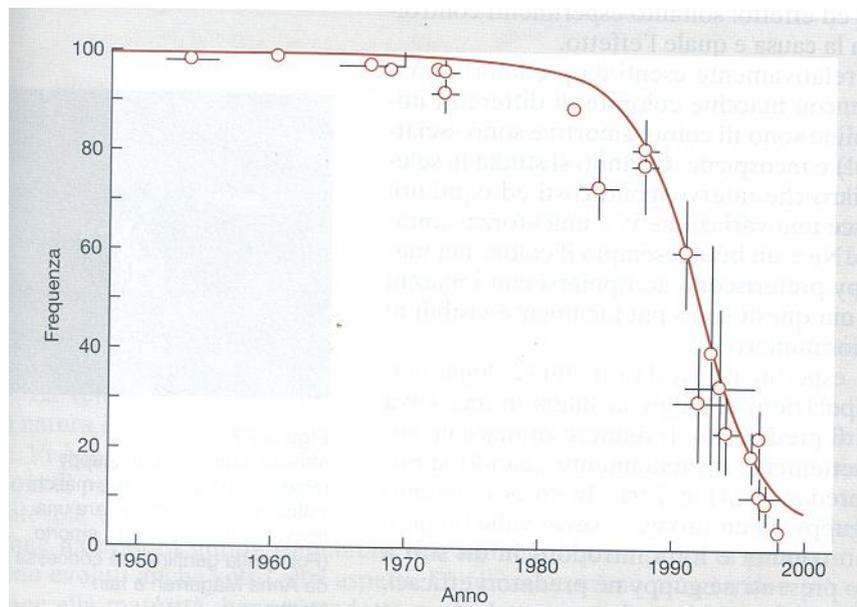
Esperimenti di marcatura e ricattura (quelle che mancavano erano state mangiate dagli uccelli) di lotti costituiti da forma *typica* e *carbonaria* in area rurale (non inquinata) ed area industrializzata (Birmingham).

Percentuale di lepidotteri ricatturati (misura della sopravvivenza):

- In area rurale: 6% f. *carbonaria*, 12% f. *typica*
- In area industriale: 53% f. *carbonaria*, 25% f. *typica*

Si esercitava una **rilevante pressione selettiva attraverso la predazione** da parte degli uccelli (che cacciano a vista): f. *typica* svantaggiata nell'ambiente industriale (tronchi anneriti da fuliggine), f. *carbonaria* svantaggiata in ambiente rurale (tronchi ricoperti da licheni chiari)

Tuttavia, dagli anni 60, i Paesi industrializzati iniziarono la riconversione dal carbone fossile al petrolio ed energia elettrica per ridurre le emissioni: la frequenza della f. *carbonaria* diminuì in quello che è l'esempio di variazione evolutiva + rapida che sia mai stata registrata (**Cook et al., 1998**)

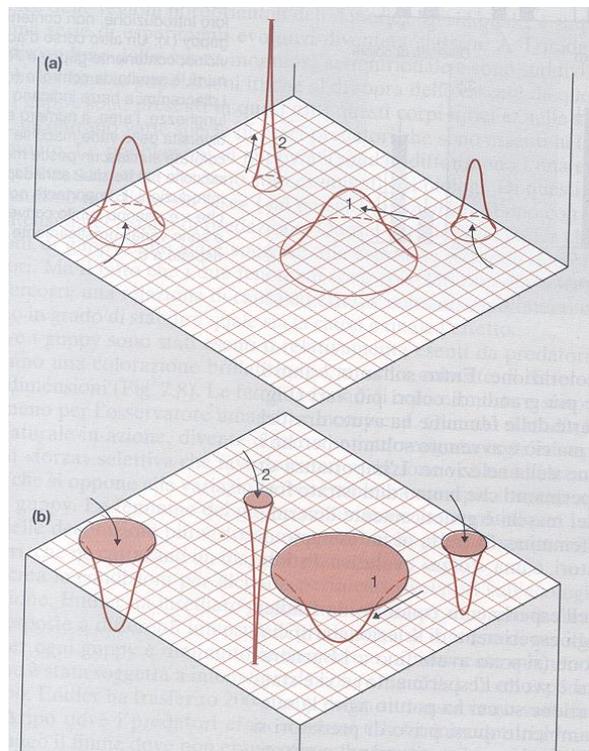


Due concezioni della stessa verità: picchi adattativi e abissi specializzati

La selezione naturale varia il carattere di una popolazione **vagliando ed eliminando** gran parte della sua variabilità e lasciando un residuo per le generazioni future con un areale più stretto e una potenzialità più ridotta

Questa situazione può essere raffigurata come una forza che spinge le popolazioni verso **picchi di perfezione**: perfetta corrispondenza tra organismi ed ambiente

Può anche essere raffigurata come una forza che spinge le popolazioni in **solchi di iperspecializzazione** sempre più stretti, in trappole sempre più profonde (le necessità ambientali sono così specializzate, che la specie rischia di estinguersi quando l'ambiente varia)



Picco adattativo: pop 1 altamente variabile, tollera ampi range di condizioni, selezione naturale è debole; pop 2 molto uniforme, selezione naturale è violenta e la spinge verso estremo grado di specializzazione e di fitness locale

Abisso specializzato: pop 1 (variabile e tollerante) è al sicuro se l'ambiente varia; ma la pop 2 corre un rischio estremo di estinzione

ECOLOGIA DELLA SPECIAZIONE

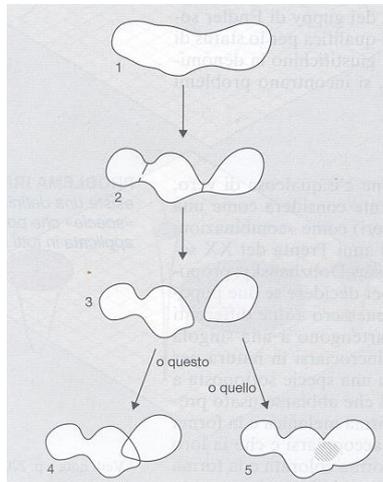
Specie biologica: due popolazioni appartengono alla stessa specie se i loro individui sono capaci, almeno potenzialmente, di incrociarsi in natura e produrre prole fertile (Mayr & Dobzhansky)

Se i membri di due popolazioni sono capaci di ibridarsi e i loro geni si combinano e si riassortiscono nella prole, la selezione naturale non può mai renderle distinte: benchè la selezione naturale possa indurre una popolazione ad evolversi in due o più forme distinte, la **riproduzione sessuale** e l'**ibridazione** le rimescolano

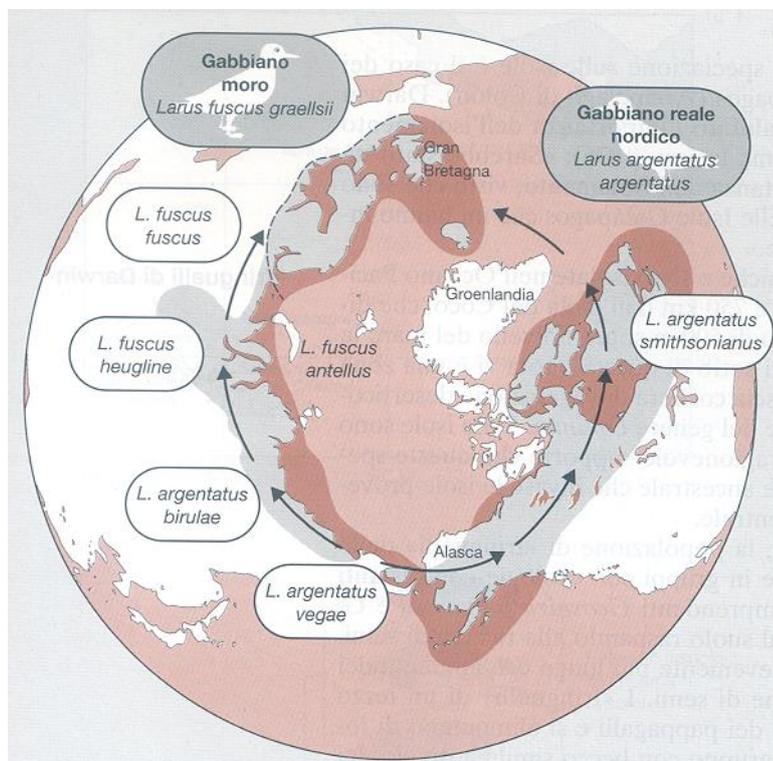


La **selezione naturale** restringe continuamente il campo di variabilità di una popolazione (la spinge in salita), ma la **riproduzione sessuale** (ibridazione) aumenta la variabilità e abolisce una parte della selezione (il mito di Sisifo...)

Due parti di una popolazione possono evolversi in specie distinte **soltanto** se qualche barriera impedisce il flusso genico fra di esse (**Mayr, 1942**)



1. Specie uniforme con grande areale
2. Differenziazione in forme o varietà locali
3. Isolamento genetico (barriere geografiche)
4. Tornano in simpatria: incapacità di ibridazione \wedge 2 specie diverse
5. Tornano in simpatria: ibridazione \wedge 1 unica specie



Modalità insulari

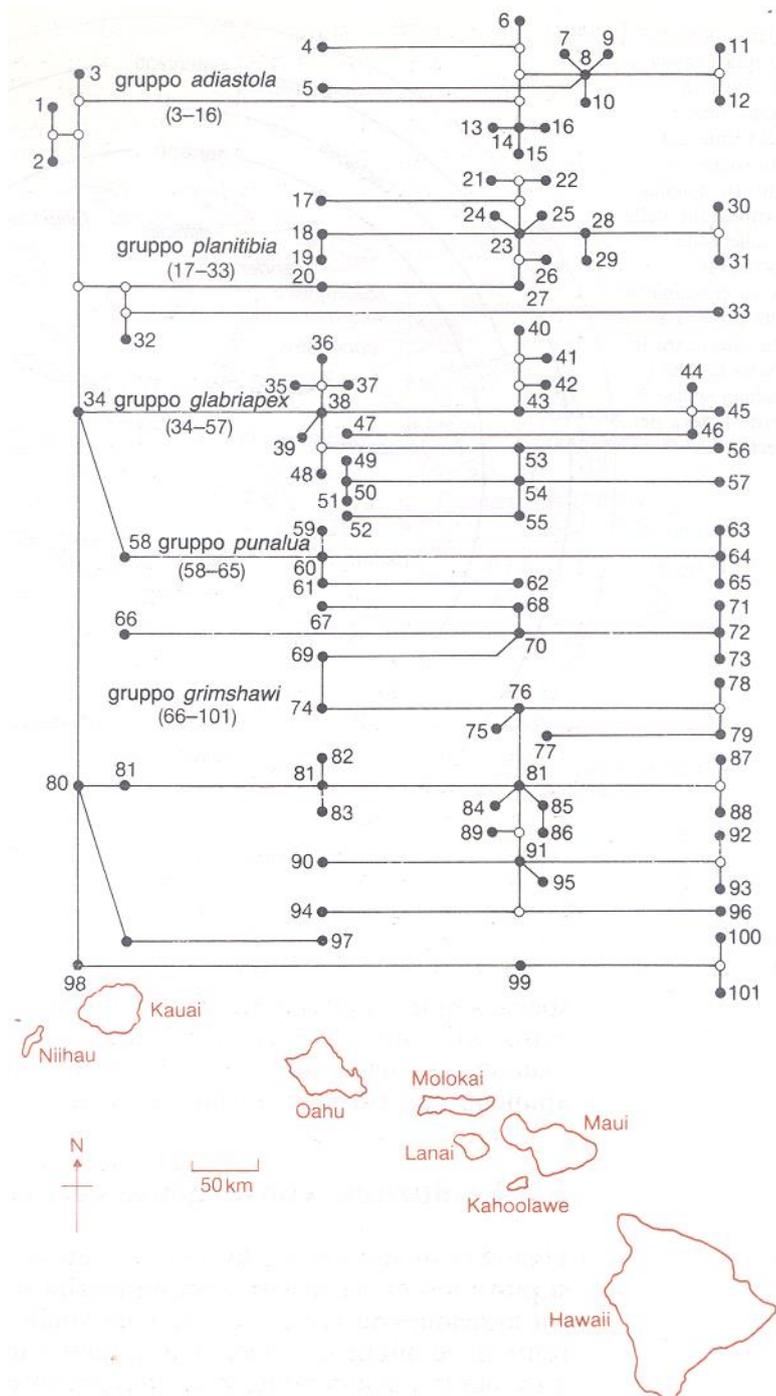
Gli invasori su isole possono diventare isolati da altre parti della loro popolazione e sono liberi di divergere sotto l'influenza della selezione naturale e diventare specie diverse

Sulle isole, le specie sono meno numerose che in aree confrontabili di terraferma:

- fauna e flora sono limitate a quei tipi che hanno un progenitore che riuscì a disperdersi fino all'isola (**capacità intrinseca di dispersione**)
- a causa dell'isolamento, la **velocità di variazione evolutiva** può essere tanto alta da sorpassare in importanza gli effetti dello scambio di materiale genetico tra la popolazione insulare e quella parentale
- gli individui che si disperdono su un'isola possono formare il nucleo di una nuova specie in espansione
- ciò che la selezione naturale può fare con questa popolazione fondatrice è limitato da ciò che è contenuto nel suo pool (limitato) di geni
- gran parte della deviazione tra specie isolate su isole sembra essere dovuta ad un effetto del fondatore

La composizione casuale del pool di geni del fondatore impone limiti e vincoli alla variabilità su cui la selezione naturale può agire

- *Drosophila*: 1500 spp, di cui 500 endemiche delle Hawaii (101 spp raggruppate come "ali dipinte")
- Le "attuali" Hawaii si sono formate a partire da 40mila anni fa, da ovest verso est (Niihau e Kauai sono le isole + antiche, Hawaii è la più recente)
- La prima *Drosophila* raggiunse l'arcipelago 40 ML anni fa (prima che le attuali isole si formassero...)
- Le linee di discendenza del gruppo "ali dipinte" sono state ricostruite mediante analisi delle bande dei cromosomi giganti delle ghiandole salivari: le spp + antiche sono *D. primaeva* (sp 1) e *D. attigua* (sp 2)

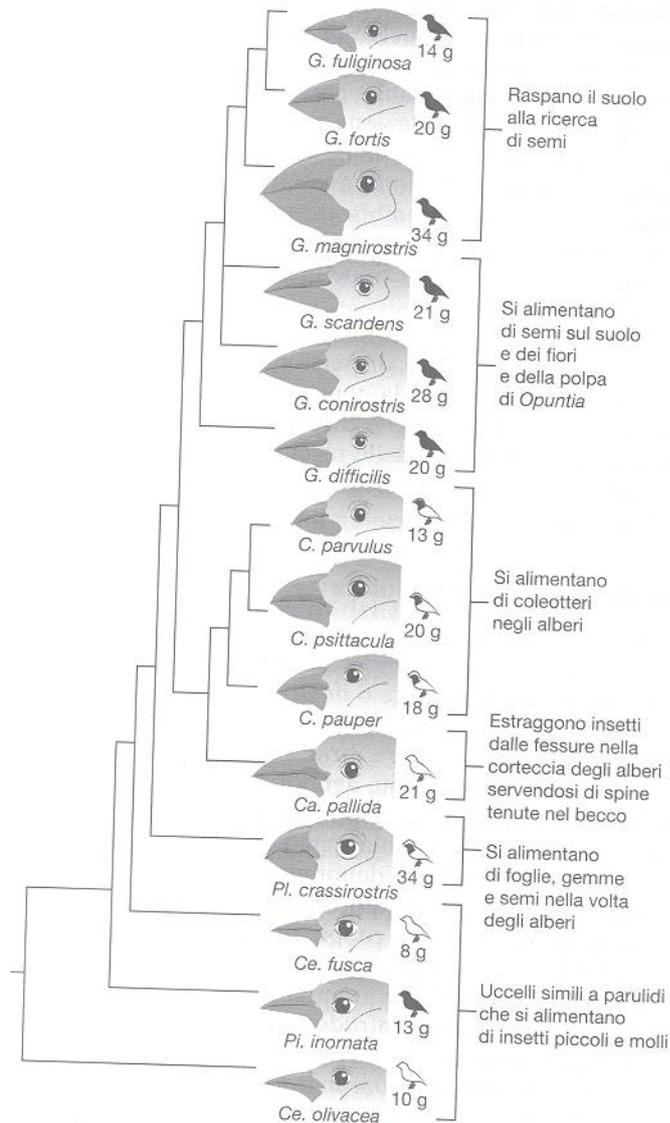


Le spp più antiche vivono sulle isole più antiche, e quando si sono formate nuove isole, alcuni dispersori le hanno raggiunte finendo con l'evolversi in nuove specie

Molte di queste specie sono in corrispondenza con lo stesso ambiente con cui lo sono altre specie su isole diverse

E' dimostrato il potere e l'importanza dell'isolamento abbinato alla selezione naturale nel generare nuove specie (e quindi nuove corrispondenze con l'ambiente)

I fringuelli delle **Isole Galapagos** (1000 km dall'Ecuador):



Petren et al., 1999, sulla base della variabilità del DNA microsatellite:

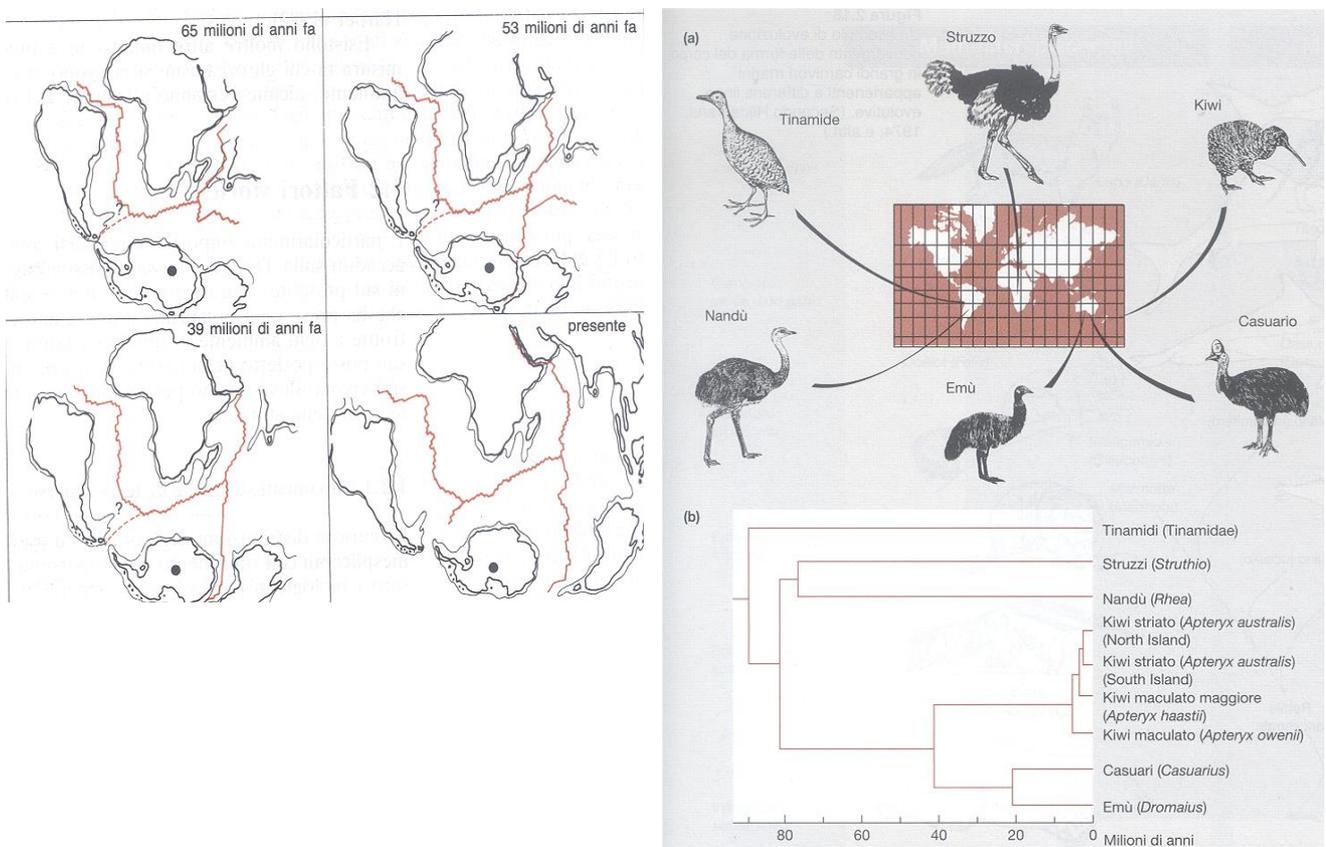
albero genealogico irradiato da un unico tronco (**origine monofiletica**)

precoce separazione di *Certhidea olivacea* (simile ai fondatori che colonizzarono le isole)

Cause storiche: deriva dei continenti ed ecologia dell'evoluzione

Esempio: grandi uccelli inetti al volo.

Prima divergenza tra Tinamidi e gli altri (Ratidi); divergenze successive concordano coi tempi di frantumazione di Gondwana e la successiva deriva dei continenti; la divergenza tra le varie specie di kiwi sembra molto recente (**Diamond, 1983**)

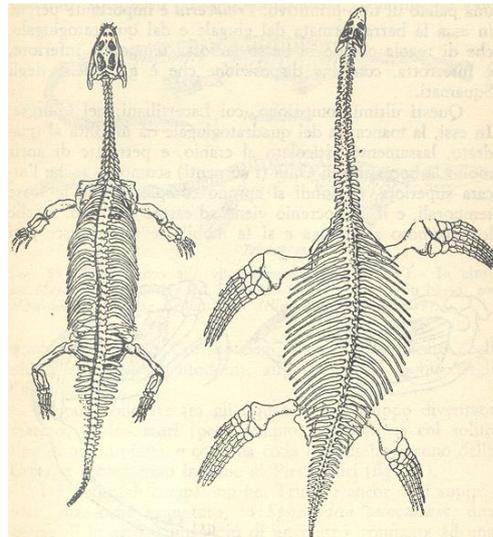
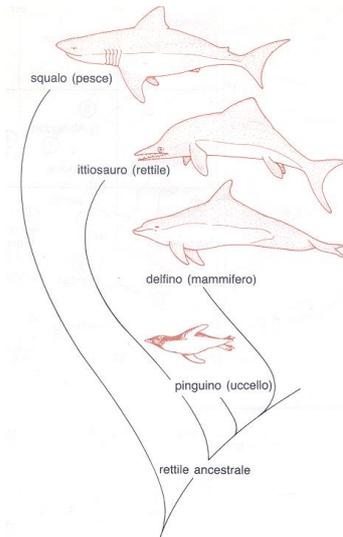


La spiegazione di questo particolare esempio implica l'evoluzione precoce della proprietà dell'inetitudine al volo e soltanto successivamente l'isolamento delle differenti specie tra i continenti emergenti

Evoluzione convergente

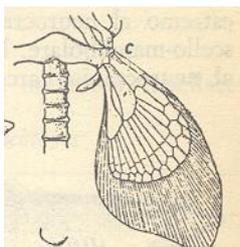
Organismi che si sono evoluti in isolamento l'uno dall'altro (**appartengono a differenti linee filetiche**) e poi hanno subito una convergenza su forme o comportamenti notevolmente simili, che rappresentano **adattamenti a condizioni ecologiche simili**

Ruoli simili vengono svolti da strutture che hanno origini evolutive piuttosto diverse: tali strutture sono **analoghe** (simili nella forma superficiale o nella funzione), ma **non omologhe** (derivate da una struttura equivalente in un progenitore comune)

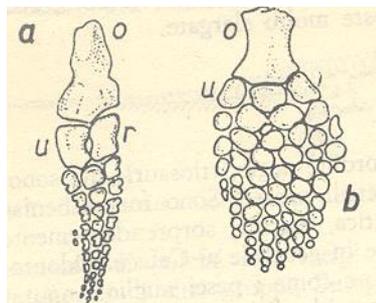


Sauropterigi del Giuras

Fenomeni di convergenza per adattamento al nuoto: nei pesci l'adattamento è **primitivo**, nella altre forme è **secondario**, cioè di Vertebrati Tetrapodi che, ben adattati alla vita terrestre, sono tornati alle acque ed hanno riacquisito la modellatura del corpo idrodinamica e la struttura degli arti pari e della regione caudale a pinna. Ma le differenze restano vistose: es. lo scheletro delle pinne pari di Cetacei e Ittiosauri permette ancora il riconoscimento dell'arto tetrapode



Euselaci (raggi)



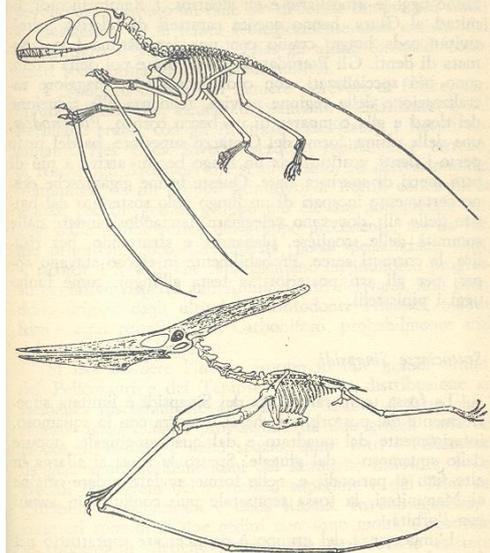
Ittiosauri (iperfalangia)



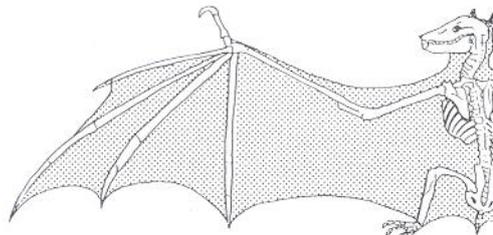
Plesiosauri

Fenomeni di convergenza per adattamento al volo: Uccelli - Rettili - Mammiferi

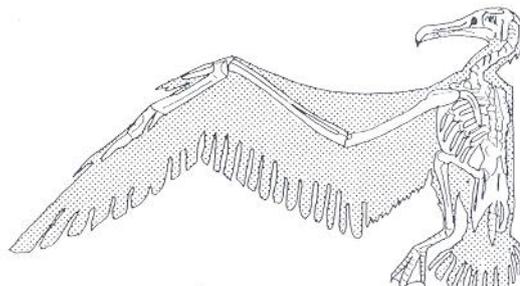
Pterosauri del Giurassico (Ramforicoidi) e Cretaceo (Pterodattili) : allungamento del 4° dito per sostenere il margine anteriore della membrana alare



Chiroterri: ossa metacarpali di 4 dita allungate a sostenere la membrana alare

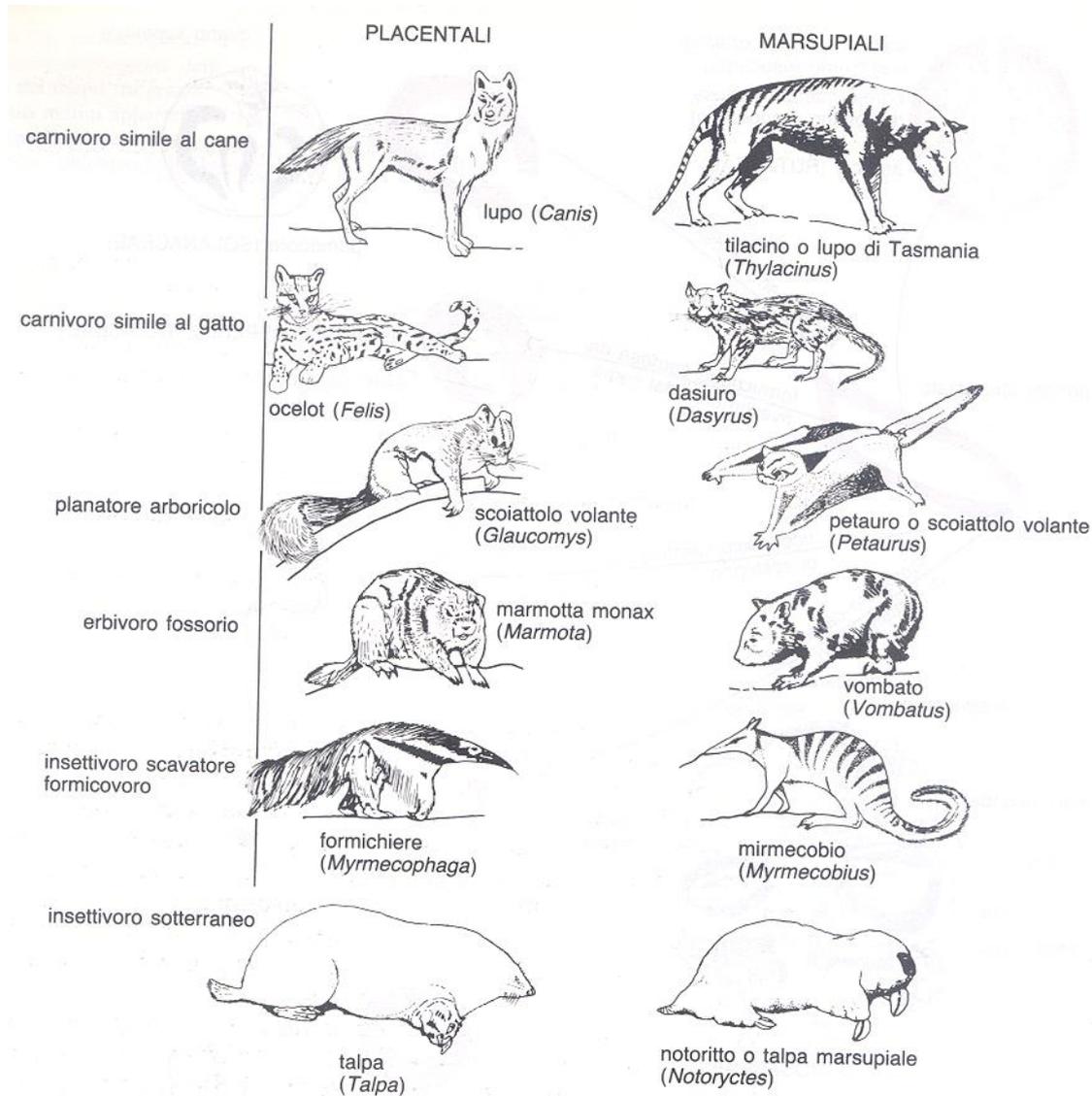


Neorniti: le dita sono rudimentali



Evoluzione parallela

Parallelismi nelle vie evolutive di gruppi con **progenitori in comune** che hanno subito divergenza dando origine allo **stesso pattern di diversità**



Gli ambienti dei placentati e dei marsupiali contenevano nicchie ecologiche in cui il processo evolutivo ha elegantemente **adattato** gli equivalenti ecologici

NOTA: a differenza dell'evoluzione convergente, marsupiali e placentati cominciarono a diversificarsi da una **linea ancestrale comune** ed ereditarono un insieme comune di **potenzialità e vincoli**

CONVERGENZE TRA COMUNITA' E DIVERGENZE AL LORO INTERNO

Un esame dell'evoluzione convergente e dell'evoluzione parallela pone in rilievo che una lista tassonomica delle specie presenti in due aree può dirci veramente poco riguardo alle similarità ecologiche tra queste due aree... Infatti, benchè un particolare tipo di organismo sia spesso caratteristico di una particolare situazione ecologica, quasi sempre esso sarà soltanto una parte di una comunità diversa di forme che variano fortemente l'una rispetto all'altra.

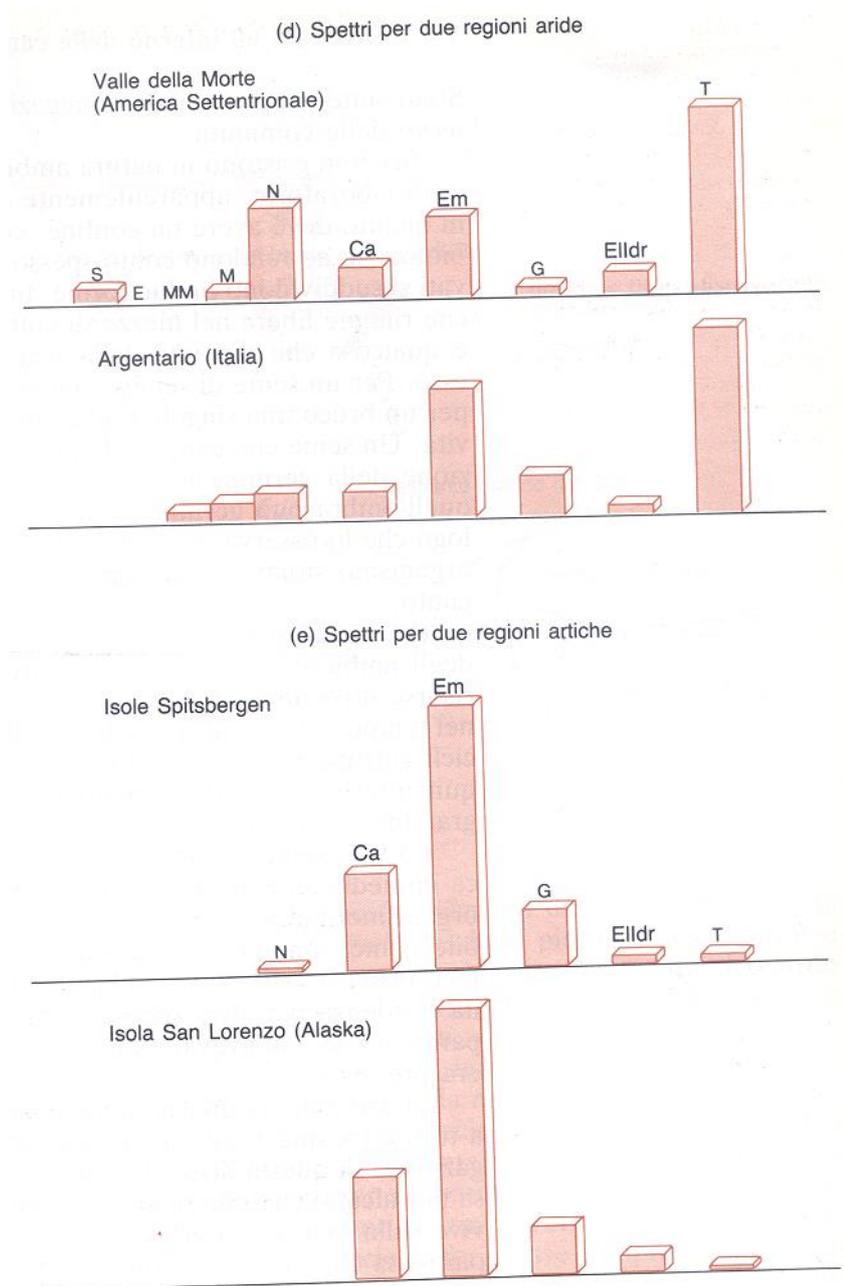
Convergenze tra comunità

Il botanico danese **Raunkiaer (1934)** classificò le piante secondo la modalità in cui i loro meristemi venivano mantenuti e protetti (cioè in maniera indipendente dalla tassonomia e sistematica):

fanerofite	le gemme sopravvivenenti o gli apici dei germogli sono portati su germogli che si protendono nell'aria
	(a) sempreverdi senza rivestimento delle gemme } alte più (b) sempreverdi con rivestimento delle gemme } di 2 m (c) caducifoglie con rivestimento delle gemme } (d) alte meno di 2 m
camefite	le gemme sopravvivenenti o gli apici dei germogli sono portati su germogli molto vicini al terreno
	(a) camefite suffruticose, cioè quelle che portano germogli eretti che ricadono verso la porzione che porta le gemme sopravvivenenti (b) camefite passive con germogli deboli persistenti che strisciano sul o in prossimità del terreno (c) camefite attive che strisciano sul o in prossimità del terreno essendo persistenti e avendo accrescimento a direzione orizzontale (d) piante a cuscinetto
emicriptofite	le gemme sopravvivenenti o gli apici dei germogli sono situati nella superficie del terreno
	(a) protoemimicrofite con germogli aerei che portano foglie normali (normofilli), ma di cui quelle più basse sono sviluppate meno perfettamente (b) piante a rosetta parziale che portano la maggior parte delle loro foglie (e le più grandi) su brevi internodi in prossimità del livello del terreno (c) piante a rosetta che portano tutte le loro foglie normali in una rosetta basale
criptofite	le gemme sopravvivenenti o gli apici dei germogli sono sepolti nel terreno (o sott'acqua)
	(a) geocriptofite o geofite comprendenti forme con (i) rizomi, (ii) bulbi, (iii) tuberi caulinari, (iv) tuberi radicali (b) piante di palude (elofite) (c) piante acquatiche
terofite	piante che portano a termine il loro ciclo biologico da seme a seme e muoiono entro una stagione (questo gruppo comprende anche specie che germinano in autunno e fioriscono e muoiono nella primavera dell'anno seguente)

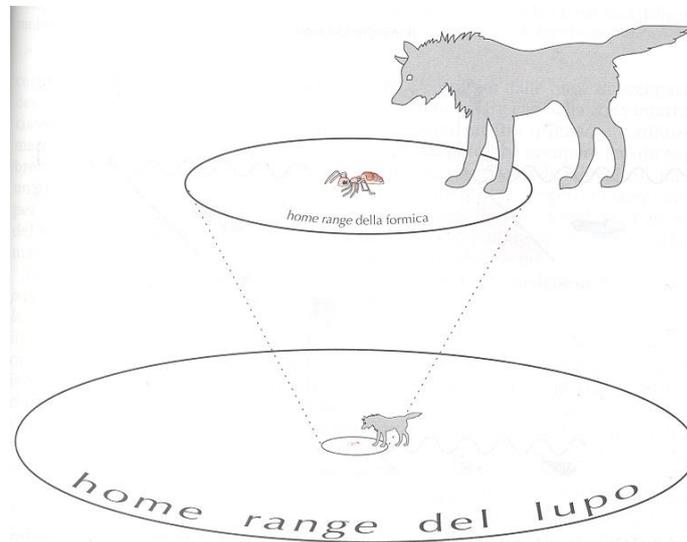
Alcuni esempi degli spettri di Raunkiaer per flore di differenti regioni evidenziano impressionanti similarità tra i tipi di vegetazione:

corrispondenze non solo di organismi con ambienti, ma di interi complessi di comunità

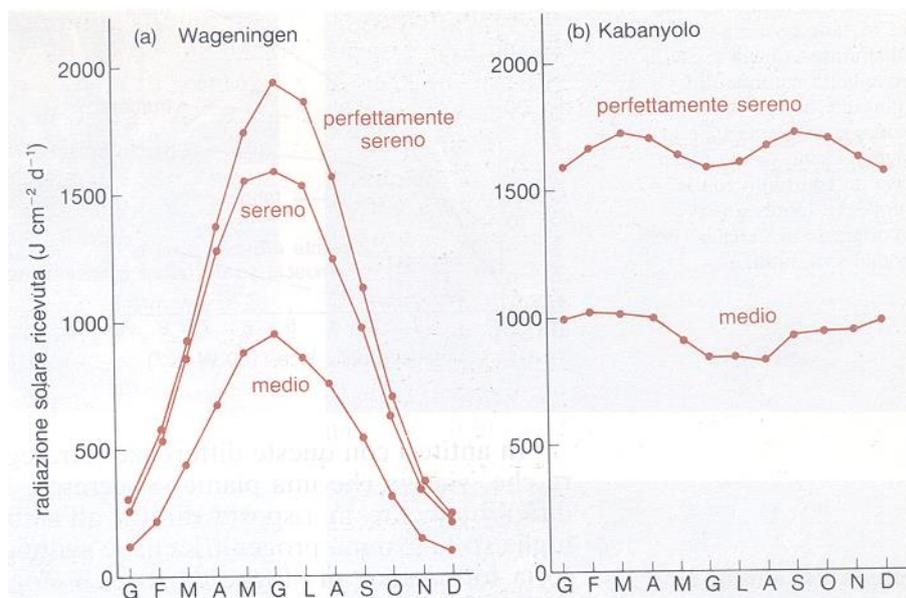


Diversità all'interno della comunità

1. Non esistono in natura ambienti omogenei, e l'**eterogeneità dell'ambiente** dipende dalla **scala dell'organismo** che è esposto ad esso

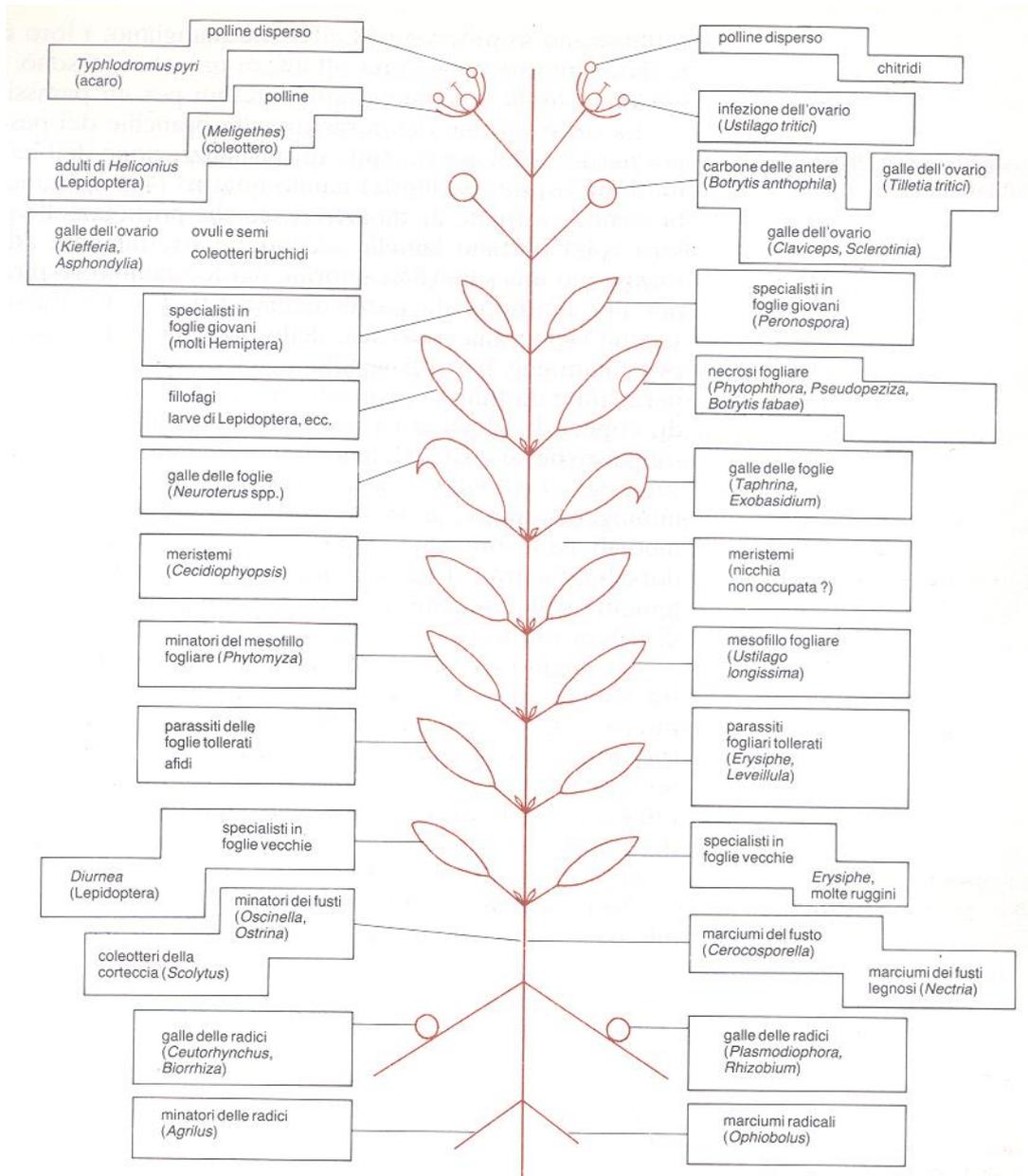


2. Tutti gli ambienti contengono al loro interno **gradienti di condizioni** o di **risorse disponibili**; possono essere gradienti nello **spazio** o nel **tempo**, questi ultimi possono essere **ritmici** (cicli giornalieri, stagionali, ecc), **direzionali** (l'accumulo di un inquinante in un lago), o **irregolari** (incendi, tempeste, ecc)



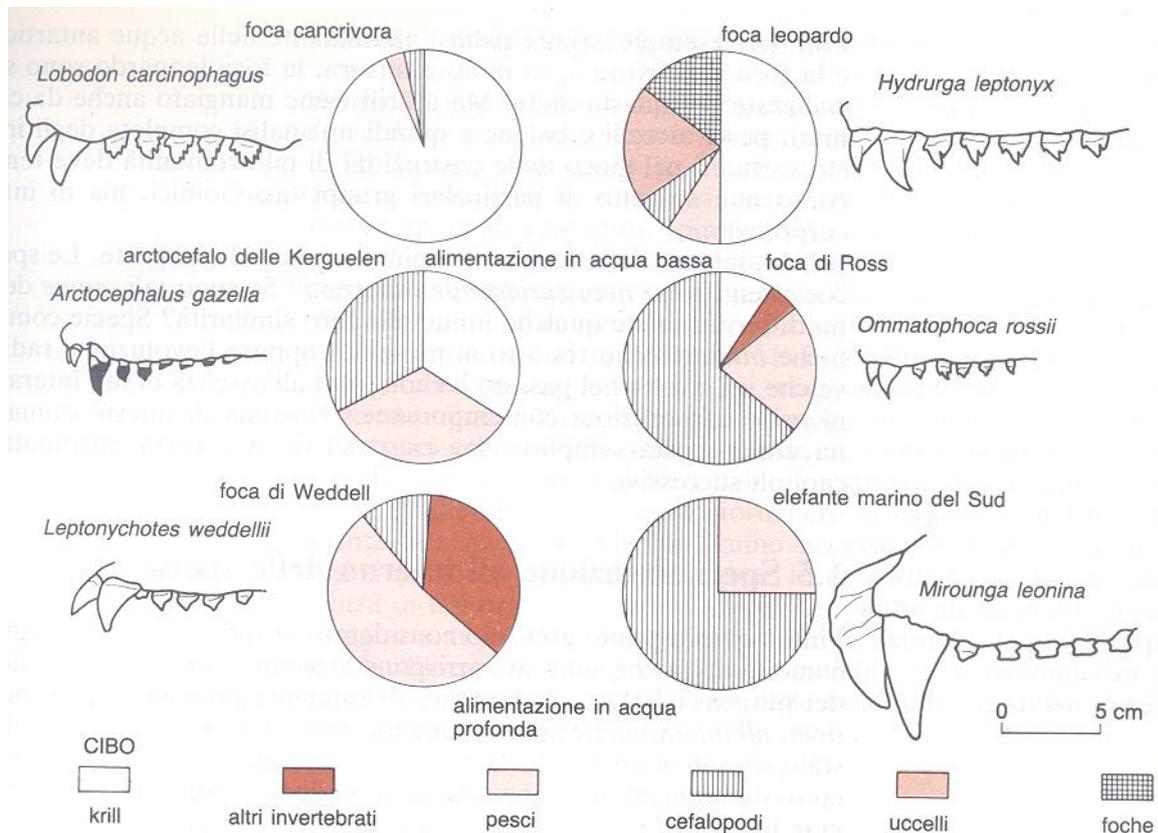
(es quantità totali giornaliere di radiazione solare ricevute nell'anno in Olanda e in Africa Equatoriale)

3. L'**esistenza** di un organismo in un'area la diversifica immediatamente per gli altri organismi (durante la sua vita e dopo la morte)



Una pianta superiore è una serie di nicchie specializzate occupate da funghi patogeni e insetti predatori e parassiti (schemi confrontabili, ma piuttosto diversi, si potrebbero disegnare per i nematodi e i batteri patogeni)

Le foche antartiche illustrano alcune delle differenze che esistono tra le specie che coesistono nella stessa comunità. Le foche ancestrali si evolvono nell'emisfero settentrionale (fossili del Miocene, 25 ML anni fa), ma un gruppo colonizzò le acque antartiche nel Pliocene inferiore (5 ML anni fa) e subì radiazione evolutiva.



Laws, 1984: le differenze di alimentazione (riflesse nelle differenti strutture mascellari) tra le specie di foche antartiche potrebbe determinare la misura in cui esse coesistono in comunità miste

Dove 2 specie hanno diete simili a profondità simili (es elefante marino e foca di Ross), esse sono separate geograficamente, con lievissime sovrapposizioni parziali

CLASSIFICAZIONE DEGLI HABITAT

SOUTHWOOD (1977):

1. nel tempo:

- costante - condizioni restano favorevoli o sfavorevoli indefinitamente
- stagionale - alternanza regolare di periodi favorevoli e sfavorevoli
- imprevedibile - periodi favorevoli di durata variabile sono inframezzati da periodi sfavorevoli altrettanto variabili
- effimero - periodo favorevole di durata prevedibilmente breve seguito da periodo sfavorevole di durata indefinita

2. nello spazio:

- continuo - l'area favorevole è > di quella che l'organismo è in grado di coprire anche usando meccanismi di dispersione specializzati
- eterogeneo (a chiazze) - aree favorevoli e sfavorevoli sono frammiste, ma l'organismo riesce facilmente a disperdersi da un'area favorevole ad un'altra
- isolato - area favorevole ristretta, troppo lontana da altre perché un organismo riesca a disperdersi tra esse, tranne di rado o per caso

SELEZIONE r E SELEZIONE K

MAC ARTHUR & WILSON (1967) - PIANKA (1970):

- individui soggetti a selezione r sono stati favoriti per la loro capacità di riprodursi rapidamente (hanno un alto valore r)
- individui soggetti a selezione K sono stati favoriti per la loro capacità di portare un grande contributo relativo a una popolazione che rimane alla sua capacità portante (K)

Il concetto si basa sull'esistenza di 2 tipi contrastanti di habitat:

- a selezione r (r -selettivi)
- a selezione K (K -selettivi)

Una popolazione soggetta a selezione K vive in un habitat costante o prevedibilmente stagionale nel tempo:

- è soggetta in piccolissima misura alle fluttuazioni casuali dell'ambiente
- si stabilisce pop affollata di ammontare piuttosto costante
- intensa competizione tra gli adulti, i cui risultati determinano i tassi di sopravvivenza e di fecondità
- intensa competizione tra i piccoli, poche possibilità di insediarsi come adulti riproduttivi
- pop vive in un habitat in cui sono vantaggiose sia le dimensioni degli individui che le quelle della prole

I caratteri previsti degli individui soggetti a selezione K saranno:

- dimensioni + grandi
- riproduzione ritardata
- iteroparità (riproduzione + estesa)
- una + bassa allocazione riproduttiva
- prole + grande (e perciò - numerosa)
- + cure parentali

Gli individui investiranno:

- in una $>$ sopravvivenza (rispetto a una $>$ riproduzione)
- ma, a causa dell'intensa competizione, molti di essi avranno vita molto breve

Una popolazione soggetta alla selezione r vive in un habitat che è imprevedibile nel tempo oppure effimero:

- pop soggetta a periodi benigni di rapido accrescimento demografico, libera dalla competizione (quando l'ambiente, nelle sue fluttuazioni, entra in un periodo favorevole; o appena è stato colonizzato un sito effimero)
- periodi benigni framezzati con periodi maligni di mortalità inevitabile (fase sfavorevole imprevedibile; sito effimero sfruttato completamente e scompare)
- tassi di mortalità di adulti e giovani sono altamente variabili e imprevedibili
- tassi indipendenti dalla densità della popolazione e dalle dimensioni dell'individuo interessato

I caratteri previsti da individui soggetti a selezione r saranno:

- dimensioni + piccole
- maturità + precoce
- semelparità
- > allocazione riproduttiva
- prole + piccola (e perciò + numerosa)

Gli individui investiranno:

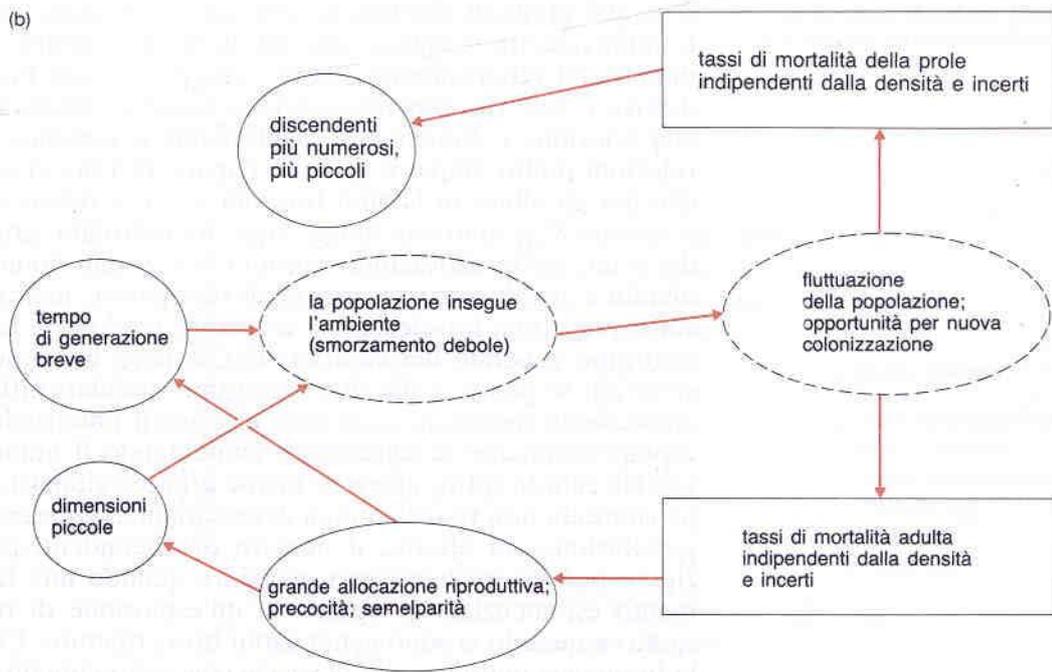
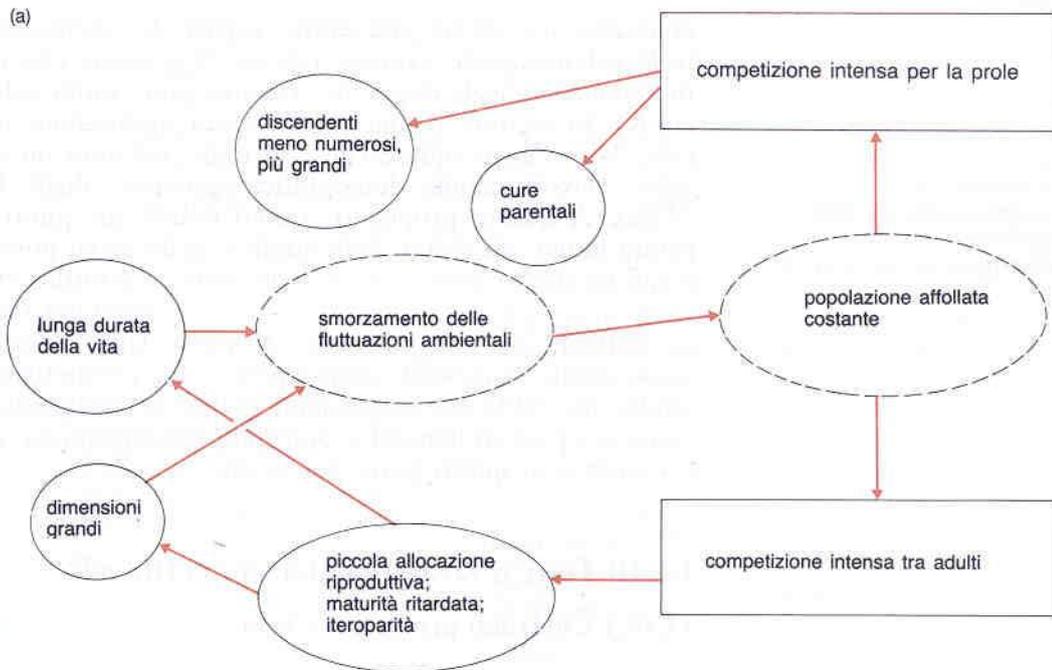
- poco nella sopravvivenza
- che comunque varierà notevolmente, dipendendo dall'ambiente imprevedibile in cui si trovano

Il concetto r/K immagina 2 tipi contrastanti di individuo (o popolazione, o specie) e prevede:

- associazione di individui di tipo r con ambienti in cui agisce la selezione r
- associazione di individui di tipo K con ambienti in cui agisce la selezione K

MAC ARTHUR & WILSON su specie che colonizzavano rapidamente isole "vuote" (specie r) e specie che erano in grado di mantenersi su isole dopo che vi erano giunti molti colonizzatori (specie K)

HORN (1978): catene di causa ed effetto che presumibilmente originano (a) individui soggetti a selezione K in ambienti in cui agisce selezione K e (b) individui a selezione r in ambienti in cui agisce la selezione r (ovale continuo: caratteri del ciclo biologico; ovale tratteggiato: attributi della popolazione; rettangolo: fattori di mortalità)



DATI A SOSTEGNO DEL CONCETTO r/K: CONFRONTI GENERALI FRA TAXA

Es: vertebrati superiori (soggetti a selezione K)

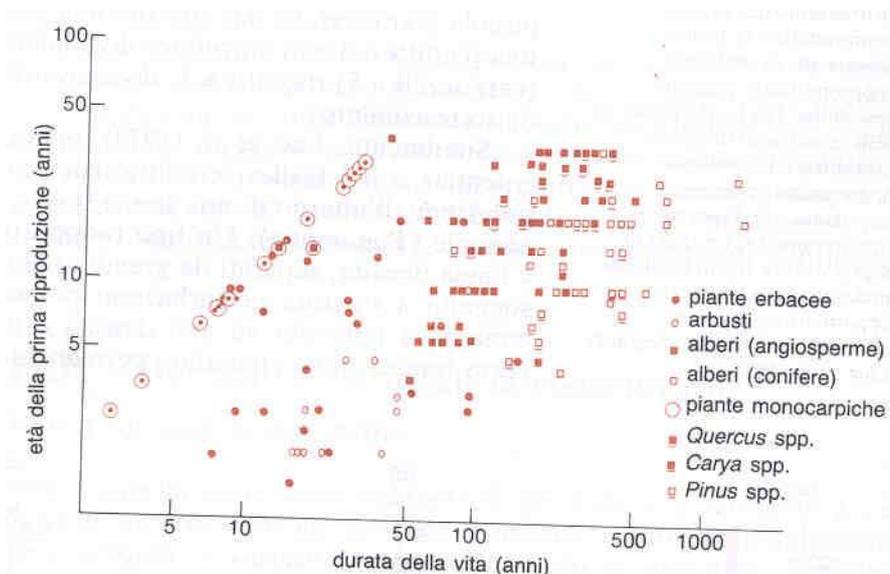
- dimensioni grandi
- vita lunga
- produzione riproduttiva bassa
- alto grado di regolazione omeostatica

Es: insetti (soggetti a selezione r)

- dimensioni piccole
- vita breve
- alta produzione riproduttiva

Similmente per alberi in habitat forestale:

- vita lunga
- maturità ritardata
- grandi dimensioni dei semi
- bassa allocazione riproduttiva
- grandi dimensioni degli individui
- iteroparità



VALUTAZIONE DEL CONCETTO r/K

STEARNS (1977) su 35 studi: 18 si conformavano allo schema, ma 17 no...

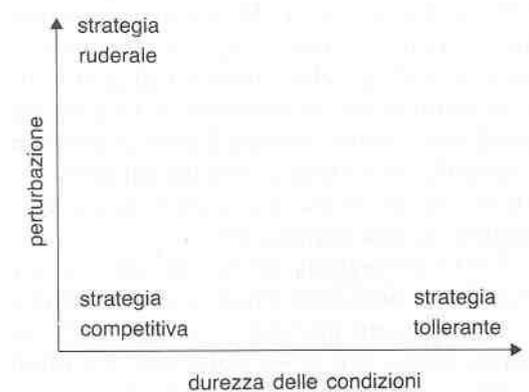
ALTERNATIVE AL CONCETTO r/K

Nonostante la descrizione consueta di habitat K, TUTTI gli ambienti fluttuano e TUTTE le popolazioni sono soggette a variazioni casuali del tasso di mortalità...

Classificazione di GRIME (1979): gli habitat sono considerati variabili

- nel livello di perturbazione (erbivori, patogeni, calpestio, disastri, ecc)
- nel livello di risorse (luce, acqua, sostanza minerali, ecc)

- perturbazione rara / risorse abbondanti \Leftarrow **strategia competitiva**
- perturbazione rara / risorse scarse \Leftarrow **strategia tollerante**
- perturbazione elevata / risorse abbondanti \Leftarrow **strategia ruderale**



- organismi ruderali e habitat perturbati \Leftarrow organismi e habitat tipo r
- organismi competitivi e habitat poco perturbati \Leftarrow organismi e habitat tipo K

Classificazione di GRIME evidenzia che esistono organismi che vivono in habitat prevedibili, ma prevedibilmente ostili (deserti aridi, habitat polari e infertili...)

I cicli biogeochimici

In un ecosistema l'energia segue un flusso unidirezionale, ma diverse sostanze (carbonio, azoto, fosforo, zolfo, ecc.) seguono un ciclo che attraversa il sistema.

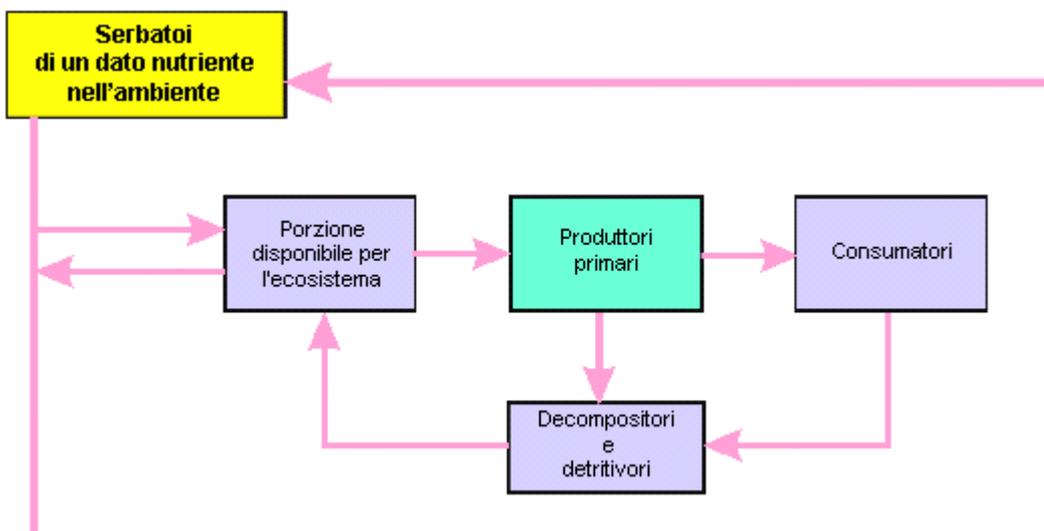
Attraverso le fasi caratterizzanti i **cicli biogeochimici** si assiste alla liberazione di elementi indispensabili per lo svolgimento dei processi vitali degli organismi

I movimenti di questi elementi (e di H₂O) vengono definiti cicli biogeochimici perché in grado di coinvolgere componenti geologiche e biologiche di un ecosistema.

La **componente geologica** è costituita dall'atmosfera, la crosta solida del pianeta e dalle masse d'acqua, che da sole rappresentano i tre quarti della superficie terrestre.

La **componente biologica** è rappresentata dall'attività svolta dagli organismi produttori, consumatori, e decompositori.

Partendo da residui organici il rilascio avviene prima attraverso meccanismi di decomposizione in forma solubile della matrice di partenza e successivamente in forma inorganica; in una seconda fase questo materiale inorganico viene tramutato in composti che possono essere assorbiti dalle piante e riorganizzati attraverso la fotosintesi.



Ogni elemento, o composto, può essere trasferito direttamente da un organismo all'altro, oppure entrare a far parte di sedimenti e depositi nella litosfera e rimanervi per tempi anche lunghissimi prima di ritornare in circolo

Il ciclo del carbonio

La concentrazione di anidride carbonica rappresenta, in volume, una piccolissima quantità dell'acqua di mare (0.6%) ed ancor più piccola dell'atmosfera (0.03%).

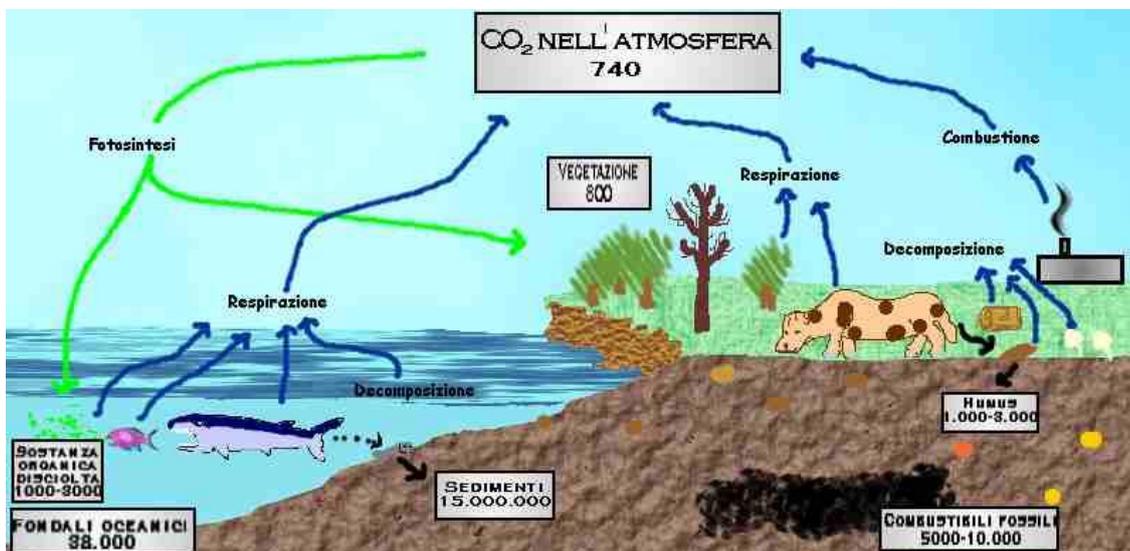
Nonostante ciò rimane comunque una molecola di estrema importanza in quanto, a differenza di molti altri componenti, assorbe calore dai raggi solari.

Nell'ultimo secolo la concentrazione di anidride carbonica è andata aumentando, soprattutto a causa dell'uso dei combustibili fossili, emanazioni vulcaniche, ecc. questa situazione provocherà un incremento delle temperature medie sulla Terra.

Si prevede un aumento di 2 °C per l'anno 2040 e un aumento di 5 °C per il 2100. Gli effetti di tale situazione sugli ecosistemi non è facilmente prevedibile.

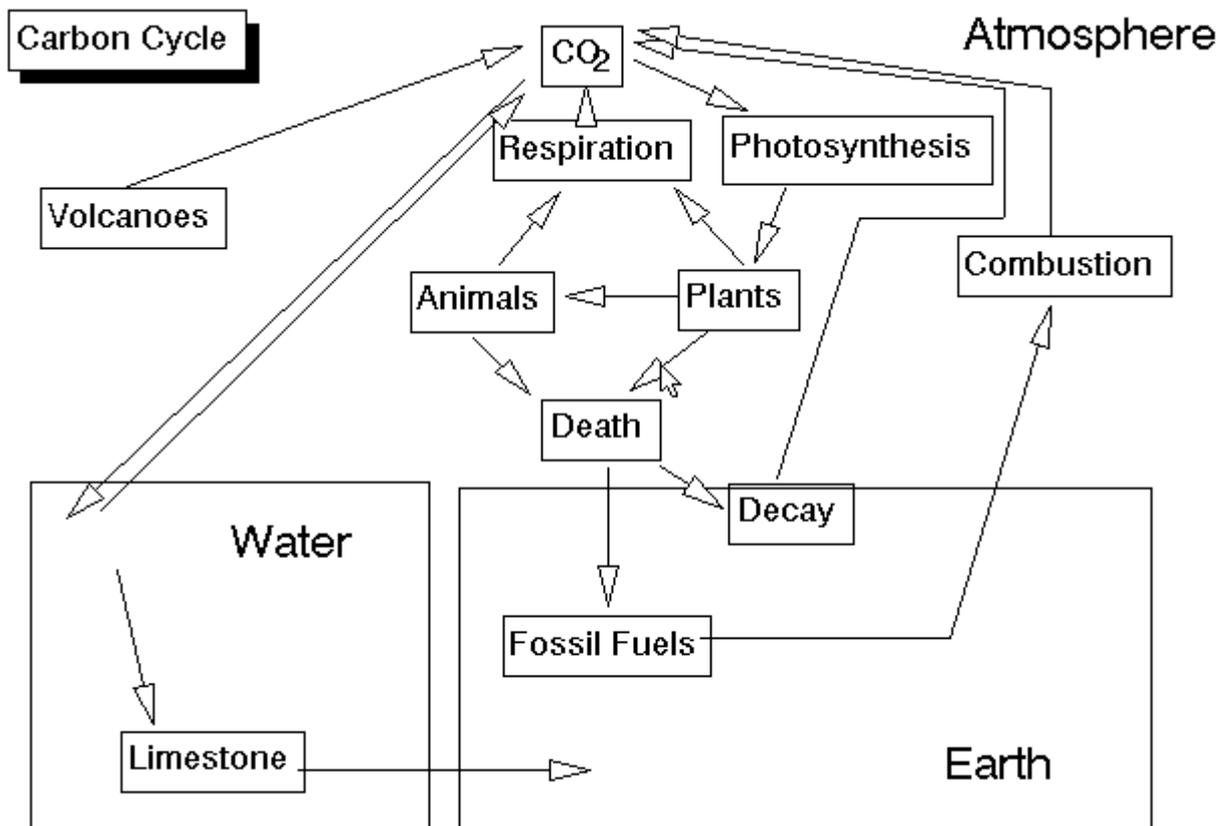
In alcune aree del mondo, ci saranno stagioni di accrescimento più lunghe, maggiori precipitazioni e, congiuntamente ai maggiori livelli di anidride carbonica disponibile per le piante, una maggiore produttività agricola.

In altre parti del pianeta, tuttavia, si pensa che le precipitazioni saranno invece minori, diminuirà la produttività agricola e, nelle aree già aride, si accentuerà il processo di desertificazione.



Le frecce indicano il movimento degli atomi di carbonio. I numeri sono stime delle quantità di carbonio espresse in **miliardi di tonnellate**.

La quantità di carbonio nell'atmosfera sta aumentando di tre miliardi di tonnellate l'anno



Processo respiratorio: le sostanze organiche vengono ossidate fino a dare acqua ed anidride carbonica

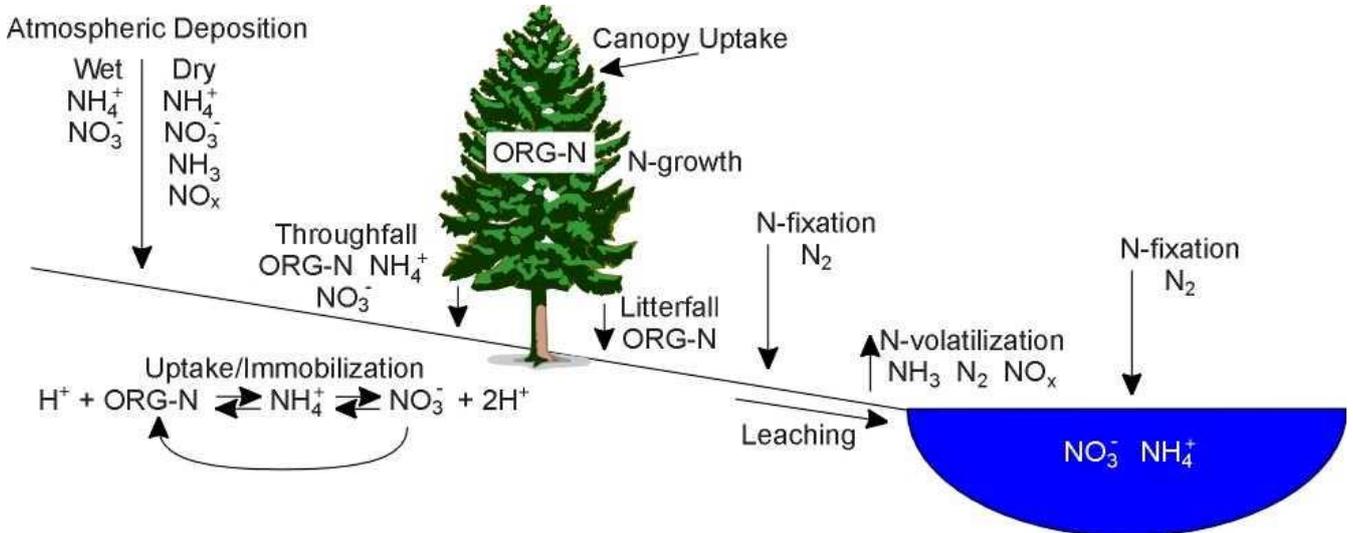
Processi fermentativi: svolti da microrganismi eterotrofi anaerobi (**Clostridium pasteurianum**, **Bacterium amylobacter**, ecc.) che generano anidride carbonica. Anche la fermentazione metanica, classica dei biotopi paludosi e delle torbiere, porta alla formazione di prodotti finali quali l'acido butirrico, idrogeno ed anidride carbonica.

Grazie a tutte queste attività produttive viene rimessa in circolazione, sotto forma inorganica, una immensa quantità di carbonio, contribuendo alla chiusura del ciclo: diversamente, la concentrazione di CO_2 diverrebbe in poco tempo troppo bassa per permettere la vita.

Di tutta la CO_2 che volge allo stato gassoso, soltanto una piccola parte raggiunge l'atmosfera, gran parte viene fissata dalle basi presenti nel suolo come carbonato, in parte sciolto nell'acqua del suolo, assumendo grande importanza per la nutrizione delle piante ed in parte impiegata nei processi foto o chemosintetici.

Il Ciclo dell'azoto

Dalle matrici organiche quali parti di piante, animali morti, letame, ecc. vengono liberate notevoli quantità di azoto organico nel suolo (proteine, acidi nucleici, amminoacidi, ecc.), che non possono essere assimilate dalle piante in quanto è necessaria la loro mineralizzazione da parte di batteri e funghi.



Le **tre fasi principali** di questo ciclo sono l'**ammonificazione**, la **nitrificazione** e l'**assimilazione**.

I microrganismi responsabili della degradazione di molecole organiche azotate favoriscono la liberazione dell'azoto sotto forma ammoniacale.

Questo processo, che viene detto **ammonificazione**, genera sali ammoniacali, in parte immediatamente assorbiti ed utilizzati dalle piante, in parte ossidati a nitriti e successivamente a nitrati (**nitrificazione**).

I nitriti hanno azione fitotossica per le piante superiori ma di rado si accumulano; viceversa i nitrati rappresentano la forma azotata attraverso la quale la maggior parte dell'azoto passa dal terreno all'apparato radicale.

A seguito della penetrazione dei nitrati nelle cellule vegetali si assiste ad una riduzione dell'azoto a ioni ammoniacali. In questo caso, a differenza della nitrificazione, il processo detto di **assimilazione** richiede energia per la sintesi di amminoacidi ed altri composti organici indispensabili all'organismo vegetale.

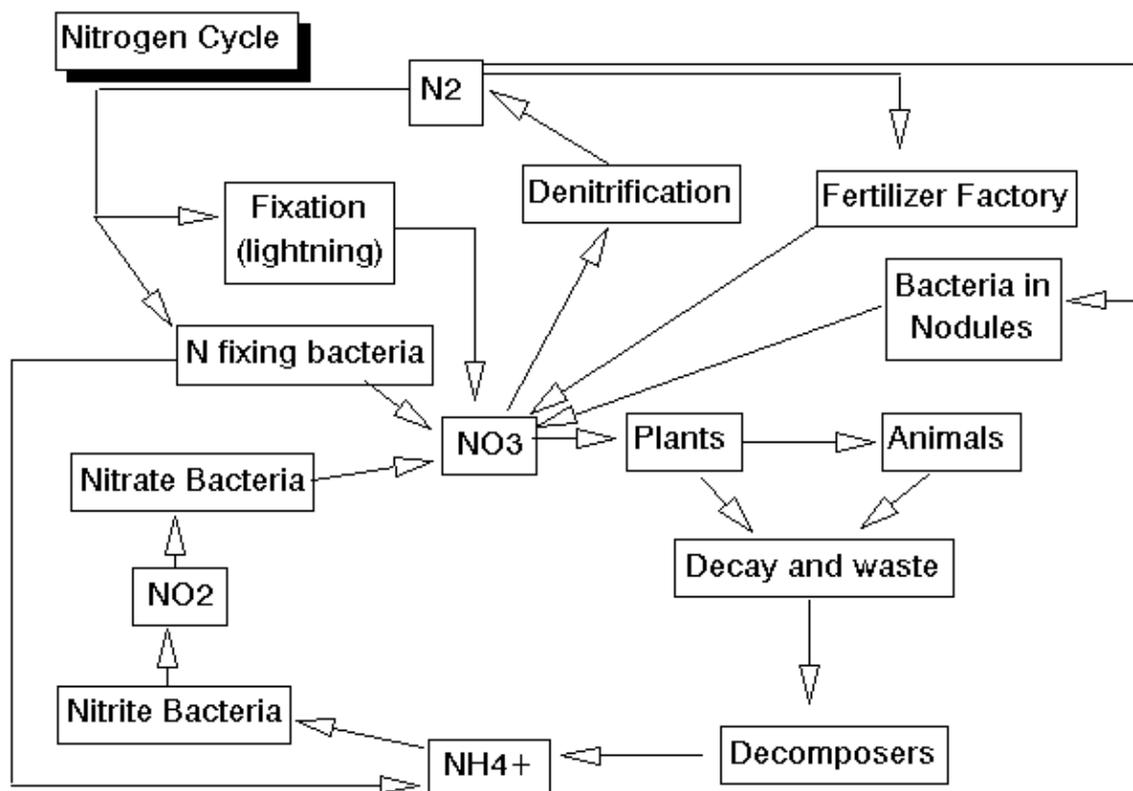
Il ciclo dell'azoto anche se dotato di estrema completezza e meccanismi di autoregolazione si caratterizza per la continua perdita di nitrati dal suolo (esempio per lisciviazione, incendi, erosioni, ecc.).

L'azoto può venire sottratto dall'attività di batteri del suolo che utilizzano sali nitrici o ammoniacali dopo averli ridotti a nitriti ed ammoniaca. Questo processo (**denitrificazione**) avviene nei terreni poco areati.

L'equilibrio del ciclo viene garantito dall'attività di alcuni batteri **azotofissatori**, liberi o simbiotici, in grado di fissare l'azoto elementare presente nell'atmosfera (il 78% dei gas atmosferici). Tre categorie di azotofissatori:

- 1) batteri tipo **Rhizobium** che vivono in un rapporto di simbiosi con Leguminose o altre piante superiori (formazione di tubercoli radicali e fissazione dell'azoto atmosferico);
- 2) batteri anaerobici liberi quali il **Clostridium pasteurianum** e il **Bacterium amylobacter** che attraverso la fermentazione butirrica producono l'energia necessaria per fissare l'azoto;
- 3) batteri liberi aerobici quale l'**Azotobacter** che svolgono la fissazione dell'azoto in condizioni ossidative.

Una piccola parte dell'azoto utilizzato dagli autotrofi non ha origine biologica. Attraverso le piogge vengono apportati al terreno, direttamente dall'atmosfera, diversi composti minerali azotati ed anche l'ossido di azoto (che nel terreno assume forma nitrica) prodotto dalle scariche elettriche.



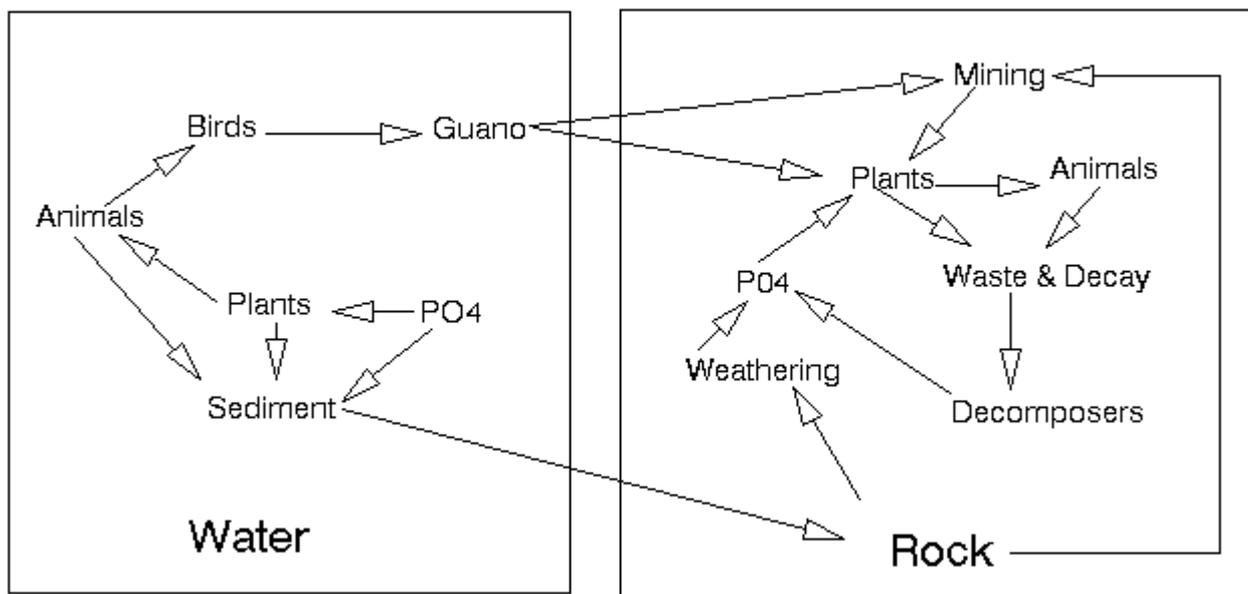
Ciclo del fosforo

Il fosforo rappresenta un elemento fondamentale per la maggior parte delle trasformazioni energetiche che si svolgono negli organismi viventi. Il ciclo biochimico di questo elemento si distingue per la presenza di forme **poco solubili in acqua**, quali i complessi ferro — fosfatici e il fosfato di calcio. La solubilizzazione avviene generalmente ad opera dei microrganismi del suolo che utilizzano il fosforo convertendolo nella forma organica. Sotto questa forma si assiste all'assorbimento da parte degli organismi autotrofi oppure ad un ritorno alla forma inorganica.

La rigenerazione naturale del fosforo non è sufficiente a garantire l'equilibrio tra perdite ed acquisizioni. Il ciclo del fosforo è soggetto a perdite continue per lisciviazione. Un grosso contributo alla reintroduzione di fosforo nel ciclo viene fornito dai volatili produttori di guano.

Una scarsa disponibilità di fosforo, nel rispetto della legge del minimo o di Liebig (l'assenza di un elemento nutritivo "limitante" non può essere sostituita da nessun altro, di conseguenza l'utilizzazione di tutti gli elementi dipende dalla quantità dell'elemento meno disponibile), potrebbe in casi estremi portare ad una limitazione della vita sul pianeta Terra.

Phosphorus Cycle

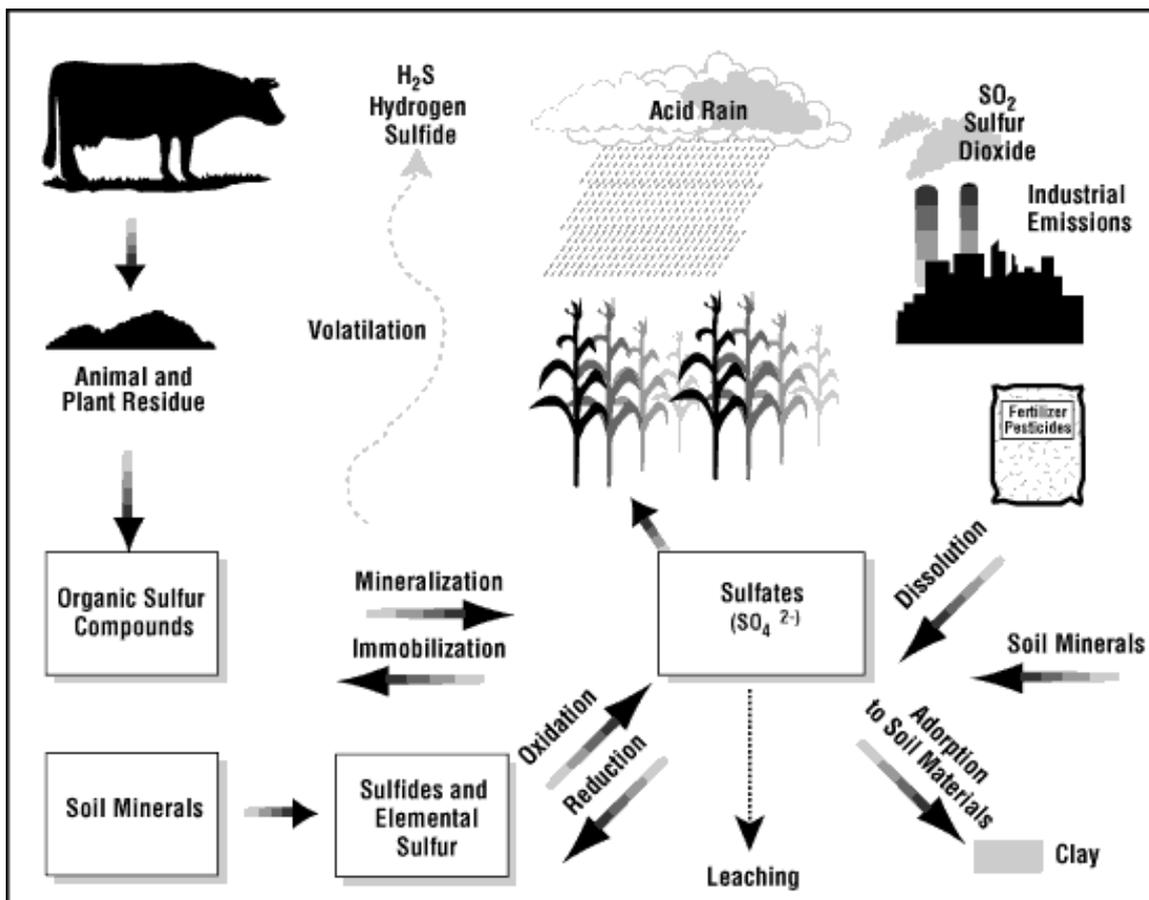


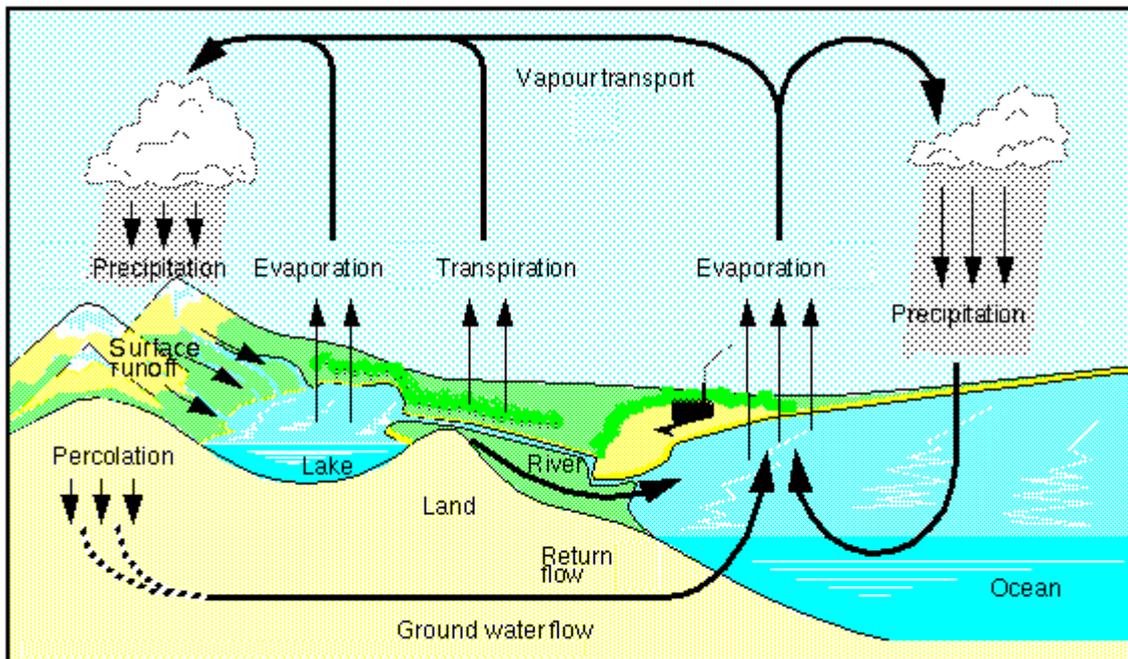
Ciclo dello zolfo.

Nel regno animale si trova prevalentemente sotto forma proteica mentre in quello vegetale la forma più diffusa è quella di solfato in quanto prontamente utilizzabile. Nei vegetali lo zolfo viene gradualmente ridotto fino ad essere incorporato negli amminoacidi. Lo zolfo organico presente nelle spoglie degli animali e vegetali morti viene degradato ad opera di microrganismi eterotrofi. L'idrogeno solforato che si origina da tali processi viene a sua volta sottoposto all'azione dei Solfobatteri che lo ritrasformano parzialmente in solfato.

Tra i microrganismi in grado di ossidare i composti dello zolfo ricordiamo: **Thiobacillus** che portano sino alla formazione di acido solforico; **Chromatium**, e altri microrganismi eterotrofi (funghi ed attinomiceti) portano alla sintesi di biosolfati e politionati.

In ambiente anaerobico ed in presenza di un donatore di idrogeno (torbiere, paludi, ecc.) alcuni microrganismi, come il **Desulfovibrio**, operano la riduzione prevalente dei solfati ma anche dei tiosolfati e solfiti.





Courtesy Erich Roeckner, Max Planck Institute for Meteorology

Ciclo globale dell'acqua

Contenuto di H₂O sul pianeta (espresso in geogrammi= 10^{20} g):

Oceani = 13800

Atmosfera = 0.13

Acque interne = 0.25

Calotte polari = 167

Litosfera = 250000

Acque sotterranee circolanti = 2.5

La quantità di H₂O che evapora dal mare è **maggiore** di quella che vi ritorna attraverso le precipitazioni atmosferiche, mentre per la terra vale il contrario.

Per le terre emerse, su scala planetaria:

piovosità annua: 1.0 geogrammo

uscita (fiumi): 0.2 geogrammi

differenza = 0.8 geogrammi, che rappresenta la ricarica annuale delle acque sotterranee

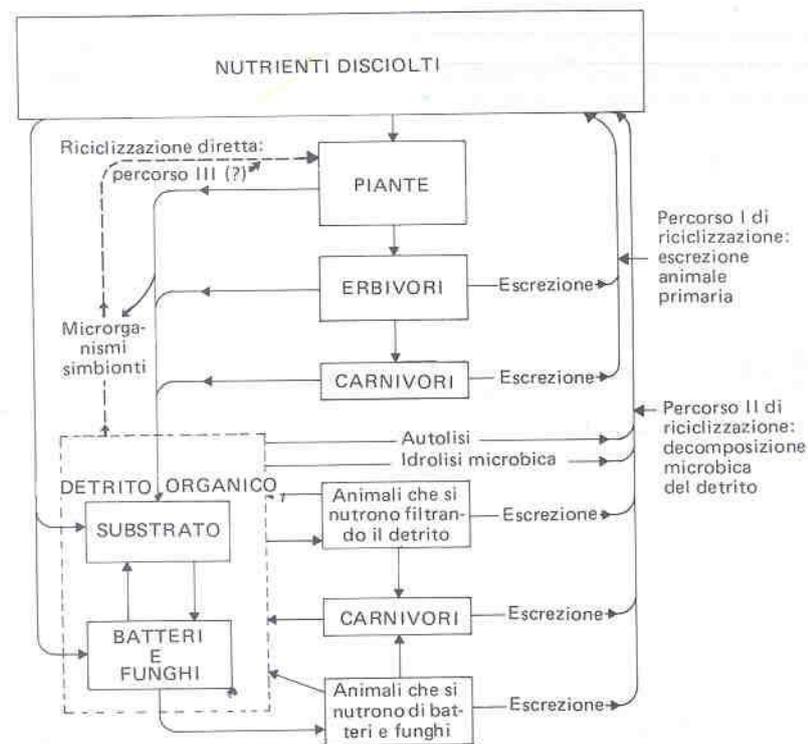
L'attività antropica tende ad aumentare l'uscita (consumo umano) e a ridurre la percolazione attraverso il terreno (cementificazione del territorio, di sponde e alvei)

L'acqua deve tornare nella falda acquifera, anziché essere immagazzinata es in bacini artificiali dove l'evaporazione è elevata!!

Percorsi di riciclaggio

Nelle catene alimentari si riconoscono 2 percorsi principali di riciclaggio o rigenerazione delle sostanze nutritive:

1. ritorno per mezzo dell'escrezione animale primaria
2. ritorno per mezzo della decomposizione batterica del detrito



In ogni ecosistema sono presenti entrambe le vie, ma

- (1) è predominante nel plancton e nelle comunità in cui il flusso maggiore di energia deriva da catene alimentari di pascolo
- (2) predomina nelle praterie, nelle foreste temperate e nelle comunità dove il flusso maggiore di energia è quello della catena alimentare del detrito

Cicli nutritivi ai tropici

Differenti caratteristiche rispetto le zone temperate

Una foresta boreale ed una foresta tropicale contengono circa la stessa quantità di carbonio organico (250 tonn/ettaro), ma:

- Boreale: oltre il 50% si trova nel terreno e nella lettiera
- Tropicale: oltre il 75% si trova nella biomassa

Differenti risultati se si abbatte la foresta per dare spazio all'agricoltura...:

ai tropici si avrà una agricoltura "di transito" (non c'è ciclizzazione dei nutrienti)

NICCHIA

Ogni sp ha la sua nicchia, una posizione unica in una rete trofica o un ecosistema, o una funzione unica nella vita, o un unico set di risorse o fattori necessari per la sopravvivenza.

Nicchia come funzione di comunità (ELTON): nicchia di classe I

"... la nicchia del tasso nel bosco di Oxford era il suo ruolo nel funzionamento della comunità ... come un agricoltore o un idraulico avevano una nicchia nella comunità del villaggio ..."

La nicchia è la posizione nell'ambiente biotico, il rapporto con il cibo e i nemici

Seguiamo la definizione di Elton quando diciamo

"... la nicchia dell'uccello impollinatore è occupata dai colibrì in Sudamerica ma dai nectariniidae in Africa..."

"...la nicchia dei carnivori superiori occupata dall'Allosaurus in un ecosistema di pianura del Giurassico è occupata dalle tigri nell'India moderna..."

EQUIVALENTI ECOLOGICI occupano nicchie comparabili in ecosistemi di differenti luoghi

Nicchia nella definizione di specie (GRINNEL): nicchia di classe II

"... la nicchia è la proprietà di una popolazione di una certa specie..."

La nicchia è un set specifico di capacità di estrarre risorse, di sopravvivere al pericolo, di competere, unito ad un corrispondente set di bisogni

In questa definizione la nicchia continua a definire le funzioni di animali, ma la funzione è così rigorosamente vincolata che solo individui di una singola sp possono occuparla.

Nei prati i comuni consumatori di vermi sono i tordi, *Turdus migratorius*. Applichiamo i concetti di nicchia eltoniana e nicchia di specie:

1. Il tordo svolge un ruolo nella comunità come estrattore di vermi e cibo per falchi
2. Il tordo estrae vermi ed evita falchi come parte di un programma rivolto ad incrementare i tordi nella generazione successiva

Solo individui di *Turdus migratorius* possono occupare la nicchia di classe II di questa specie, mentre la nicchia di classe I può essere occupata anche da *Turdus merula* e *Turdus ericetorum*, entrambi estraggono vermi e cercano di sfuggire ai falchi...

Nicchia come qualità dell'ambiente (HUTCHINSON): nicchia di classe III

"... se la nicchia è una proprietà di una sp, essa deve tuttavia essere occupata in un ambiente idoneo ..."

Descrivere una nicchia come il pacchetto di risorse necessario all'animale offre la migliore misura e descrizione quantitativa delle nicchie...

Una nicchia è un ipervolume multidimensionale di assi di risorse

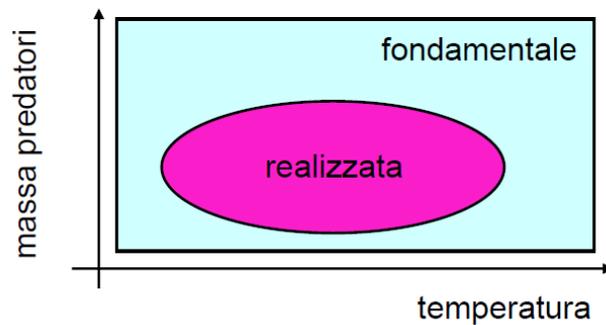
Ogni variabile che influenza una particolare sp può essere immaginata lineare, nel qual caso 2 assi di risorsa possono essere espressi come x e y su un diagramma bidimensionale; quando viene aggiunta una terza variabile allora è necessaria una rappresentazione tridimensionale per tracciare i contorni della nicchia che appare come un volume; quando sono incluse più di 3 dimensioni, lo spazio teorico risultante non può più essere disegnato, ma potrà essere descritto matematicamente come un ipervolume:

$$x', x'', x''', \dots x^n$$

dove x' ... sono assi di nicchia.

Se una popolazione di una specie vive in assenza di competitori o di altri organismi che interferiscono con essa, allora la dimensione della nicchia dovrebbe essere stabilita solo dalle esigenze fisiche e trofiche. HUTCHINSON (1958) la chiamò NICCHIA FONDAMENTALE della specie. Ma siccome ovunque le risorse sono condivise con altre specie, l'ipervolume di nicchia si restringe, e questa nicchia più stretta fu denominata NICCHIA REALIZZATA della popolazione.

Nicchia fondamentale e Nicchia realizzata



- La **nicchia fondamentale** è la nicchia massima teorica occupata da una popolazione in condizioni ideali, cioè in assenza di competizione (senza predatori) e con risorse non limitanti.
- La **nicchia realizzata** è invece quella realmente occupata da una popolazione e la cui ampiezza è minore a causa della competizione interspecifica.

La Diversità Biologica

Dalla Conferenza di Rio (1992) su Ambiente e Sviluppo Sostenibile:

"...The variability among living organisms from all sources cluding, inter alia, terrestrial, marine and other aquatic ecosystems and ecological complexes of which they are part; this includes diversity within species and of ecosystems..."

Livelli di studio

- 1) **Diversità genetica:** variazione del pool genico tra individui di una popolazione e tra popolazioni
 - differenti popolazioni tendono a divergere geneticamente a causa di:
 - a) limitato scambio genico
 - b) selezione naturale
 - c) deriva genetica
 - d) accumulo di mutazioni neutrali
 - maggiore è la diversità genetica di una popolazione, maggiori sono le possibilità che alcuni suoi individui possiedano il corredo necessario per sopravvivere a variazioni ambientali ed a trasmettere i propri geni alla generazione successiva
 - su scala di tempo evolutiva (molte generazioni), la diversità genetica è maggiore in popolazioni di ambienti instabili, stressati (Nevo et al., 1984)
 - su scala di tempo ecologica (poche generazioni) lo stress ambientale riduce la diversità genetica della popolazioni

- 2) **Diversità specifica:** variazione del pool di specie in un habitat, area, regione
 - > diversità sulla terraferma che nel mare (ma solo i Coleotteri sono almeno 350.000), anche se Grasse & Maciolek (1992) stimano in 10 milioni le spp non descritte nelle faune abissali...
 - 4500 spp fitoplancton vs 250 mila spp angiosperme terrestri
 - diversità bentonica è > di quella pelagica
 - dominio pelagico: diversità > in aree costiere (1200 spp ittiche oceaniche vs 13 mila spp costiere; Angel, 1993)
 - > numero di endemismi in aree costiere

3) **Diversità filetica:** variazione del numero di phyla in un'area

- diversità > nel mare che sulla terraferma
 - a) dominio marino: 34 phyla, di cui 13 endemici
 - b) acque dolci: 14 phyla, nessuno endemico

4) **Diversità funzionale:** il range di funzioni svolte dagli organismi di un sistema

- spp in un habitat o in una comunità sono classificate in tipi funzionali (feeding guild, forme di crescita, ecc), quindi possono essere tassonomicamente lontane ma svolgere la stessa funzione nell'ecosistema
- ridondanza funzionale
 - a) ipotesi del rivetto (Ehrlich & Ehrlich, 1981): tutte le specie, per una piccola ma significativa parte, contribuiscono all'integrità dell'ecosistema; la progressiva perdita di specie progressivamente danneggia le funzioni dell'ecosistema
 - b) ipotesi delle specie ridondanti (Walker, 1992): la ricchezza specifica è irrilevante; ciò che conta è che la biomassa dei produttori primari, dei consumatori, dei detritivori, etc. rimanga costante; se tale condizione viene rispettata, il sistema è in grado di funzionare perfettamente anche se caratterizzato da un complemento di specie relativamente basso.

La ridondanza funzionale è importante per la resistenza al cambiamento: all'interno della comunità, specie con funzioni simili rimpiazzano quelle perdute. La ridondanza funzionale è essenziale per il mantenimento a lungo termine dei processi comunitari (competizione, predazione, mutualismo) ed ecosistemici (flussi di energia e riciclo di materia).

Se una guild in una comunità è costituita soltanto da poche specie, è più probabile che stress cronico o eventi catastrofici che riducano il complemento di specie alterino i processi associati a quella guild

Diversità delle specie

Whittaker (1960, 1972) suggerisce che la diversità sia una questione di scala:

1. puntiforme (point diversity): la d. riferita al singolo campione
2. alfa: la d. riferita ad una comunità (o ad un habitat)
3. gamma: la d. riferita ad un'unità paesaggistica (o ad un'isola)
4. epsilon: la d. riferita ad un'unità ancora maggiore (regionale)

Beta (between-habitat): variazione nella composizione di spp delle comunità lungo un gradiente. E' riferita al tipo di spp, NON al numero di spp comprese in 2 o più habitat ⇒ diversità di turnover (Clarke & Lidgard, 1999)

Gray (2000):

Proposed unifying terminology for scales of diversity

Scale of species richness	Definition
<i>Point species richness: SR_p</i>	The species richness of a single sampling unit
<i>Sample species richness: SR_s</i>	The species richness of a number of sampling units from a site of defined area
<i>Large area species richness: SR_L</i>	The species richness of a large area which includes a variety of habitats and assemblages
<i>Biogeographical province species richness: SR_b</i>	The species richness of a biogeographical province
Type of species richness	Definition
<i>Habitat species richness: SR_H</i>	The species richness of a defined habitat
<i>Assemblage species richness: SR_A</i>	The species richness of a defined assemblage of species

"Heterogeneity diversity"

- Comprende non solo il numero di specie ma anche la distribuzione proporzionale degli individui fra le specie.
- Viene espressa mediante indici, i più usati dei quali sono:

a) Shannon-Wiener:

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

con i che va da 1 a S (numero totale delle spp), e $p_i = n_i/N$

b) Hill:

$$N_2 = 1 / \sum (p_i)^2$$

- Come le abbondanze sono ripartite tra le spp è indicato dalla evenness (J' di Pielou):

$$J' = H' / H_{\max}$$

con $H_{\max} = \log S$ (la diversità massima possibile: tutte le spp hanno la stessa abbondanza)...

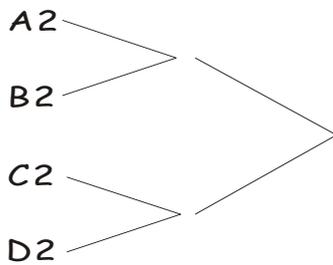
...tuttavia, $\log S$ è fortemente influenzato dalla taglia del campione, mentre H' no

1) H' di Shannon-Wiener deriva dalla teoria cibernetica (Rényi, 1961):

- l'organizzazione della comunità è rappresentata dal numero di spp e dal numero di individui per spp
- l'attuale organizzazione è soggetta a fattori forzanti (ambientali, ecc) e nel futuro, forse, sarà differente
- può essere immaginata come un canale di informazione che dallo stato presente va verso lo stato futuro, con l'ampiezza del canale che definisce il livello di organizzazione

2) Cosa misura H' ?

- immaginate 4 spp (A, B, C, D), ciascuna con il medesimo numero di individui (es 2)
- H' misura quante decisioni binarie (\log_2) sono necessarie per stabilire se un individuo estratto a caso appartiene ad una delle 4 spp o no
- La prima decisione è tra A-B e C-D, la seconda tra A e B oppure C e D: sarebbero necessarie 2 decisioni:



n	p	log p	p log p
2	0,25	-2	-0,5
2	0,25	-2	-0,5
2	0,25	-2	-0,5
2	0,25	-2	-0,5
			-2Σ
			2H'

- se avessimo 8 spp (+ E, F, G, H) necessiteremmo di 3 decisioni

n	p	log p	p log p
2	0,125	-3	-0,375
2	0,125	-3	-0,375
2	0,125	-3	-0,375
2	0,125	-3	-0,375
2	0,125	-3	-0,375
2	0,125	-3	-0,375
2	0,125	-3	-0,375
2	0,125	-3	-0,375
			-3Σ
			3H'

n	p	log p	p log p
96	0,96	-0,06	-0,056538
1	0,01	-6,64	-0,066439
1	0,01	-6,64	-0,066439
1	0,01	-6,64	-0,066439
1	0,01	-6,64	-0,066439
			-0,322292 Σ
			0,32229 H'

n	p	log p	p log p
20	0,2	-2,32	-0,464386
20	0,2	-2,32	-0,464386
20	0,2	-2,32	-0,464386
20	0,2	-2,32	-0,464386
20	0,2	-2,32	-0,464386
			-2,321928 Σ
			2,32193 H'

Diversità di turnover (β)

Rispetto alle altre NON è scala-dipendente, ma riguarda la composizione di specie in funzione del cambiamento lungo un gradiente ambientale

Whittaker (1960) la stima mediante:

$$\beta = \gamma / \alpha$$

dove γ = complemento di spp complessivo (di tutti i campioni), α = complemento di spp in un campione

Per un singolo campione, $\beta = 1$; per 2 campioni che NON hanno spp in comune $\beta = 2$; per 3 (o più) campioni che NON hanno spp in comune $\beta = 3$

Un ulteriore approccio è dato dalle misure di similarità (= diversità β) tra i siti lungo un gradiente (Pielou, 1976). Il coefficiente di similarità di Bray-Curtis (1957) è forse il più idoneo per la stima della diversità β (Gray, 2000). La similarità tra 2 siti (j, k) è:

$$S_{jk} = 100 \left[1 - \frac{\sum |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum (y_{ij} + y_{ik})} \right]$$

con y_{ij} = abbondanza della i -esima specie nel sito j , y_{ik} = abbondanza della i -esima specie nel sito k .

	1	2	3
a	9	0	0
b	19	0	0
c	9	37	0
d	0	12	144
e	0	128	344

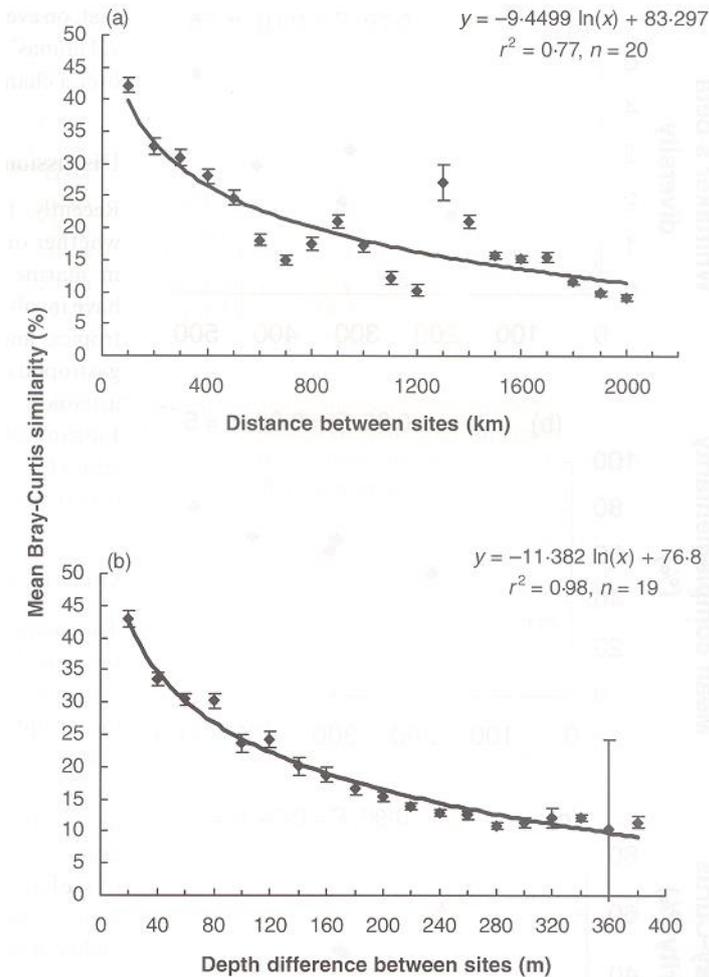
$$S_{13} = 100 \left[1 - \frac{9+19+9+144+344}{9+19+9+144+344} \right] = 0$$

$$S_{12} = 8;$$

$$S_{23} = 42$$

Ellingsen & Gray (2002) su un transetto di 1958 km lungo la piattaforma continentale norvegese:

- bassa similarità media (24%) testimonia per una elevata β -diversità



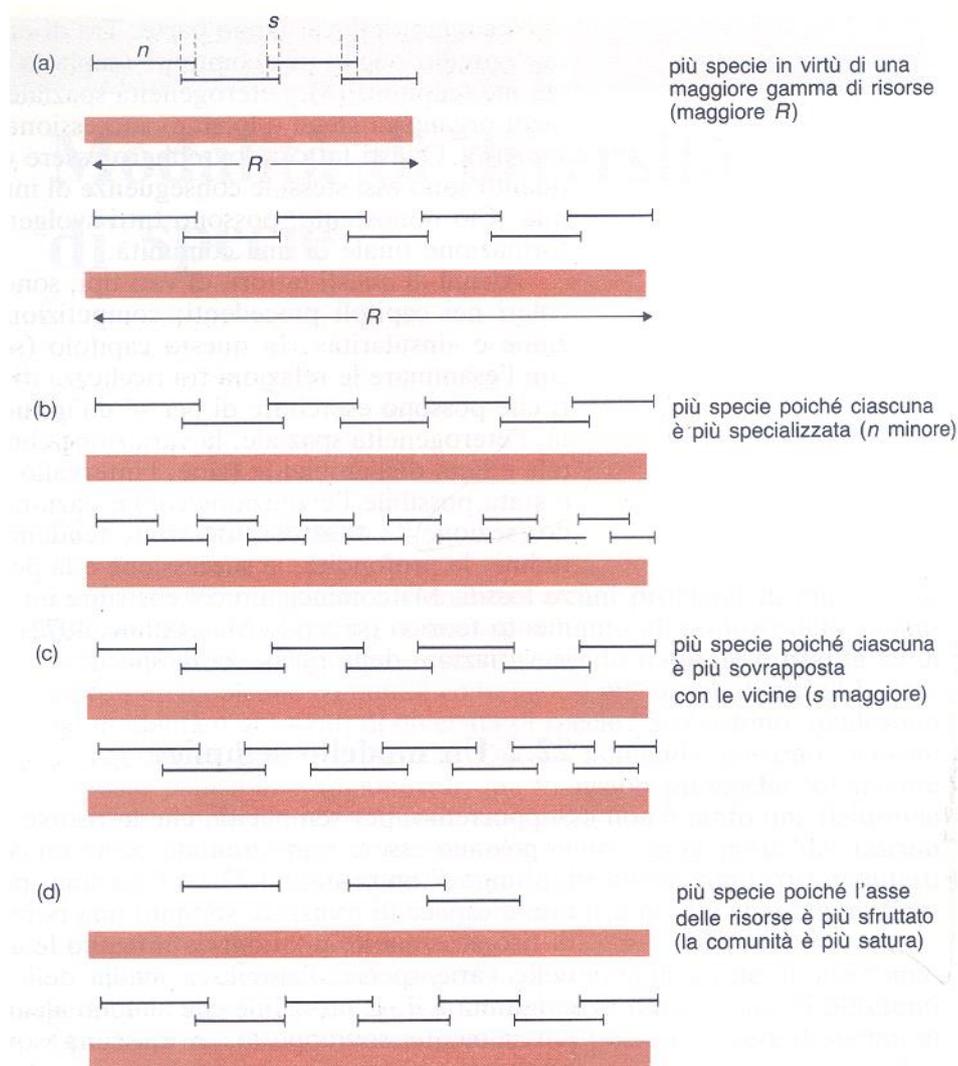
- Max similarità dimezzata ($42.2/2 = 21.1\%$) su una Δ distanza di 800 km
- (Briozoi nell'Atlantico: 500 km; Clarke & Lidgard, 2000)
- (Policheti nel Pacifico: 800-1000 km; Paterson et al., 1998)
- Pattern comune nella scala di variazione della β -diversità della piattaforma continentale?
- Max similarità dimezzata su una Δ profondità di 130 m (gradiente verticale molto più ripido...)

Fattori determinanti la ricchezza di specie

Un semplice modello (McArthur, 1972):

- le risorse disponibili ad una comunità sono rappresentate come un continuum unidimensionale (R)
- le spp utilizzano solo una porzione del continuum (n = ampiezza della nicchia)
- le nicchie possono parzialmente sovrapporsi (s)

Con queste semplici assunzioni possiamo comprendere perché alcune comunità potrebbero contenere più spp di altre:



Effetto della competizione interspecifica: risorse sfruttate completamente

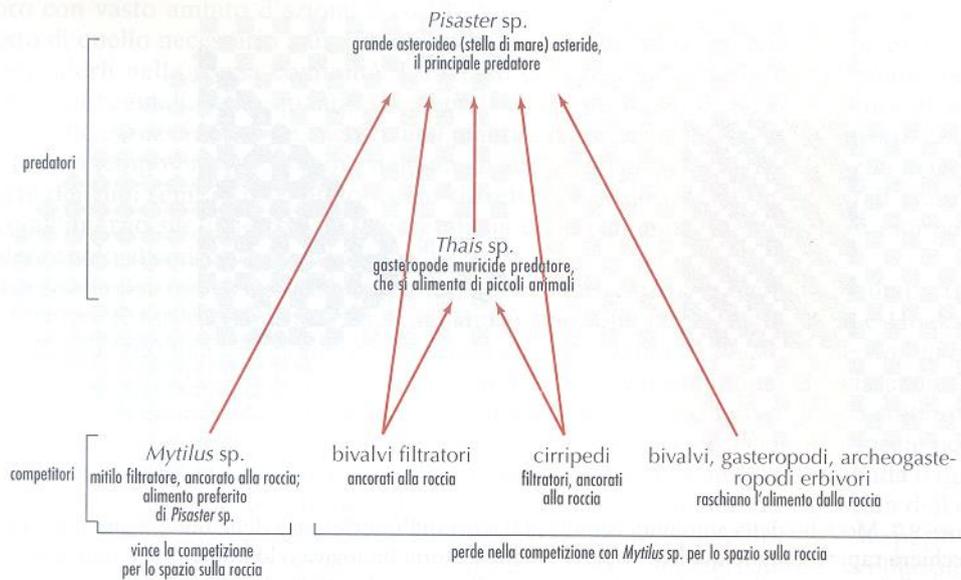
Diversità (ricchezza specifica) dipenderà da:

- spettro di risorse disponibili (a)
- dal grado a cui le spp sono specialiste (b)
- dall'ampiezza permessa di sovrapposizione parziale delle nicchie (c)

Effetto della predazione: contrastante...

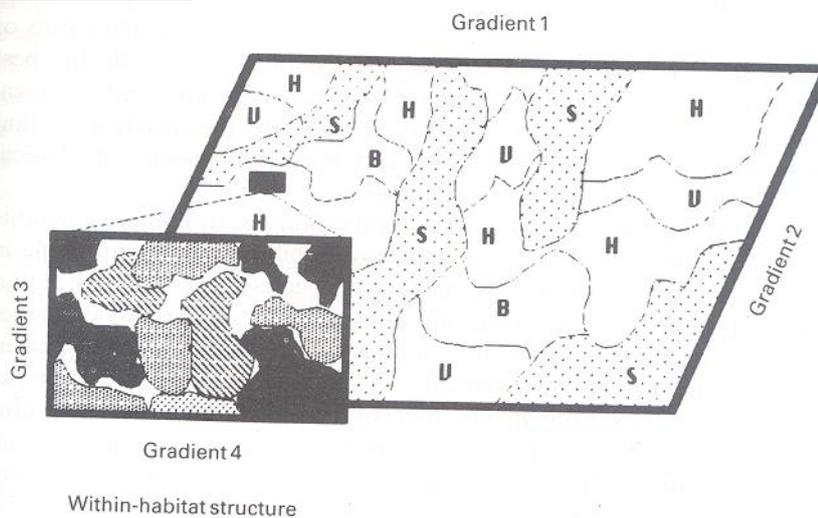
- alcune spp predate possono essere escluse (d)
- spp mantenute sotto capacità portante (riduzione intensità competizione)

Intensità di predazione (Paine, 1966):



La rimozione del predatore terminale (crea spazio disponibile per spp competitivamente subordinate) provoca la dominanza di *Mytilus* e l'esclusione competitiva delle altre spp costituenti quella comunità

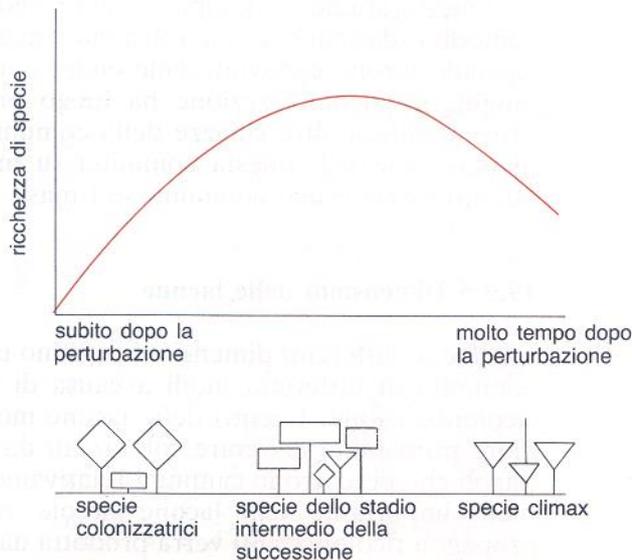
Eterogeneità dell'habitat (Sebens, 1991)



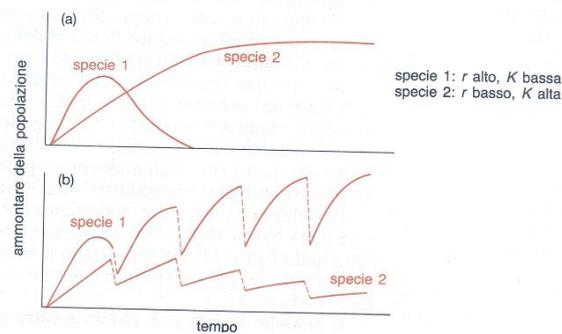
Maggior diversità strutturale dell'habitat = maggior ricchezza di spp
 Habitat a mosaico: superfici verticali (V), orizzontali (H), massi (B), sabbia (S)...
 Ciascuna chiazza può poi essere costituita da un più fine insieme di microhabitat determinati da fattori quali disturbo, ricolonizzazione, effetti di densità-dipendenza delle spp residenti...

Perturbazione ambientale (Ipotesi del disturbo intermedio; Huston, 1979)

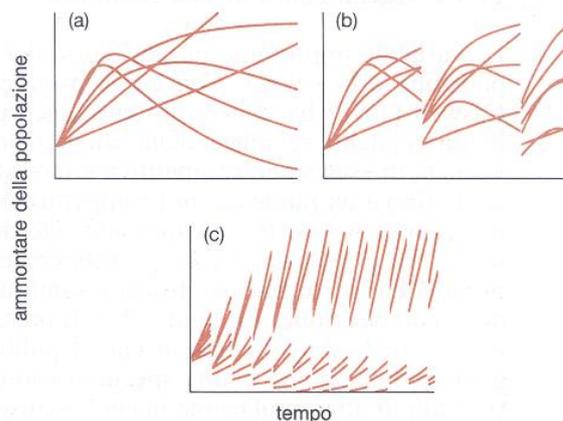
Sousa (1979): successione di spp algali su massi di differenti dimensioni. Spp pioniere: *Ulva*; intermedie: *Gelidium*, *Rhodoglossum*; tardive: *Gigartina*



Effetto delle condizioni di non-equilibrio sul risultato della competizione:



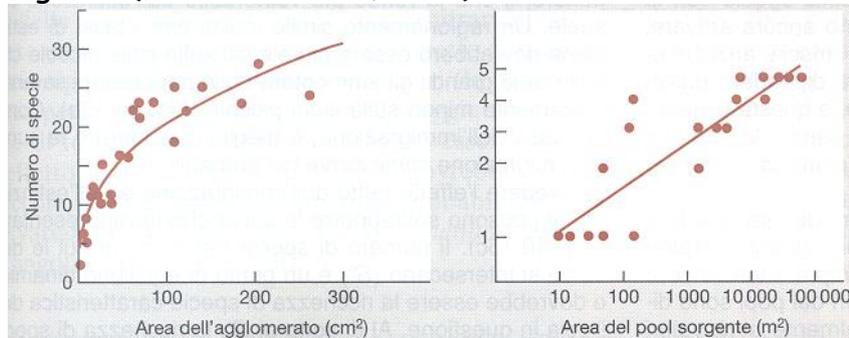
- Massi grandi (rovesciati quasi mai): monoculture di *Gigartina* (caso a: la diversità si riduce al tendere del sistema all'equilibrio competitivo)
- Massi medi (rovesciati ogni tanto): tutte le spp (caso b: riduzioni periodiche, non si arriva mai all'equilibrio competitivo)
- Massi piccoli (rovesciati frequentemente): monoculture di *Ulva* (caso c: le spp con basso tasso di accrescimento r sono incapaci di riprendersi tra una riduzione e quella successiva)



Gradienti

1. Area dell'habitat e lontananza

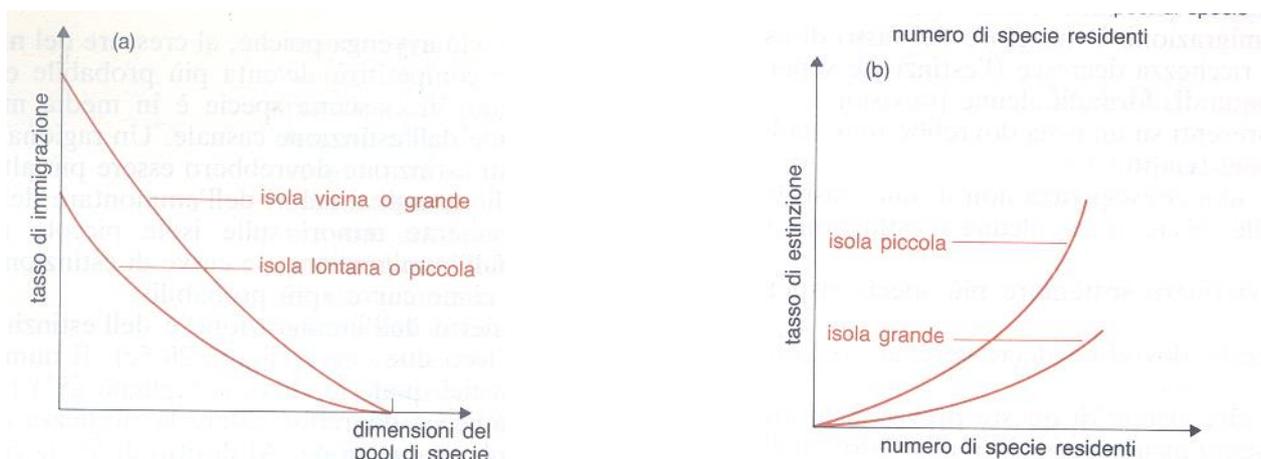
Relazione specie-area per invertebrati su patch di mitili (Peake & Quinn, 1993) e pesci in pozze di sorgente (Kodric & Brown, 1993)



- La relazione tra ricchezza di spp e area dell'habitat è tra le più costanti in tutti i pattern ecologici

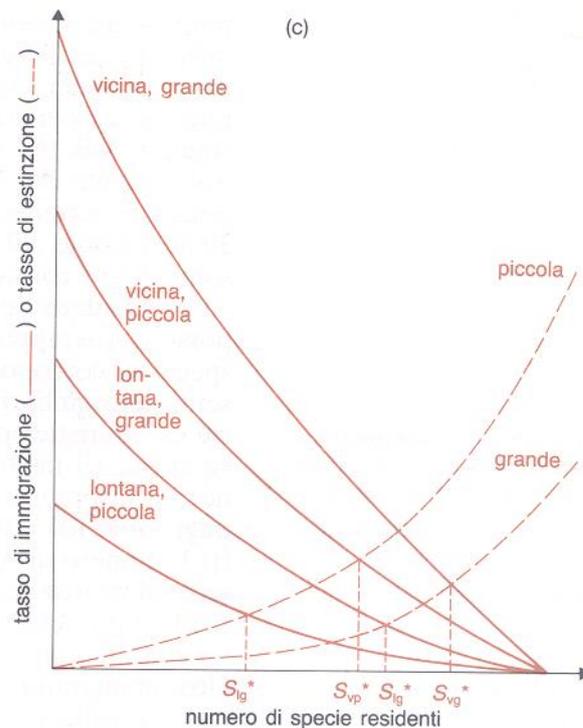
MacArthur & Wilson (1967): il n di spp su un'isola è determinato da un equilibrio dinamico tra immigrazione ed estinzione. Previsioni:

- Il n spp tende a divenire costante col trascorrere del tempo
- Ciò è conseguenza del turnover di spp, in cui alcune si estinguono e altre immigrano
- Le isole grandi sostentano più spp di quelle piccole
- Il n spp diminuisce all'aumentare della lontananza dell'isola



Effetto netto della immigrazione ed estinzione:

- dove le 2 curve si intersecano (S^*) è un pt di equilibrio dinamico e rappresenta la ricchezza in spp dell'isola
- al di sotto di S^* la ricchezza aumenta (tasso immigrazione > tasso estinzione)
- al di sopra di S^* la ricchezza diminuisce (immigrazione < estinzione)



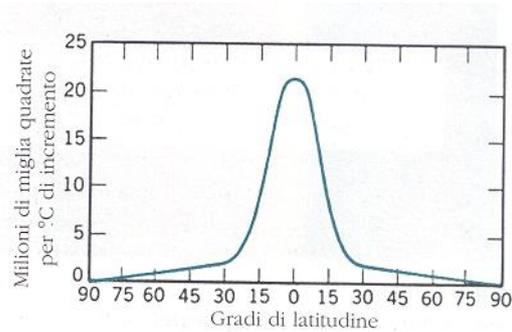
2. Gradienti latitudinali

Aumento di ricchezza di specie dai poli alle regioni tropicali (habitat terrestre, marino e di acqua dolce)

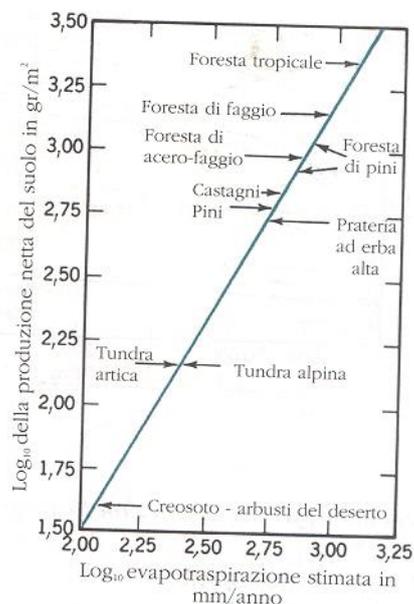
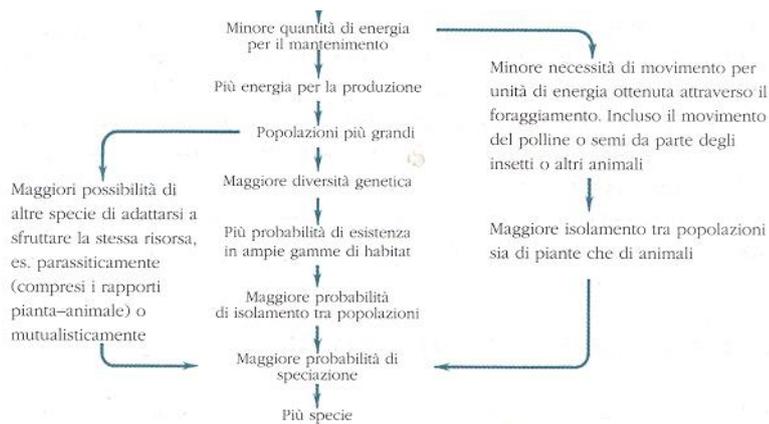
Ipotesi:

1. Conseguenza della forma sferica del pianeta (Darlington, 1959; Terborgh, 1973)

- Le aree abitabili di ambiente uniforme sono maggiori nelle regioni equatoriali (3° lat separano la Francia settentrionale dal Mediterraneo; 3° in Amazzonia spostano da un pt ad un altro della foresta pluviale...)
- Ampie aree ad ambienti uniformi significano bassi tassi di estinzione
- Terra costituita da una grande area tropicale dove le spp si raccolgono, e da regioni temperate periferiche verso cui le spp migrano



2. Ipotesi della produttività (Connell & Orias, 1964)



Tuttavia la correlazione tra alta produttività e alta diversità è tutt'altro che generale:

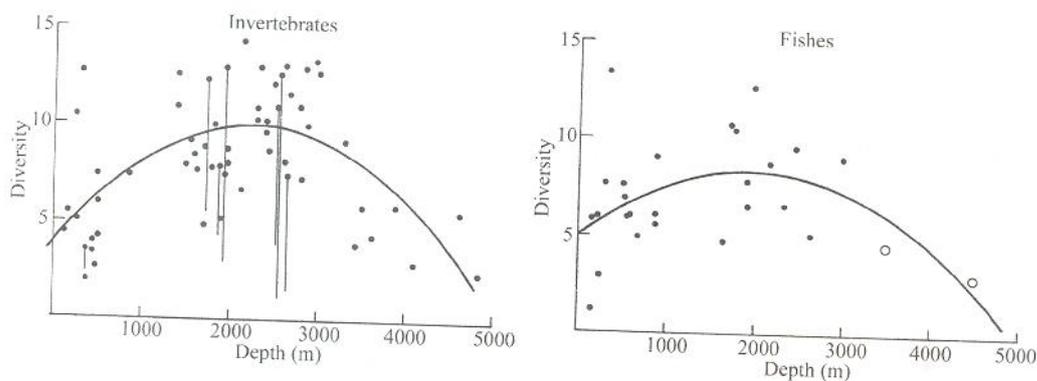
- Ecosistemi poco produttivi (deserto Sonora, pascoli di terre aride) sono estremamente diversificati
- Ecosistemi altamente produttivi (estuari fertili, paludi salmastre) sono poco diversificati

- Fauna estremamente diversificata nelle profondità abissali improduttive

Regioni tropicali: luce, temp, regime idrico determinano elevata biomassa vegetale; ciò conduce a terreni poveri di sost nutritizie e ad ampio spettro di regimi luminosi: questi fattori determinano elevata ricchezza di specie...

Non esiste una semplice spiegazione basata sulla produttività per la tendenza latitudinale della diversità...

3. Gradienti di profondità



2 ipotesi principali:

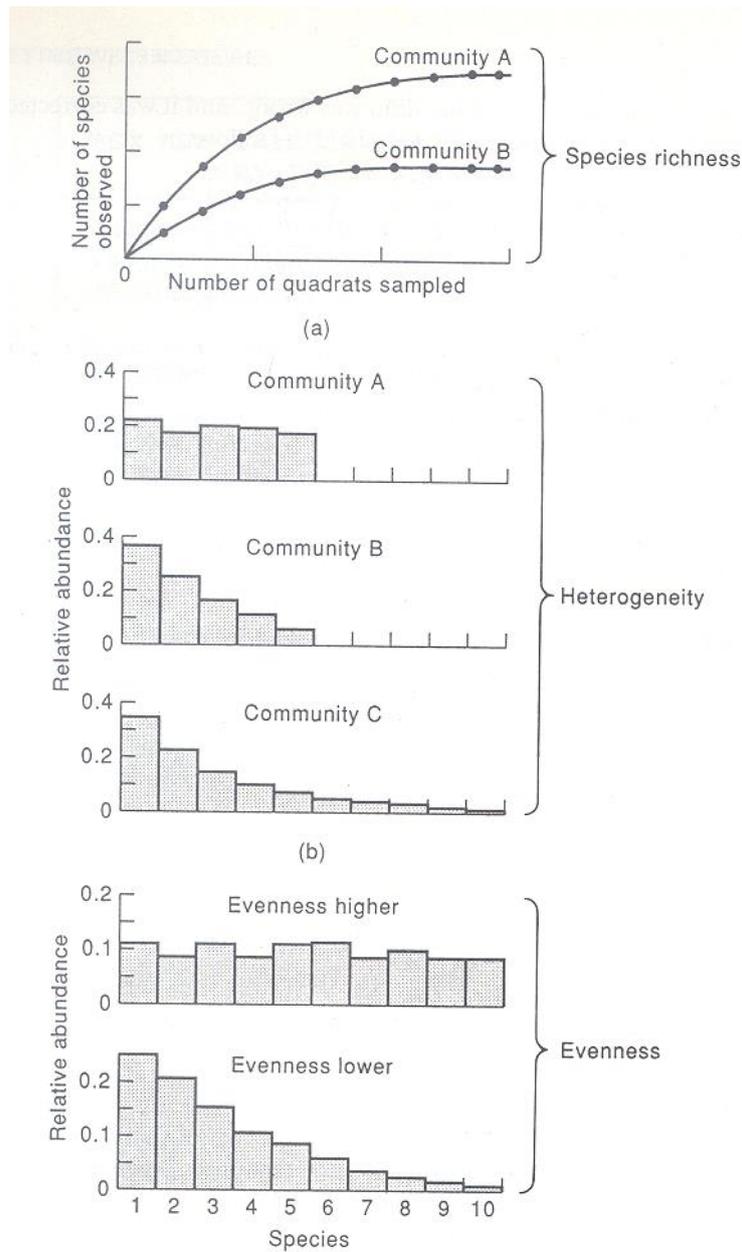
Dayton & Hessler (1972): ipotesi dei predatori generalisti (croppers)

- I croppers mantengono le popolazioni delle spp preda al disotto della capacità portante dell'habitat, evitando la competizione per il cibo e l'esclusione competitiva

Sanders (1968), Grassle & Sanders (1973): ipotesi della stabilità nel tempo

- La competizione a lungo termine per una risorsa limitante (il cibo) in condizioni ambientali di estrema stabilità ha portato a nicchie strette che non si sovrappongono
- Coesistenza di molte spp specializzate per lo sfruttamento di differenti parti dello spettro totale delle (scarse) risorse

Concetti di diversità delle specie:



Ricchezza di specie:

- comunità A = più spp della comunità B, quindi ha maggior ricchezza

Eterogeneità:

- comunità A = stesso numero di spp della comunità B (ma + equamente distribuite): diversità A > diversità B
- comunità C = stesso numero di individui di C (ma + spp): diversità C > diversità B

Equipartizione:

- più le spp hanno abbondanze simili, più la evenness è elevata

PROCESSI DEMOGRAFICI

$$N_{\text{presente}} = N_{\text{passato}} + B - D + I - E$$

B= numero dei nati

D= numero dei morti

I= numero degli immigranti

E= numero degli emigranti

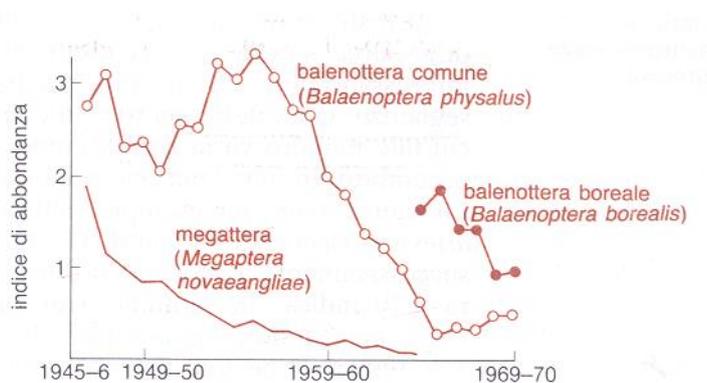
Popolazione: gruppo di individui di una stessa specie, ma ciò che costituisce una popolazione varia da specie a specie a da studio a studio...

- In alcuni casi i confini di una popolazione sono immediatamente evidenti: gli spinarelli che abitano un piccolo lago isolato ed omogeneo sono evidentemente "la popolazione di spinarelli di quel lago" ...
- In altri casi i confini sono determinati dallo scopo o dalla convenienza del ricercatore: la popolazione di afidi di una foglia, di un albero o di una intera foresta...
- In altri casi ancora, gli individui sono distribuiti su un'area ampia e bisogna definire arbitrariamente i limiti della popolazione... conviene considerare la **densità** della popolazione, intesa come numero di individui riferito all'unità di area

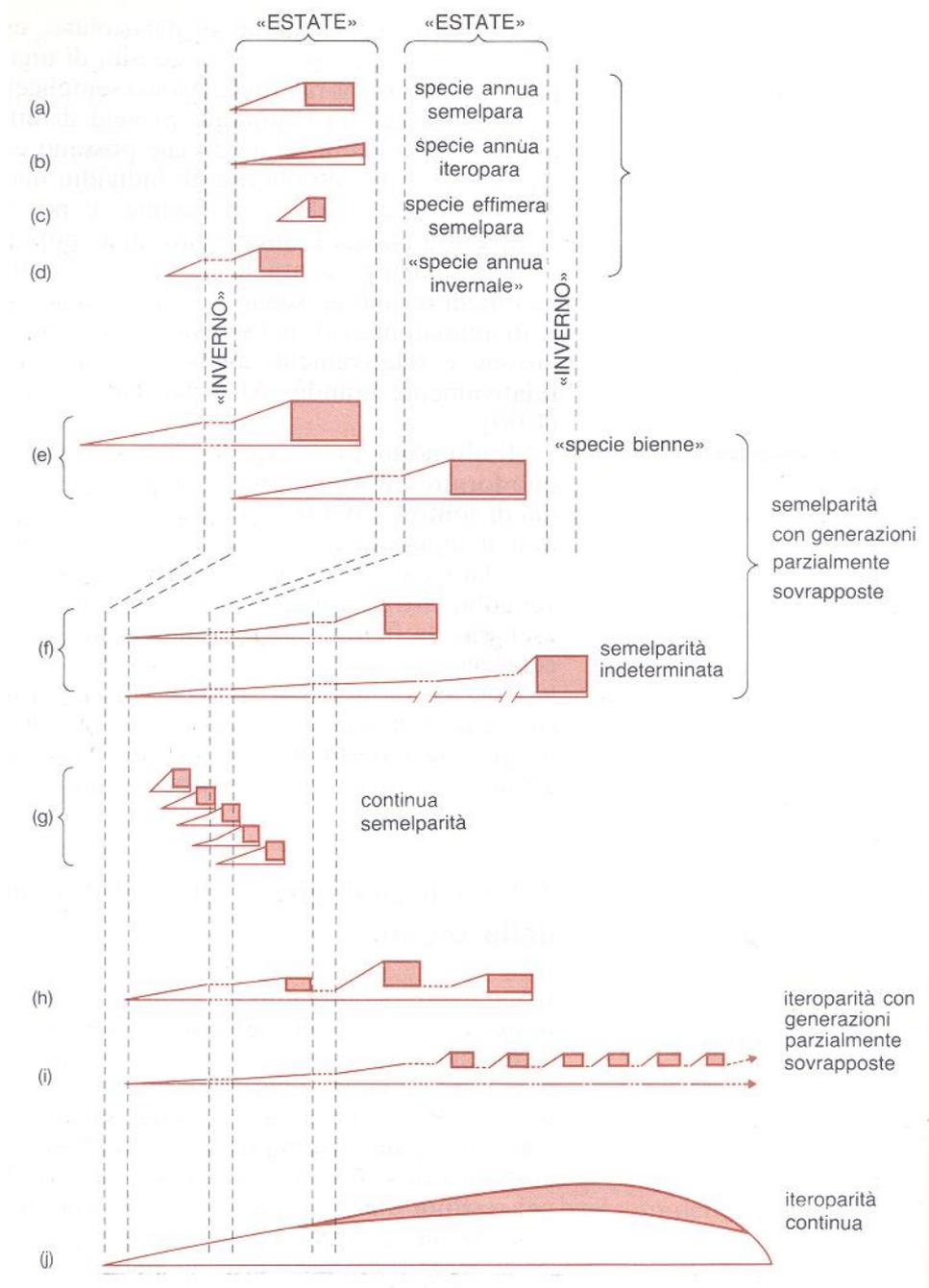
Campionamento: prelievo ed enumerazione di porzioni dalla popolazione

Cattura-marcatura-ricattura: l'ammontare della popolazione viene stimato in base alla % di individui marcati ricatturati (% alta se la popolazione è piccola)

Indice di abbondanza: da informazioni sull'ammontare relativo di una popolazione (es: il numero di cetacei catturati riferito a 1000 pescherecci-tonnellate-giorno)



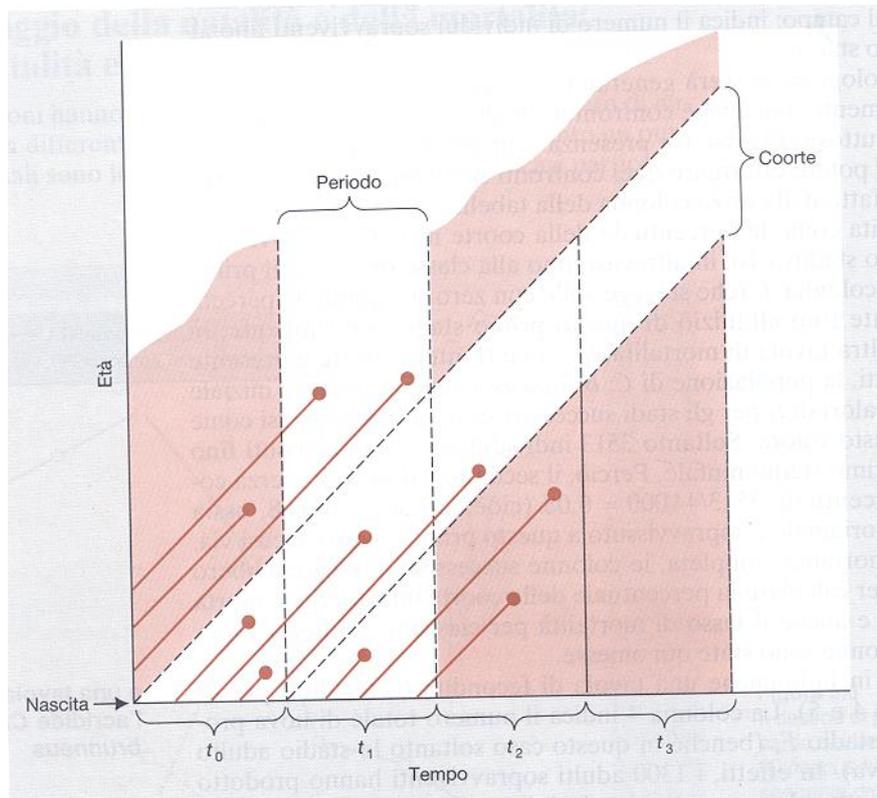
Cicli biologici e quantificazione della natalità & mortalità



Una gamma di cicli biologici: la lunghezza della barra rappresenta la durata della vita, mentre l'area ombreggiata la % di risorse allocate x la riproduzione (spp. **semelpare**: grande sforzo riproduttivo poi morte; spp. **iteropare** allocano meno nella riproduzione, ma lo fanno + volte)

LA FILOSOFIA DELLE LIFE TABLES

La popolazione è rappresentata da una serie di rette, ciascuna delle quali rappresenta la "traccia" della vita di un organismo: col passare del tempo ciascun individuo invecchia (si muove da "in basso a sinistra" a "in alto a destra" lungo la sua traccia), ed alla fine muore



- 3 individui generati prima del periodo t_0
- 4 individui durante t_0
- 3 individui durante t_1
- nessuno durante t_2 e t_3
- per costruire una life table si considera una coorte (in questo caso quella generata durante t_0) e la si segue nel tempo
- si nota il numero dei sopravvissuti fino all'inizio di ciascun intervallo di tempo
- 2 dei 4 individui della coorte sono sopravvissuti fino all'inizio di t_1
- soltanto 1 di questi   vivo all'inizio di t_2
- nessuno sopravvive all'inizio di t_3
- quindi, la colonna di partenza della tavola di mortalit  per coorte contiene la serie di numeri di individui nella coorte: 4, 2, 1, 0

STUDIO DELLE POPOLAZIONI: LIFE TABLES

- Popolazioni \wedge Campionamento
- Stima mortalità & sopravvivenza \wedge Life Table (tavole di mortalità & fecondità)
- Life Table \wedge curva di sopravvivenza
- Curva di sopravvivenza \wedge a) descriva la diminuzione, con t , di un gruppo di individui neonati; b) rappresentazione grafica della probabilità di sopravvivenza fino a varie età di un ind neonato rappresentativo

Costruzione di una life table (spp semelpare)

Consideriamo una sp annua (es una cavalletta...), il cui ciclo è schematizzabile come:

Primavera **Estate** **Autunno / Inverno**

Schiusa uova \wedge Ninfe (IV) \wedge Adulti alati \wedge Deposizione uova \wedge Morte

RICHARDS & WALOFF (1954) per *Chorthippus brunneus* in Inghilterra:

- C1: stadi del ciclo biologico distinti
stadio
Uova (0)
Ninfa I (1)
Ninfa II (2)
Ninfa III (3)
Ninfa IV (4)
Adulti (5)
- C2: dati grezzi \wedge n° tot individui contati nella popolazione in ciascuno stadio (a_x)

Stadio	a_x
Uova (0)	44000
N I (1)	3513
N II (2)	2529
N III (3)	1922
N IV (4)	1461
Ad (5)	130

- C3: a_x si riferisce a QUELLA pop in QUELL'anno e non permette confronti; i dati vanno standardizzati (l_x): $l_0 = 1,000$; $l_1 = 3513 \times 1,000/44000 = 0,0798$; $l_2 = 2529 \times 1,000/44000 = 0,0575$; ...ecc Così, mentre $a_0 = 44000$ è peculiare di questo insieme di dati, tutti gli studi hanno $l_0 = 1,000$ che ne permette il confronto. l_x è la percentuale della coorte iniziale che sopravvive fino all'inizio di ciascuno stadio

Stadio	a_x	l_x
Uova (0)	44000	1,000
N I (1)	3513	0,080
N II (2)	2529	0,058
N III (3)	1922	0,044
N IV (4)	1461	0,033
Ad (5)	130	0,030

- C4: per considerare la mortalità, si calcola la % della coorte iniziale che muore durante ciascuno stadio (d_x). Si ottiene per differenza tra l_x e l_{x+1} : $d_1 = 0,080 - 0,058 = 0,022$

Stadio	a_x	l_x	d_x
Uova (0)	44000	1,000	0,920
N I (1)	3513	0,080	0,022
N II (2)	2529	0,058	0,014
N III (3)	1922	0,044	0,011
N IV (4)	1461	0,033	0,003
Ad (5)	130	0,030	-

- C5: tasso di mortalità stadio-specifico (q_x). Considera d_x come una frazione di l_x : es fraz ? durante il III stadio ninfale $q_3 = d_3/l_3 = 0,011/0,044 = 0,25$

Stadio	a_x	l_x	d_x	q_x
Uova (0)	44000	1,000	0,920	0,92
N I (1)	3513	0,080	0,022	0,28
N II (2)	2529	0,058	0,014	0,24
N III (3)	1922	0,044	0,011	0,25
N IV (4)	1461	0,033	0,003	0,11
Ad (5)	130	0,030	-	-

Nota che q_x è anche la "probabilità media di morte" di un individuo, ed equivale a $(1 - p_x)$ con p = prob di sopravvivenza

- C6: infine si calcola il "potere letale" (k_x), altra misura che rispecchia l'intensità della mortalità. $k_x = \log a_x - \log a_{x+1}$

Stadio	a_x	l_x	d_x	q_x	k_x
Uova (0)	44000	1,000	0,920	0,92	1,09
N I (1)	3513	0,080	0,022	0,28	0,15
N II (2)	2529	0,058	0,014	0,24	0,12
N III (3)	1922	0,044	0,011	0,25	0,12
N IV (4)	1461	0,033	0,003	0,11	0,05
Ad (5)	130	0,030	-	-	-

- Con questi semplici calcoli abbiamo già tutto quello che occorre per la stima dei parametri di vita e morte della popolazione in esame

d_x (% coorte ? durante lo stadio: $l_x - l_{x+1}$)

- Vantaggi: i valori possono essere sommati (es % ? durante gli stadi ninfali = $d_1+d_2+d_3+d_4 = 0,050$)
- Svantaggi: i valori individuali non danno idea reale dell'intensità della mortalità: $> n^\circ$ ind, tanto $> n^\circ$ ind "disponibili" per morire \wedge valori d_x sono $> \dots$

q_x (tasso di mortalità: d_x/l_x)

- Vantaggi: misura eccellente dell'intensità della mortalità
- Svantaggi: non possono essere sommati ($q_1+q_2+q_3+q_4$ NON dà il tasso di mortalità totale delle ninfe...)

k_x (potere letale: $\log a_x - \log a_{x+1}$)

- Vantaggi: i valori possono essere sommati (il potere letale per lo stadio ninfale è $k_1+k_2+k_3+k_4 = 0,44$). Inoltre, essendo standardizzati, possono essere utilizzati per confronti con altri studi.

Quella che abbiamo costruito è una tavola di mortalità per coorte (o "dinamica" o "orizzontale"), poiché una singola coorte di individui (un gruppo di ind nati nello stesso breve intervallo di tempo) è stata seguita dalla nascita alla morte dell'ultimo sopravvivate.

Per completare la life table bisogna aggiungere dati riguardanti la natalità, bisogna quindi implementare la tavola di mortalità con una tavola di fecondità.

- C7: dati grezzi \wedge n° tot di uova prodotte in ogni stadio (F_x)

Stadio	F_x
Uova (0)	-
Ninfa I (1)	-
Ninfa II (2)	-
Ninfa III (3)	-
Ninfa IV (4)	-
Adulti (5)	22617

- C8: n° medio di uova prodotte da ogni individuo sopravvivate (fertilità o tasso di natalità individuale m_x). $m_x = F_x/a_x$

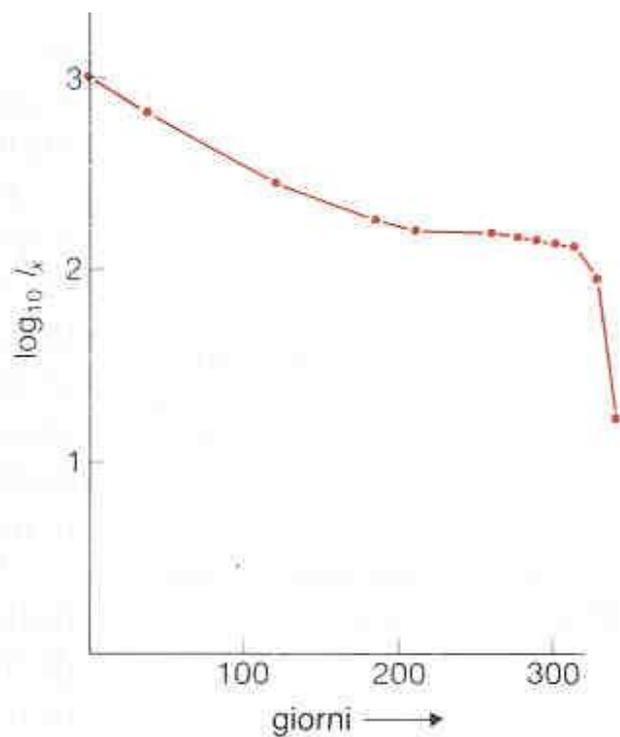
Stadio	F_x	m_x
Uova (0)	-	-
Ninfa I (1)	-	-
Ninfa II (2)	-	-
Ninfa III (3)	-	-
Ninfa IV (4)	-	-
Adulti (5)	22617	174

Il parametro riassuntivo di maggior importanza che si estrae da una tavola di mortalità e fecondità è il TASSO FONDAMENTALE DI RIPRODUZIONE (R_0): è il n° medio di discendenti prodotto da ogni individuo iniziale entro la fine della coorte, e indica (nelle spp annue) l'ammontare totale di cui la popolazione è cresciuta o decresciuta durante quell'intervallo di tempo

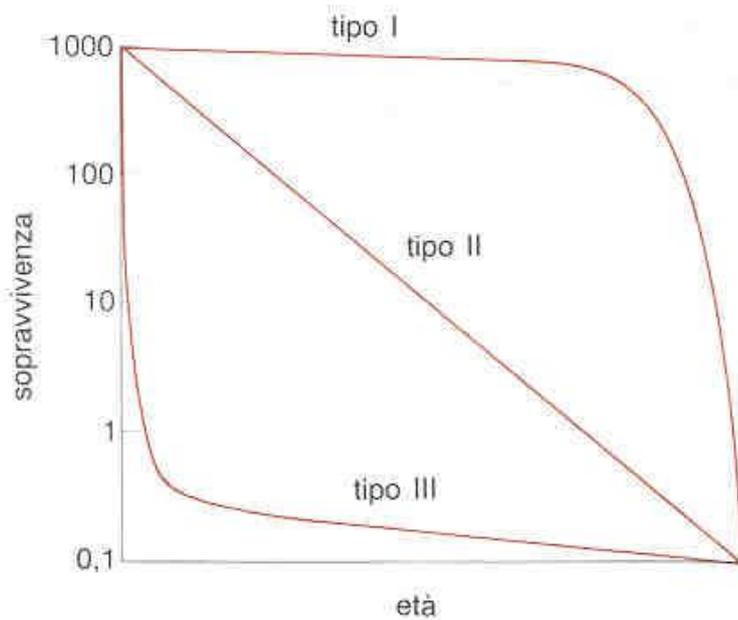
$$R_0 = \sum l_x m_x = 0,51$$

Cioè R_0 è dato dalla somma del n° di uova prodotte da ogni individuo iniziale durante ciascuno degli stadi. Il valore di R_0 significa che nel periodo studiato la popolazione è diminuita allo 0,51 del suo ammontare precedente. $R_0 = 2,4$ significa che nell'arco della generazione la pop è aumentata di 2,4 volte...

La curva di sopravvivenza segue la diminuzione di $\log I_x$ (% coorte iniziale che sopravvive fino all'inizio di ciascuno stadio) con l'età. Per esempio (Leverich & Levin, 1979):



PEARL (1928) qualificò le curve di sopravvivenza convesse, rettilinee e concave come curve di "tipo I", "tipo II", "tipo III"



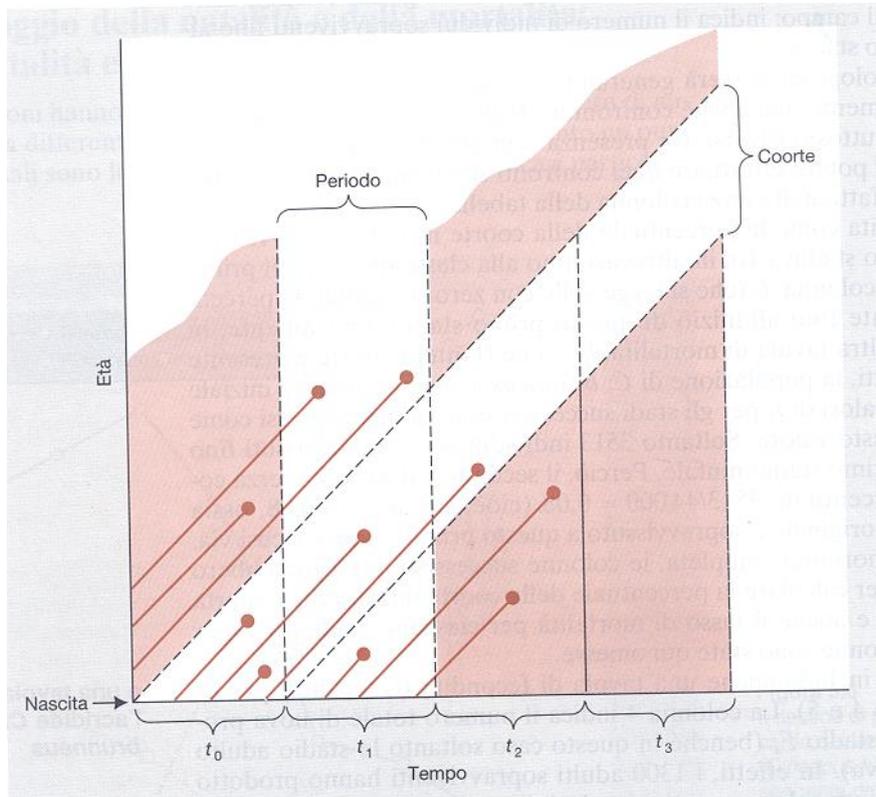
- Tipo I (convesso) - es uomo nei paesi ricchi: la mortalità è concentrata al termine della durata max della vita
- Tipo II (rettilineo) - es banche di semi nel terreno: la probabilità di morte rimane costante con l'età
- Tipo III (concavo) - es pesci marini: vasta mortalità precoce e alto tasso di sopravvivenza successiva degli individui che restano

Complicazioni: spp iteropare

- Presentano generazioni sovrapposte e si riproducono ripetutamente (es alberi della regione temperata, coralli, vertebrati longevi, ecc).
- E' difficile riconoscere e seguire le coorti (all'interno della pop gli individui di una coorte coesistono e si mescolano con quelli di coorti + vecchie e + giovani...)
- Non è possibile costruire una life table "orizzontale" o dinamica
- Alternativa: tavola di mortalità statica ("verticale" o tempo-specifica)
- Si ricostruisce il destino della coorte sulla base di dati acquisiti a posteriori
- Es MISTRI & CECCHERELLI (1994) per l'ottocorallo *Paramuricea clavata*:
 1. Censimento della popolazione
 2. Determinazione dell'età di un sottocampione significativo (riconoscimento e conta degli anelli)
 3. Datazione della popolazione
 4. Ripetere annualmente
 5. Seguire il destino delle coorti

Le tavole statiche sono molto meno precise di quelle dinamiche (le coorti vengono ricostruite e non seguite nel tempo): una alternativa imperfetta ma spesso inevitabile...

LIFE TABLES PER POPOLAZIONI CON GENERAZIONI PARZIALMENTE SOVRAPPOSTE



- non si è in grado di seguire le coorti, ma si conosce l'età degli individui
- si rivolge l'attenzione all'intera popolazione durante un singolo intervallo di tempo (es t_1)
- si notano i numeri di sopravvissuti di differenti età nella popolazione
- (l'assunto di base, forte, in questa tavola di mortalità statica o verticale è che i tassi di natalità e di mortalità siano, e siano stati, costanti)
- nel ns caso, dei 7 individui vivi durante t_1 , 3 sono stati generati durante t_1 , 2 sono nati nell'intervallo precedente, e 2 in quello precedente ancora
- la prima colonna della tavola statica sarà quindi: 3, 2, 2, 0
- questo ipotizza che la coorte tipica sarà stata costituita inizialmente da 3 individui, e poi sarà diminuita durante intervalli di tempo successivi a 2 individui, poi di nuovo a 2 individui, infine a 0 individui

UN ESEMPIO DI LIFE TABLE PER SPECIE ITEROPARE

Lowe (1969), tavola di mortalità statica x femmine di cervo nobile (*Cervus elaphus*) nell'isola di Rhum (Scozia):

- censimento di tutti i cervi dell'isola nel 1957
- scelta della coorte: tutti i piccoli cervi (nati nel 1957 o immediatamente prima)
- dal 1957 al 1966 censimento dei cadaveri di cervo ritrovati e datazione mediante usura dei denti
- così facendo era possibile identificare quei cervi morti che erano stati piccoli nel 1957
- entro il 1966 fu osservato che il 92% di quella coorte era morto, ed era registrata l'età al momento della morte

Età (anni) x	Percentuale della coorte iniziale che sopravvive fino all'inizio della classe di età x l_x	Percentuale della coorte iniziale che muore durante la classe di età x d_x	Tasso di mortalità q_x
1	1,000	0	0
2	1,000	0,061	0,061
3	0,939	0,185	0,197
4	0,754	0,249	0,330
5	0,505	0,200	0,396
6	0,305	0,119	0,390
7	0,186	0,054	0,290
8	0,132	0,107	0,810
9	0,025	0,025	1,0

come per le tavole orizzontali:

$$l_x = [(\text{numeri classe } x) * 1.000] / (\text{numeri classe } x-1)$$

$$d_x = l_x - l_{x+1}$$

$$q_x = d_x / l_x$$

TASSI DI RIPRODUZIONE, TEMPI DI GENERAZIONE E TASSI DI ACCRESCIMENTO

- R_0 (tasso fondamentale di riproduzione), nel caso di generazioni discrete descrive 2 parametri di pop:
 1. n° discendenti prodotti in media da un ind nella vita
 2. fattore che converte l'ammontare iniziale di una pop in un nuovo ammontare di pop, una generazione dopo
- Nel caso di generazioni sovrapposte (se si dispone di una tavola di mortalità per coorte) R_0 si riferisce solo al n° medio di discendenti prodotti da un individuo
- Sono necessarie altre manipolazioni dei dati per definire il tasso con cui aumenta o diminuisce la popolazione...

Immaginiamo una pop costituita inizialmente da 10 individui, che dopo successivi intervalli di tempo, aumenti a 20, 40, 80, 160 individui

Se:

N_0 = ammontare iniziale della pop; N_1 = dopo 1 intervallo di tempo; N_2 = dopo 2...ecc...
dopo t intervalli = N_t

Nel ns caso $N_0 = 10$ $N_1 = 20$ quindi:

$$N_1 = N_0 R$$

dove $R = 2$

R: tasso netto fondamentale di accrescimento pro capite.

La pop aumenta per $R > 1$ e diminuisce per $R < 1$

R combina la nascita di nuovi individui con la sopravvivenza degli individui esistenti. Nel ns esempio:

- ogni individuo potrebbe originare 2 nuovi individui e poi morire
 - oppure originare 1 discendente e rimanere in vita
- in entrambi i casi R (natalità + sopravvivenza) sarebbe 2...

Nel ns caso, R rimane costante nei successivi intervalli di tempo:

$$N_2 = 40 = N_1 R$$

$$N_3 = 80 = N_2 R$$

ecc.....

quindi risulta:

$$N_3 = N_1 R \times R = N_0 R \times R \times R = N_0 R^3$$

in generale

$$N_{t+1} = N_t R$$

quindi

$$N_t = N_0 R^t$$

- Queste equazioni relazionano l'ammontare della popolazione, il tasso di accrescimento ed il tempo
- Ora possiamo relazionare questi parametri con R_0 , il tasso fondamentale di riproduzione, e con il tempo di generazione (per definizione pari a T intervalli di tempo)
- R_0 converte un ammontare di pop in un altro ammontare di pop una generazione dopo, cioè T intervalli di tempo dopo:

$$N_T = N_0 R_0$$

ma dato che

$$N_T = N_0 R^T$$

allora

$$N_0 R_0 = N_0 R^T$$

e quindi

$$R_0 = R^T$$

in log naturali

$$\ln R_0 = T \ln R$$

$\ln R$ viene denotato come r : tasso intrinseco di accrescimento naturale

- r (tasso intrinseco di accrescimento naturale) è il tasso con cui aumenta l'ammontare della popolazione
- r è la variazione dell'ammontare della pop riferita all'individuo e all'unità di tempo
- la pop aumenta per $r > 0$ e diminuisce per $r < 0$

dato che

$$\ln R_0 = T \ln R$$

$$r = (\ln R_0) / T$$

Quindi abbiamo ricavato una relazione tra:

1. N° medio discendenti prodotti da 1 ind (R_0)
2. L'aumento dell'ammontare della pop riferito all'unità di tempo (r)
3. Il tempo di generazione (T)

In pratica:

$$r = \ln R_0 / T_c$$

dove T_c è il tempo di generazione per coorte, ricavabile dalla life table:

$$T_c = (\sum x l_x m_x) / R_0$$

con $x = n^\circ$ stadii o delle classi di età

Es CONNELL (1970) per *Balanus glandula*

Età (anni) x	a_x	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	1000000	1,000	0	0	
1	62	0,0000620	4600	0,285	0,285
2	34	0,0000340	8700	0,296	0,592
3	20	0,0000200	11600	0,232	0,696
4	15,5*	0,0000155	12700	0,197	0,788
5	11	0,0000110	12700	0,140	0,700
6	6,5*	0,0000065	12700	0,082	0,492
7	2	0,0000020	12700	0,025	0,175
8	2	0,0000020	12700	0,025	0,200
				1,282	3,928

$$R_0 = 1,282$$

$$T_c = 3,928 / 1,282 = 3,1$$

$$r \approx (\ln R_0) / T_c = 0,08014$$

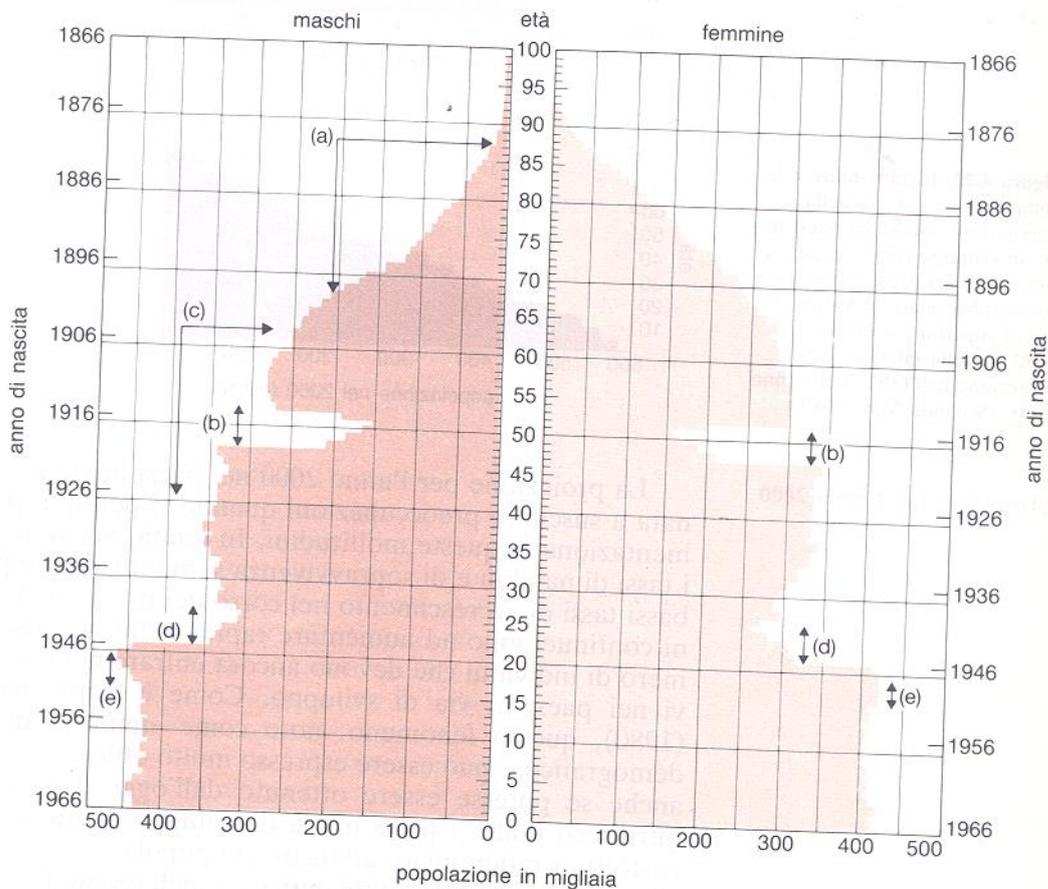
Iteroparità continua: demografia umana

Gli individui si riproducono ripetutamente e lo fanno in qualsiasi momento dell'anno.

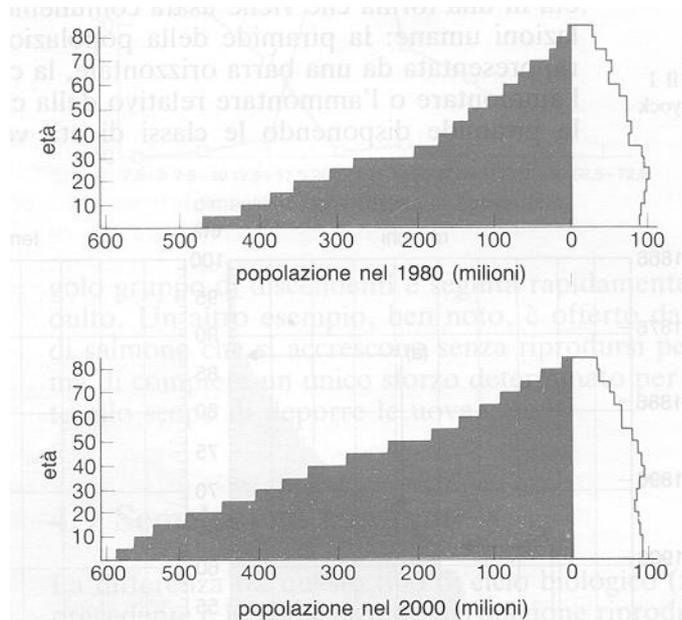
Piramide della popolazione: ogni classe di età è rappresentata da una barra orizzontale, la cui lunghezza rappresenta l'ammontare relativo di quella classe d'età. Tali dati possono essere combinati con informazioni storiche o sociologiche per costruire un quadro della popolazione in quel Paese.

Es: Francia (Shyrock et al., 1976)

- (a) perdite per cause militari in WWI
- (b) calo delle nascite durante WWI
- (c) perdite per cause militari in WWII
- (d) calo delle nascite durante WWII
- (e) aumento delle nascite causa smobilitazione dopo WWII



Confronto tra distribuzioni per classi di età delle popolazioni dei Paesi in "via di sviluppo" (cioè POVERI), e Paesi sviluppati (cioè RICCHI):



la distribuzione nei Paesi poveri è rastremata dalla base alla sommità, mentre nei Paesi ricchi ha lati quasi verticali:

- più alti tassi di natalità e più bassi tassi di sopravvivenza nei paesi poveri
- le popolazioni dei paesi poveri si espandono molto velocemente

Una serie di problemi su cui riflettere:

il tasso di accrescimento della popolazione umana è insostenibilmente alto: prima della rivoluzione agricola del XVIII sec, la pop umana aveva impiegato circa 1000 anni per raddoppiare; ora raddoppia ogni circa 43 anni...

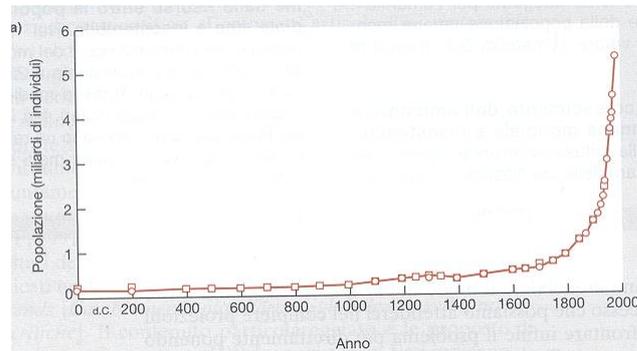
non è l'ammontare ma la distribuzione disuniforme delle risorse entro la pop umana mondiale che è insostenibile:

Paesi ricchi: 830 milioni di persone con un reddito di 22000 \$/anno

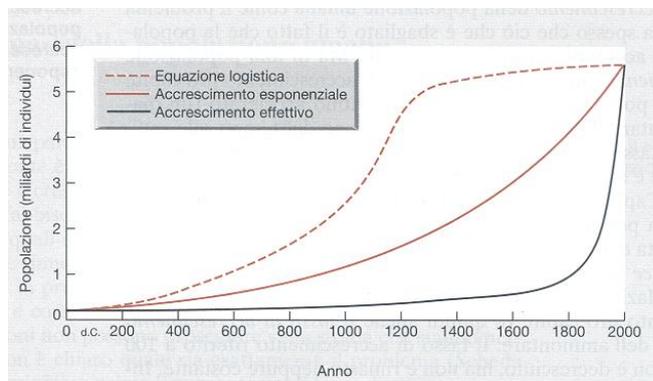
Paesi a medio reddito: 2.6 miliardi, 1600 \$/anno

Paesi poveri: 2 miliardi, 400 \$/anno

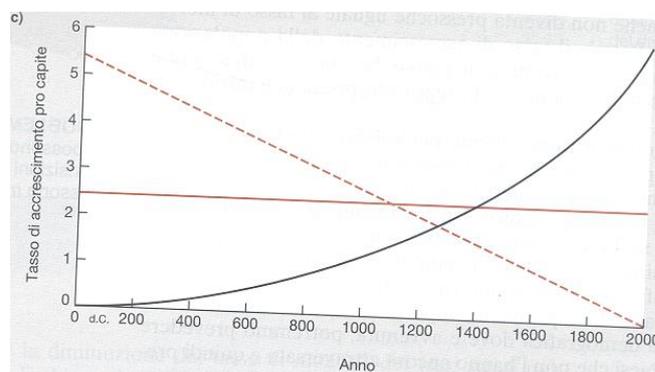
L'accrescimento della popolazione umana



Affermazione: la popolazione umana si accresce esponenzialmente. SBAGLIATO!



- In una popolazione a crescita esponenziale, il tasso di accrescimento pro capite è **costante**: la pop cresce a ritmo accelerato poiché il tasso di accrescimento è il prodotto del tasso pro capite (che è costante) per il numero di individui (che è crescente)
- In una popolazione limitata dalla competizione intraspecifica (curva logistica), il tasso di accrescimento pro capite **decrece** al crescere dell'ammontare della popolazione
- Nella popolazione umana, il tasso pro capite è **umentato**, si tratta di un accrescimento più che esponenziale...



Previsione del futuro

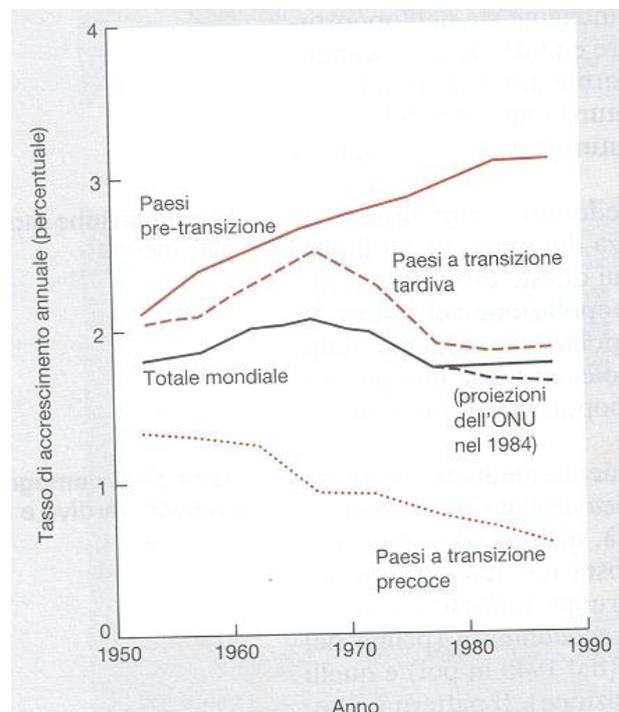
Le sottopopolazioni umane sono state distinte mediante la **transizione demografica**, un pattern idealizzato di tassi variabili di natalità (b) e mortalità (d) e una ipotesi per spiegare tale pattern (Cohen, 1995):

1. inizialmente, sia b che d sono elevati, ma b è solo lievemente maggiore di d: il tasso complessivo di aumento della popolazione è modesto
2. quindi d diminuisce, mentre b rimane elevato: tasso di accrescimento della popolazione aumenta
3. infine anche b diminuisce, fino ad essere uguale o addirittura inferiore a d: il tasso di accrescimento della pop torna a diminuire e può persino diventare negativo

Conseguenze di: industrializzazione, progressi in campo medico, modernizzazione in generale, istruzione, scelte personali (ritardo nella procreazione, meno figli...)

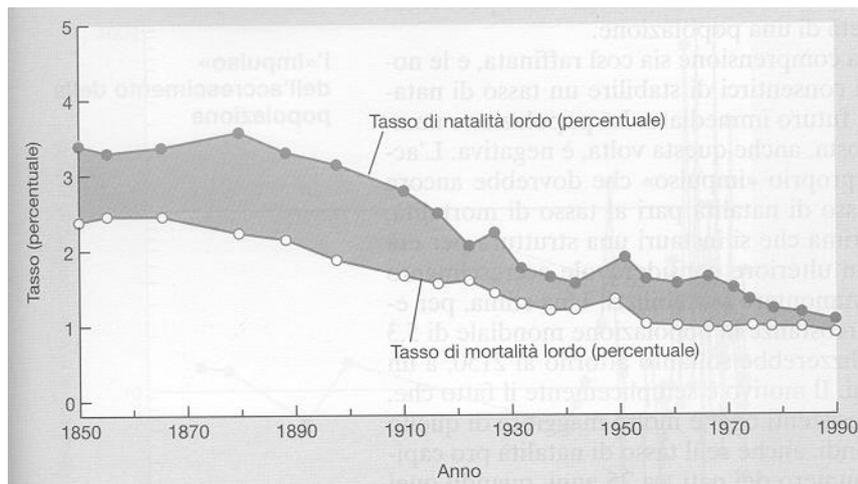
Tre categorie di Paesi:

1. quelli che hanno attraversato la transizione demografica precocemente (prima del 1945)
2. quelli che l'hanno attraversata tardivamente (dal 1945 in poi)
3. quelli che non l'hanno ancora attraversata (Paesi pre-transizione)



La transizione demografica in Europa

1. la diminuzione del tasso annuale di accrescimento della popolazione a partire dal 1850 è stato associato alla diminuzione del tasso di mortalità
2. quindi diminuzione del tasso di natalità
3. quindi restringimento complessivo del divario tra i 2 tassi



Ipotesi: se fosse possibile effettuare un qualche tipo di transizione demografica in tutti i Paesi del mondo, in modo che i tassi di natalità non siano più alti dei tassi di mortalità, il problema demografico verrebbe risolto?

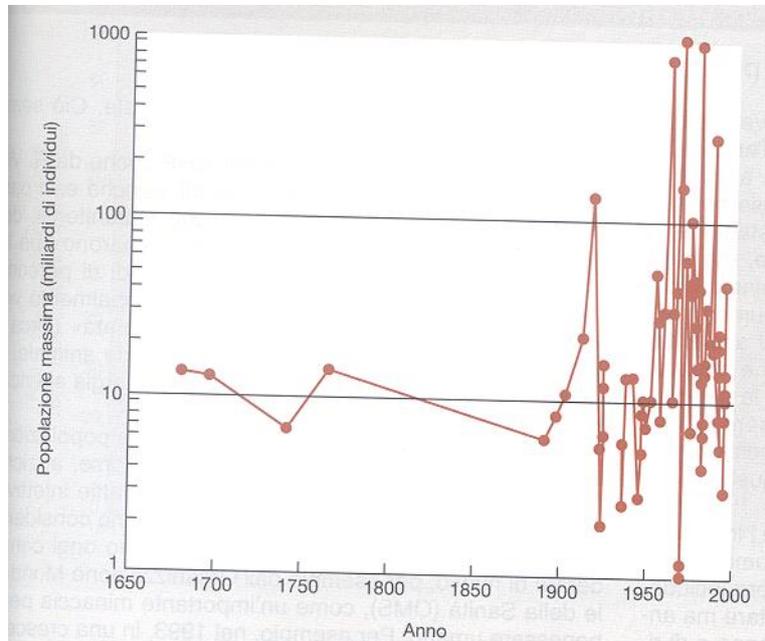
Dalle life tables, il tasso riproduttivo di una popolazione rispecchia i pattern di sopravvivenza (l) e di natalità (m) correlati con l'età (x):

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

- se i tassi di natalità sono elevati ma i tassi di sopravvivenza sono bassi (pre-transizione), nella pop vi saranno molti individui giovani e pochi vecchi
- ma se i tassi di natalità sono bassi e quelli di sopravvivenza alti (post-transizione), allora ricadrà su relativamente pochi individui produttivi giovani il compito di sostenere molti individui vecchi e improduttivi

Qual'è la capacità portante del pianeta?

Alcune stime del numero di persone che la Terra è capace di ospitare: la variabilità è stupefacente, da 1 a 1000 miliardi....



ma, come x tutte le stime, è funzione delle assunzioni....

1. De Wit (1967), ne acqua ne risorse minerali sono limitanti (e nessuno mangia carne): **1000 miliardi**
 2. Hulett (1970), al livello ottimale di vita americano: **1 miliardo**
 3. Kates (1988), alla media del livello mondiale; se tutti vegetariani: **5.9 miliardi**; a dieta migliorata (15% di energia ricavato da dieta animale): **3.9 miliardi**; al 25% di energia ricavata dalla carne: **2.9 miliardi**....
- Quindi, esiste una differenza tra il numero di individui che la Terra è in grado di sostenere ed il numero che può essere sostenuto ad un accettabile tenore di vita.
 - Le stime più elevate si avvicinano al concetto di capacità portante (K) che si applica normalmente ad altri organismi: un numero imposto dalle risorse limitanti dell'ambiente
 - Ma è improbabile che molti di noi desiderino vivere "schiacciati contro un tetto ambientale" o che questo destino tocchi ai nostri discendenti....

COMPETIZIONE INTRASPECIFICA

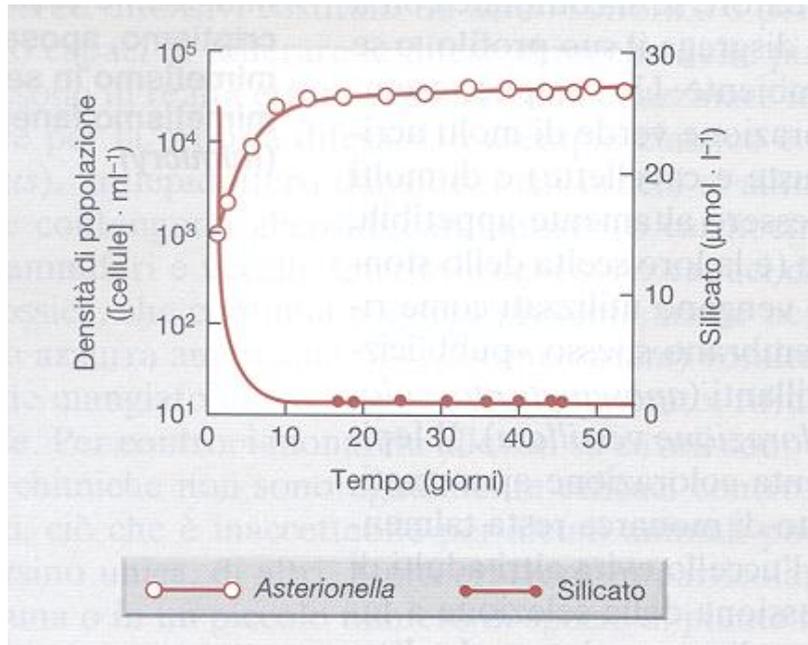
La competizione è una interazione tra individui provocata da una comune esigenza di una risorsa disponibile in quantità limitata, e provoca una diminuzione della sopravvivenza, dell'accrescimento e/o della riproduzione degli individui in competizione interessati

- La disponibilità della risorsa per cui gli individui competono deve essere LIMITATA (per O₂ non c'è competizione...)
- Diminuzione della velocità di assunzione delle risorse pro capite
- Diminuzione dei tassi di accrescimento o dello sviluppo individuale
- Diminuzione della quantità di riserve accumulate
- Diminuzione della sopravvivenza
- Diminuzione della fecondità
- Effetto finale: diminuzione del contributo alla generazione successiva
- Reciprocità unilaterale: gli ind in competizione, appartenendo alla stessa sp, in sostanza sono equivalenti ma in pratica NON lo sono (una plantula precoce ombreggerà una plantula tardiva, ecc)
- Competizione può far aumentare la fitness (un comp forte può portare un contributo relativo maggiore in presenza di intensa comp piuttosto che in assenza (mantiene il proprio contributo, mentre tutti quelli che lo circondano perdono il loro)
- Densità-dipendenza: gli effetti su un ind sono tanto più intensi quanto più numerosi sono i competitori
- Comp per SFRUTTAMENTO: ogni ind è influenzato dalla quantità di risorsa che rimane dopo essere stata sfruttata dagli altri ind
- Comp per INTERFERENZA: gli ind interferiscono direttamente l'uno con l'altro, e un ind impedirà realmente a un altro di occupare una porzione dell'habitat e quindi di sfruttare le risorse ivi contenute

Competizione per sfruttamento

- Depauperamento reciproco delle risorse da parte dei competitori
- I competitori non interagiscono direttamente l'uno contro l'altro

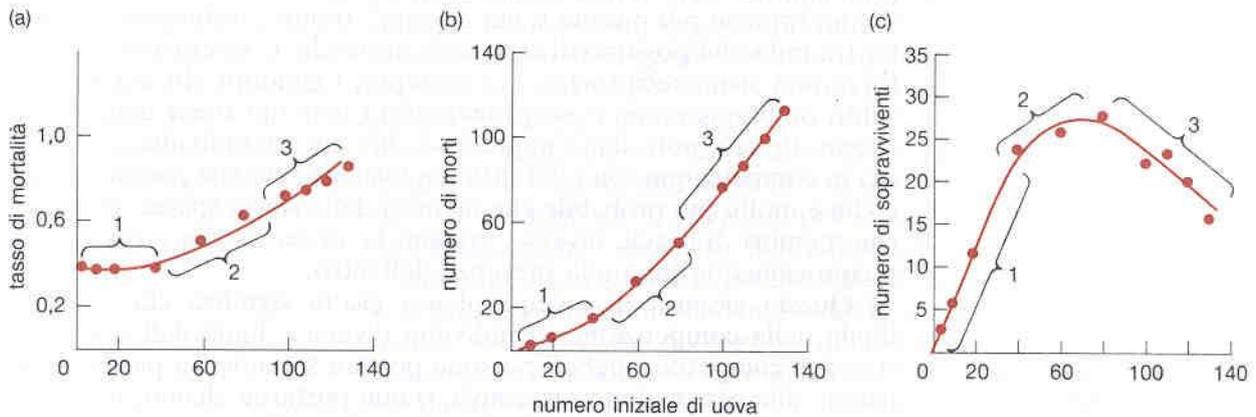
Es. dinamica della interazione tra diatomee (*Asterionella formosa*) fatte crescere in terreno di coltura, ed una delle risorse di cui necessitano, il silicato (Tilman et al., 1981)



- La densità delle diatomee aumenta con il trascorrere del tempo
- La concentrazione del silicato invece diminuisce (è consumato da una quantità crescente di diatomee)
- Ne è quindi disponibile per molti individui MENO di quanto ne era disponibile precedentemente per pochi individui
- La popolazione di diatomee si stabilizza quando il silicato si è ridotto ad una concentrazione molto bassa

MORTALITA' & FECONDITA' DENSITA'-DIPENDENTI

BELLOWS (1981) sul coleottero tenebrionide *Tribolium confusum*, le cui coorti furono allevate in un intervallo di densità



- Regione 1 - bassa densità: tasso di mortalità costante al crescere della densità, non c'è competizione
- Regione 2 - effetti della competizione dipendenti dalla densità:
 - a) cresce il tasso di mortalità (pendenza più ripida)
 - b) aumenta il n° dei morti
 - c) aumenta ancora il n° dei sopravvissuti, ma meno rapidamente che nella regione 1: il tasso di mortalità è aumentato ma continua a SOTTOCOMPENSARE gli aumenti di densità
- Regione 3 - competizione molto forte:
 - a) il crescente tasso di mortalità SOVRACOMPENSA qualsiasi aumento di densità (tanto > è il n° di uova, tanto < è il n° dei sopravvissuti)

REGOLAZIONE DELL'AMMONTARE DELLA POPOLAZIONE

I tassi di natalità e di mortalità dipendenti dalla densità determinano la regolazione dell'ammontare della popolazione:

- al crescere della densità, il tasso di natalità pro capite diminuisce
- al crescere della densità, il tasso di mortalità pro capite aumenta



Deve esistere un valore di densità in corrispondenza della quale le curve che rappresentano questi tassi si intersecano:

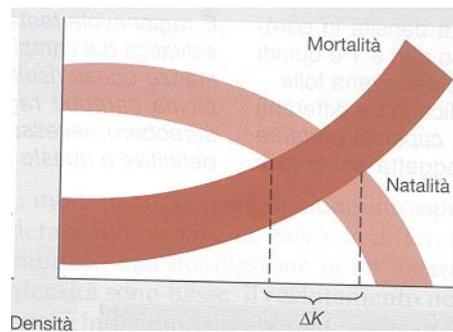
- a densità $<$ a quella in questo pt, il tasso di natalità SUPERA il tasso di mortalità, e l'ammontare della pop CRESCE
- a densità $>$ a quella in questo pt, il tasso di mortalità SUPERA il tasso di natalità, e la pop DECLINA
- in corrispondenza della densità del pt di intersezione, i 2 tassi sono uguali e la variazione netta dell'ammontare della pop è NULLA

Questa densità rappresenta perciò un EQUILIBRIO STABILE

La competizione intraspecifica, agendo sui tassi di natalità e mortalità, è capace di REGOLARE le popolazioni a una densità stabile in corrispondenza della quale il tasso di natalità eguaglia il tasso di mortalità

Questa densità è detta CAPACITA' PORTANTE (CARRYING CAPACITY) della popolazione, ed è denotata con K

- Sotto l'influenza della competizione intraspecifica, la densità di una popolazione presenta una tendenza complessiva a stabilizzarsi al valore K
- In realtà, a causa della variabilità naturale entro le popolazioni, è meglio rappresentare le curve di natalità e mortalità come bande, e quindi considerare K non come una singola densità ma come un intervallo di densità.



- Quindi, la competizione intraspecifica non vincola le popolazioni naturali ad un unico livello K , prevedibile e costante, ma può agire su un intervallo ampio di densità iniziali e condurre tali popolazioni a un intervallo molto più stretto di densità finali
- La competizione intra, dunque, tende a mantenere la densità entro certi limiti, e si può quindi affermare che essa interviene nella **REGOLAZIONE** dell'ammontare delle popolazioni

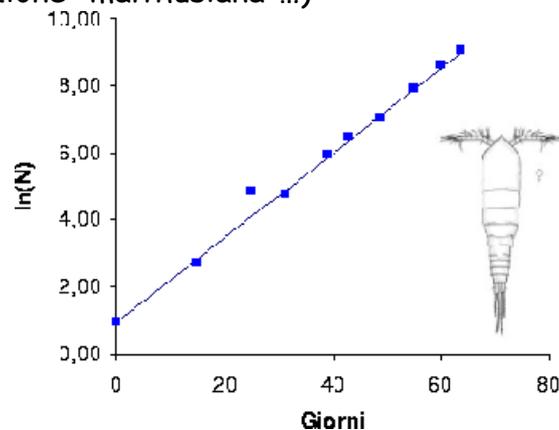
L'EQUAZIONE ESPONENZIALE DI ACCRESCIMENTO DI UNA POPOLAZIONE

- L'accrescimento di una pop in cui natalità e mortalità sono continue è descritto da equazioni differenziali
- dN/dt rappresenta la velocità con cui cresce (col trascorrere di t) l'ammontare N di una pop
- ogni individuo della pop contribuisce a questo accrescimento (l'accrescimento dell'ammontare della pop può essere considerato come la somma dei contributi dei vari individui che la compongono)
- tasso di accrescimento pro capite è il tasso medio di accrescimento riferito a un individuo, ed è dato da $(dN/dt) (1/N)$; in assenza di competizione, questa è la definizione del tasso intrinseco di accrescimento naturale r :

$$(dN/dt) (1/N) = r$$

$$dN/dt = rN$$

- in questa condizione la pop è soggetta ad un accrescimento illimitato, esponenziale (sarebbe una popolazione "malthusiana"...) 

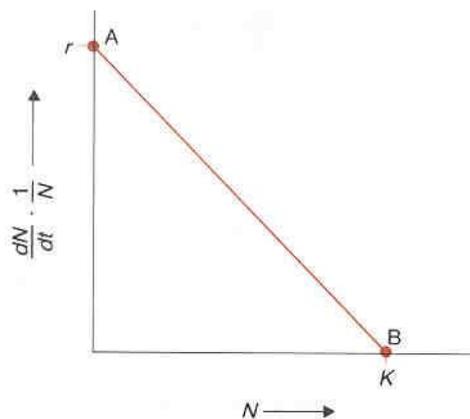


- La "malthusianità" (da Malthus, 1798: Saggio sulla Popolazione) non è una caratteristica di una specie in sé, bensì di una specie in un determinato ambiente.
- Le assunzioni x una crescita malthusiana sono molte:
 1. l'ambiente deve essere costante e tale da garantire a ciascun individuo la medesima quantità di risorse
 2. la pop deve essere isolata (no emigrazione, no immigrazione), in modo che gli unici contributi all'incremento del numero degli individui vengano da natalità e mortalità
 3. gli individui non si danneggiano reciprocamente (no competizione)
- Quindi, possiamo considerare malthusiane le pop di laboratorio, dove spazio, cibo, ecc sono sovrabbondanti x tutti gli individui della pop, oppure popolazioni naturali durante le prime fasi di colonizzazione di un nuovo habitat

L'EQUAZIONE LOGISTICA DI ACCRESCIMENTO DI UNA POPOLAZIONE

Introduciamo nell'eq esponenziale la competizione intraspecifica:

- tasso netto di accrescimento non è influenzato dalla competizione quando N è prossimo a 0, e quindi è ancora dato da r (pt A)
- quando N aumenta fino a K (cap portante), il tasso netto di accrescimento è nullo (pt B)
- l'equazione della retta AB è $y = ax + b$:



in questo caso:

$a =$ coeff. angolare della retta $= -r/K$ (segno meno perché ha pendenza negativa)

$b =$ intersezione della retta con asse $y = r$

quindi:

$$\left(\frac{dN}{dt}\right) \left(\frac{1}{N}\right) = \left(-\frac{r}{K}\right) N + r$$

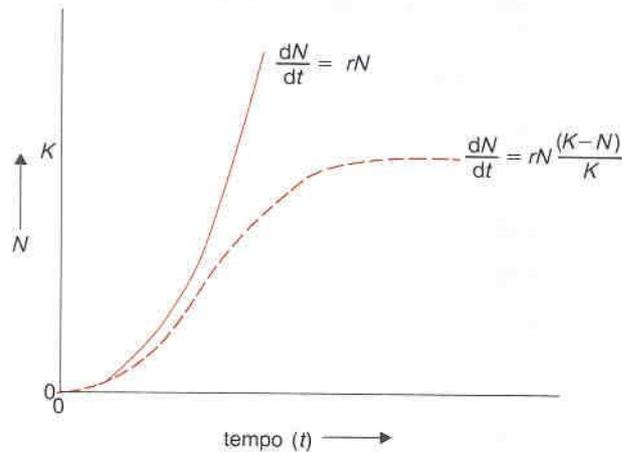
raccolgo r :

$$\left(\frac{dN}{dt}\right) \left(\frac{1}{N}\right) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

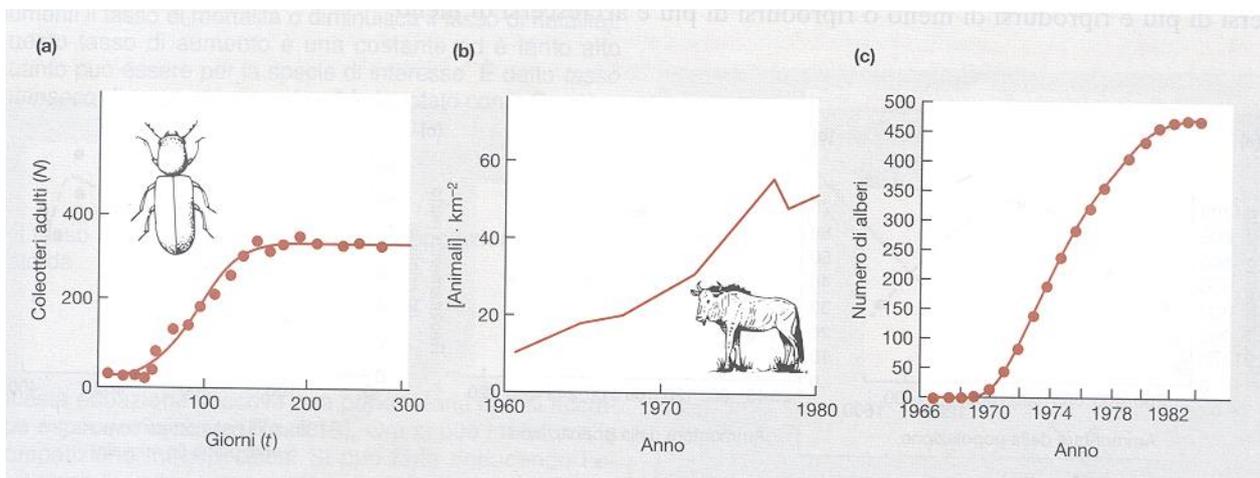
porto al secondo termine $(1/N)$:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[\frac{K-N}{K}\right]$$

Equazione logistica (VERHULST, 1838), curva a forma di S (sigmoide)

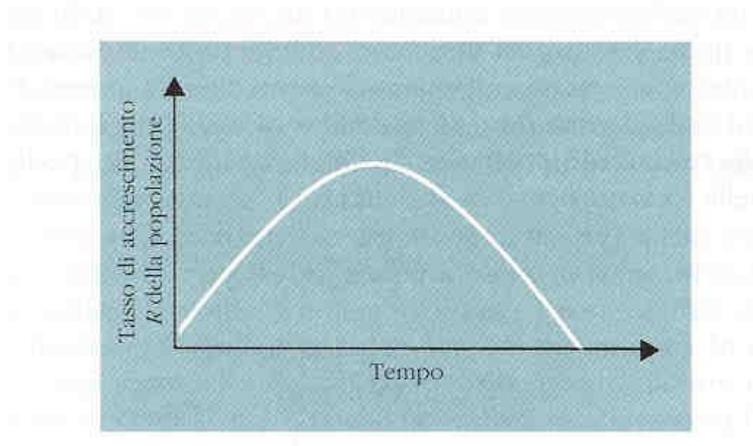


Es di popolazione a dinamica sigmoide:



- un coleottero in lab dove le risorse (cariossidi di frumento) venivano ripristinate settimanalmente
- gnu striato nel Serengeti, dove la pop si livella dopo essere aumentata a partire da basse densità causate da epidemia di peste bovina
- pop di salice *Salix cinerea* dopo che la mixomatosi ha impedito il pascolamento dei conigli

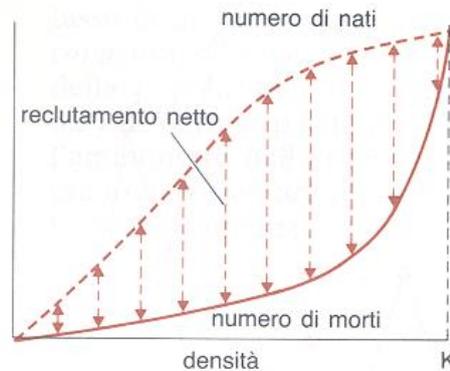
- Eq logistica è una GROSSOLANA semplificazione di ciò che avviene in natura...
- Eq logistica è puramente una descrizione matematica di una ipotesi... afferma che il tasso di accrescimento della popolazione inizialmente aumenta, quindi crolla, producendo una curva parabolica



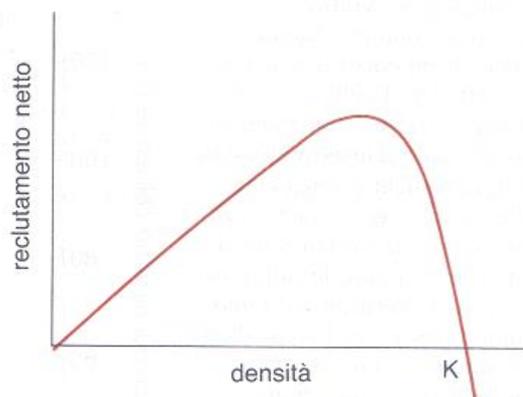
- Tuttavia, nonostante tutte le sue limitazioni, l'eq logistica costituisce parte integrante di numerosi modelli (competizione interspecifica, dinamica della predazione), ed ha svolto un ruolo di fondamentale importanza nello sviluppo dell'ecologia
- L'eq logistica può essere comunque utilizzata per prevedere grossolanamente (ma a volte una previsione grossolana è sempre meglio che niente) l'ammontare di popolazioni nel futuro. La sua forma differenziata diventa:

$$N_{(t)} = \frac{K N_{(0)} e^{rt}}{K - N_{(0)} + (N_{(0)} e^{rt})}$$

Un altro metodo x riassumere i modi in cui la competizione intraspecifica influenza le popolazioni è considerare il **RECLUTAMENTO NETTO**, cioè la differenza tra il numero dei nati e il numero dei morti in un determinato intervallo di tempo:

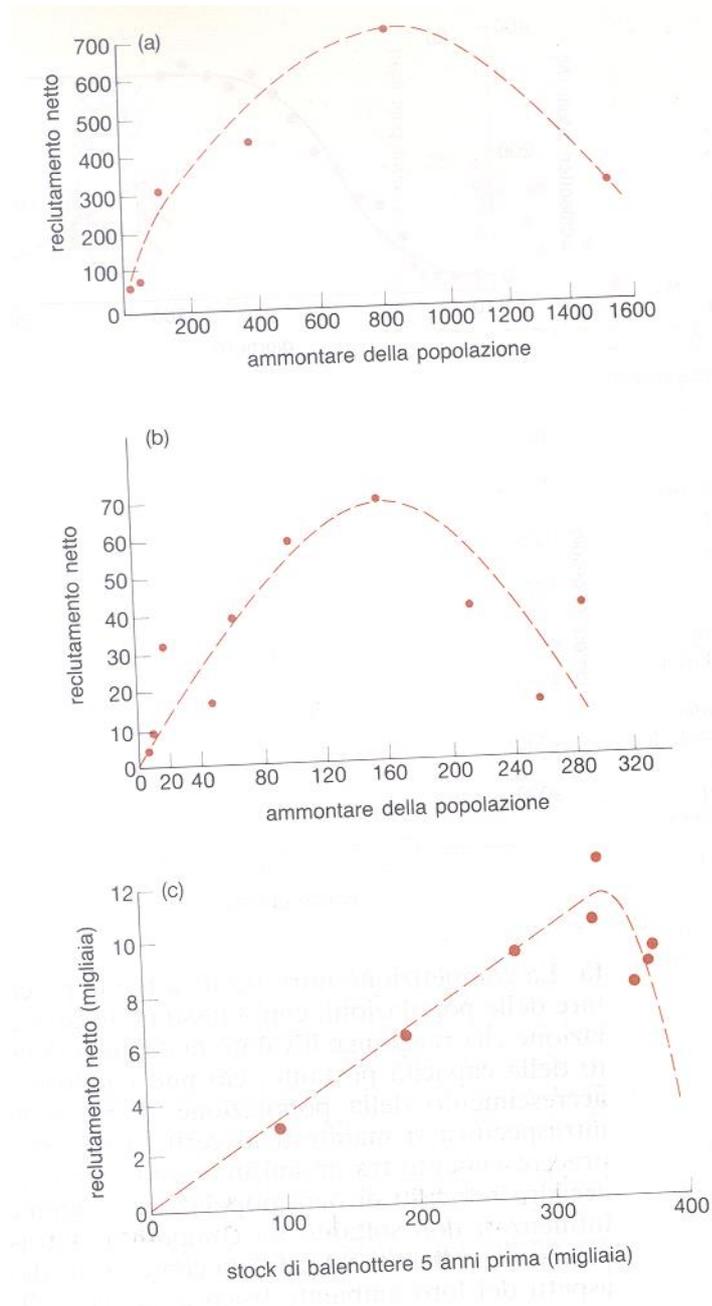


- Quando le densità sono basse, il reclutamento netto sarà basso poiché sono disponibili pochi individui che possono procreare o morire
- Il reclutamento netto sarà basso anche a densità elevate, quando la popolazione tende alla sua capacità portante
- Il reclutamento netto quindi raggiungerà il suo valore massimo in corrispondenza di una certa densità intermedia: il risultato sarà una curva a "gobba"



- La curva gobba rispecchia l'essenza del pattern di reclutamento netto quando la natalità e la mortalità sono densità-dipendenti in conseguenza della competizione intraspecifica

Alcune curve di reclutamento gobbe:

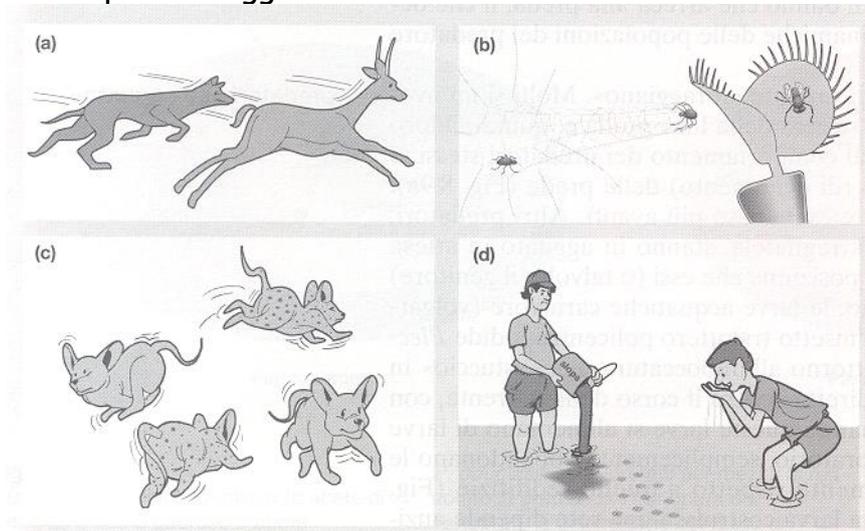


- (a) Einarsen (1945), fagiano comune su di un'isola dopo la sua introduzione nel 1937
- (b) Pearl (1927), una popolazione sperimentale di Drosophila
- (c) Allen (1972), stock di balenottera comune nell'Antartide

PREDAZIONE

Consumo di un organismo (preda) per opera di un altro organismo (predatore), in cui la preda è in vita quando il predatore l'attacca per la prima volta

- Classificazione dei predatori:
 1. tassonomica: carnivori, erbivori, onnivori
 2. funzionale (THOMPSON, 1982): predatori veri, pascolatori, parassitoidi e parassiti
 3. specialisti (monofagi, oligofagi) e generalisti (polifagi)
- Differenti tipi di foraggiamento:



- a) predatori attivi che cercano prede attive
 - b) predatori all'agguato in attesa che prede attive giungano presso di loro
 - c) trasmissione diretta dei parassiti: ospiti infettivi e ospiti non-infettati che si imbattono l'uno con l'altro
 - d) trasmissione tra stadi conducenti vita libera
- Comportamento di foraggiamento:
 - a) conseguenze del comportamento per le dinamiche di popolazione della preda e del predatore
 - b) perché particolari pattern di foraggiamento sono stati favoriti dalla selezione naturale

(hanno dato origine al più alto tasso netto di assunzione di energia, cioè la quantità di energia ottenuta nell'unità di tempo DOPO che si è tenuto conto dell'energia spesa dal predatore nel compiere il foraggiamento: approccio del foraggiamento ottimale)

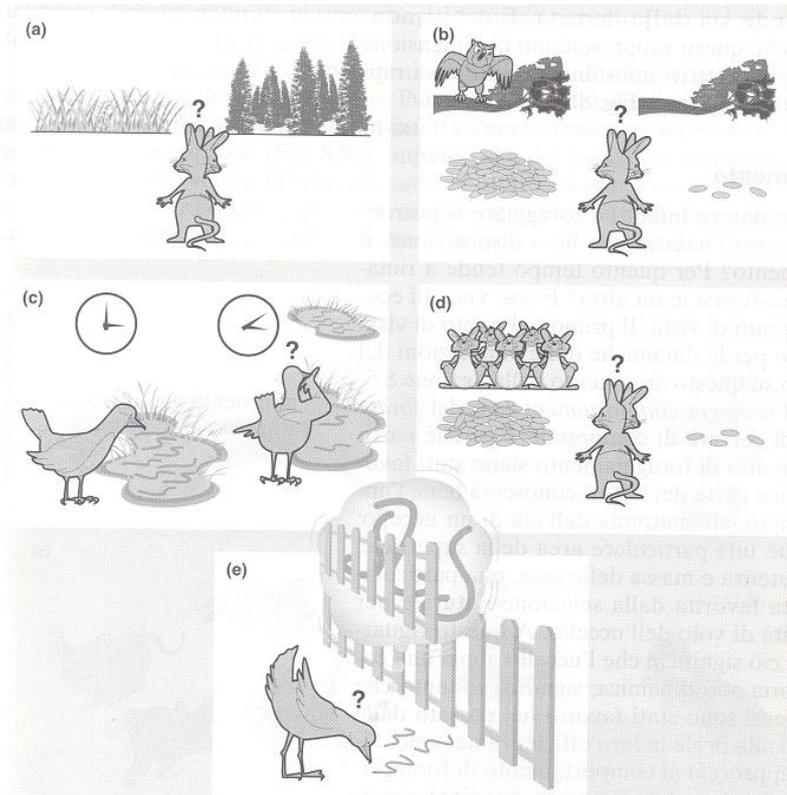
L'approccio del foraggiamento ottimale all'ampiezza della dieta

- Nonostante le limitazioni strutturali, > animali ha la potenzialità di consumare una gamma di cibi + ampia di quella che sceglie effettivamente
- Teoria del foraggiamento ottimale si basa su ipotesi:
 1. il modulo di comportamento di foraggiamento degli animali attuali sarà quello che è stato favorito dalla selezione naturale e che più potenzia la fitness di un animale
 2. un'alta fitness è ottenuta mediante un'alta velocità netta di assunzione di energia (differenza tra l'assunzione di energia lorda e i costi energetici per ottenere tale energia)
 3. gli animali considerati vengono osservati in un ambiente in cui il loro comportamento di foraggiamento è idoneo
- Teoria del foraggiamento ottimale compie previsioni sul comportamento di foraggiamento basandosi su modelli matematici: se un consumatore riesce a fare la cosa giusta nelle circostanze giuste, verrà favorito dalla selezione naturale

MAC ARTHUR & PIANKA (1966):

- ogni predatore (P) spende tempo ed energia nella ricerca e nella manipolazione (inseguimento, vittoria e consumazione) della preda (p)
- la ricerca è diretta verso certi tipi di p
- tuttavia si possono incontrare tipi diversi di potenziali p
- GENERALISTI inseguono una grande % delle p che incontrano
- SPECIALISTI continuano a cercare finchè non incontrano il tipo preferito

Applicazione dell'approccio del foraggiamento ottimale a una gamma di comportamenti



- scelta tra habitat: il foraggiamento è concentrato dove è più alta l'aspettativa di un lungo periodo di assunzione netta di energia OPPURE dove è più basso il rischio di periodi prolungati di bassa assunzione di energia?
- conflitto tra maggior disponibilità di alimento ed evitamento della predazione: dove foraggiare riflette solo l'assunzione di energia OPPURE c'è un bilanciamento dell'assunzione di energia rispetto al rischio di venire predato?
- tempo di permanenza nelle chiazze: resto nella stessa posizione per periodi prolungati, evitando viaggi improduttivi tra una chiazza e l'altra, OPPURE abbandono precocemente le chiazze prima che in esse le risorse si siano esaurite?
- decisione "libera ideale", il conflitto tra qualità delle chiazze e densità dei competitori: quali sono gli effetti di altri predatori in competizione che foraggiano nello stesso habitat?
- dieta ottimale: includere o no un tipo di alimento nella dieta (quando dietro l'angolo potrebbe esserci qualcosa di meglio)?

AMPIEZZA DELLA DIETA

Proficuità della preda: $E / (T_h + T_s)$

1) Sicuramente la preda più redditizia $p(x)$ (quella per cui è MASSIMO il tasso netto di assunzione di E) è compresa nella dieta di P

Quando la incontra la consuma sempre e NON la rifiuterà mai a favore di una p di tipo y (a minor tasso netto di assunzione di E) a parità di condizioni di scelta...

2) P incontra prima $p(y)$: cosa fare? Ignorare $p(y)$ e continuare a cercare la + redditizia $p(x)$ OPPURE accettare $p(y)$?

La scelta è basata sull'abbondanza di $p(x)$, cioè sulla frequenza di incontro tra P e $p(x)$, cioè su $T_s(x)$

$p(y)$ è accettata se:

$$E(y) / T_h(y) \geq E(x) / [T_h(x) + T_s(x)]$$

mentre è rifiutata se:

$$E(y) / T_h(y) < E(x) / [T_h(x) + T_s(x)]$$

Immaginiamo che sia conveniente accettarla, e P amplia la propria dieta: $p(x) + p(y)$

3) P incontra un terzo tipo, $p(z)$, in ordine di redditività decrescente: che fare?

Sarà conveniente includere $p(z)$ nella dieta se:

$$E(z) / T_h(z) \geq E(x,y) / [T_h(x,y) + T_s(x,y)]$$

o più in generale:

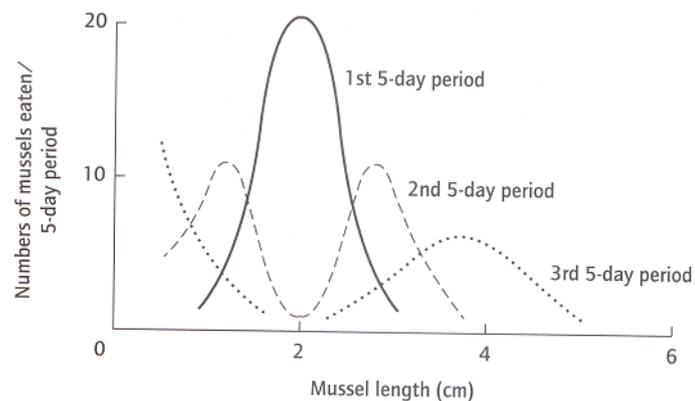
$$E(n) / T_h(n) \geq E / [T_h + T_s]$$

con n = tipo di preda successivo in ordine di redditività decrescente (Mac Arthur & Pianka, 1966; Charnov, 1976)

Preferenze alimentari di *Hediste diversicolor* e rango di redditività delle sue prede (Barnes et al., 2001):

Feeding mode and food type	Preference order	Rank order of assimilable energy per item
Scavenging on dead <i>Macoma</i> (bivalve mollusc)	1	1
Hunting live <i>Tubifex</i> (oligochaete annelid)	2	2
Hunting live <i>Corophium</i> (amphipod crustacean)	3	4
Hunting live <i>Erioptera</i> larvae (dipteran insect)	4	3
Deposit feeding on surface sediment particles	5	5
Suspension feeding on particles in the overlying water	6	6
Browsing live <i>Enteromorpha</i> (green alga)	7	7
Browsing live <i>Ulva</i> (green alga)	8	8
Hunting live <i>Hydrobia</i> (gastropod mollusc)	9	9

Preferenze di *Carcinus maenas* su *Mytilus edulis* di differenti dimensioni (prede non rimpiazzate) (Elner & Hughes, 1978)



Mac Arthur & Pianka (1966), Charnov (1976): dato che P include già un n di p proficue nella sua dieta, dovrebbe espandere la dieta (riducendo il tempo di ricerca) includendo anche la p successiva in ordine di proficuità decrescente?

La proficuità dell'i-esimo tipo di p (successivo p più proficuo) è:

$$E_i / tm_i$$

E_i = contenuto energetico

tm_i = il suo tempo di manipolazione

La proficuità media della "dieta presente" (comprendente tutti p + proficui di i) è:

$$E / (tm + tr)$$

tr = tempo di ricerca medio

La strategia ottimale (cioè aggiungere tipi di p sempre meno proficui) per P sarà inseguire i-esima p solo se:

$$E_i / tm_i \geq E / (tm + tr)$$

Il modello di MAC ARTHUR & PIANKA permette di formulare alcune ipotesi:

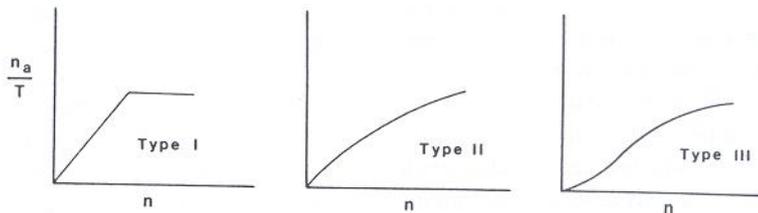
- i P con tm brevi rispetto a tr devono essere generalisti (es uccelli insettivori che spigolano il fogliame)
- i P con tm lunghi rispetto a tr devono essere specialisti (es leoni che vivono + o - costantemente in vista delle loro p e sono specializzati nella cattura di p che possono essere inquisite + proficuamente: immature, vecchie, ecc)
- un P deve avere dieta + ampia in ambiente improduttivo (p rare \Rightarrow tr grande) che in ambiente produttivo (tr breve)

DENSITA'-DIPENDENZA

- Il comportamento di P è influenzato dalla densità di p
- Relazione fra il tasso di consumo di P e la densità di p: RISPOSTA FUNZIONALE del consumatore
- HOLLING (1959, 1965, 1966) descrive 3 tipi di risposte funzionali, corrispondenti a 3 diverse strategie di foraggiamento di P in funzione della densità di p

se n = densità della preda

n_a/T = quantità di p consumata nel tempo



Tipo I: curva lineare fino ad un plateau (apparato alimentare saturato)

Tipo II: curva iperbolica (p: alta \Rightarrow bassa densità: maggior rischio di morte)

Tipo III: curva sigmoide (p: alta \Rightarrow bassa densità: minor rischio di morte)

Analisi del modello di risposta funzionale (Real, 1977, 1979; Emlen, 1984):

$$N_a = K N_t^\beta / X + N_t^\beta$$

N_a = prede consumate

N_t = densità iniziale delle prede

K = sazietà (tasso max di assunzione)

X = densità delle prede a cui $N_a = 0.5 K$

β = parametro associato alla forma della curva:

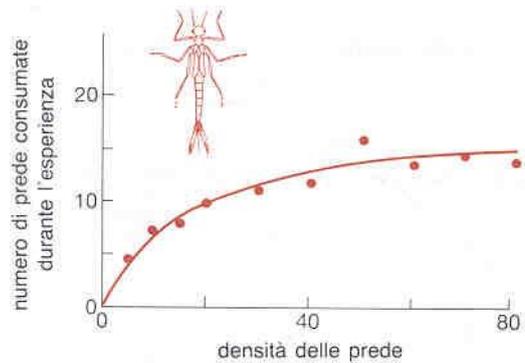
$\beta = 0 \Rightarrow$ curva lineare (Tipo I)

$\beta = 1 \Rightarrow$ curva iperbolica (Tipo II)

$\beta > 1 \Rightarrow$ curva sigmoide (Tipo III)

RISPOSTA FUNZIONALE DI TIPO II

Il tasso di consumo aumenta con la densità della preda, ma decelera gradualmente finchè non raggiunge un plateau in cui rimane costante, indipendentemente dalla densità della preda

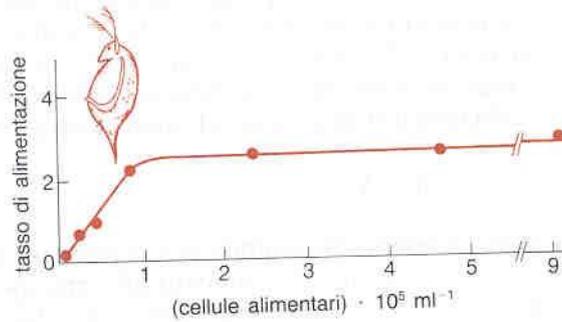


Interpretazione:

- P dedica un certo T_h a ciascun tipo di p che consuma (inseguimento, sopraffazione, consumazione, digestione, preparazione per un'altra ricerca...)
- al crescere della densità di p, trovarla diventa sempre + facile (diminuisce T_s)
- T_h però rimane sempre costante, e occupa una % crescente del tempo di P
- ad alte densità di p (T_s tendente a 0), P dedica tutto il suo tempo a manipolare p
- il tasso di consumo tende, e raggiunge, un plateau determinato dal n° max di T_h che possono essere contenuti nel tempo tot disponibile T
- molto comune, ma può portare p all'estinzione se in basse densità...

RISPOSTA FUNZIONALE DI TIPO I

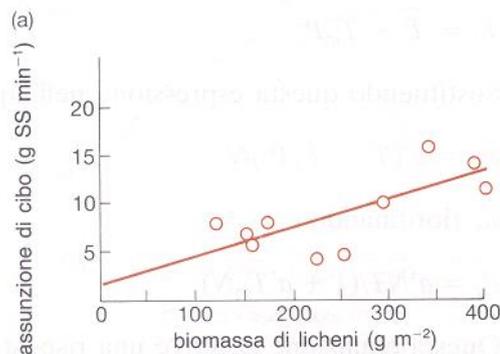
Il tasso di consumo aumenta linearmente fino a un max al crescere della densità della preda, poi si mantiene costante indipendentemente da ogni ulteriore aumento



Interpretazione:

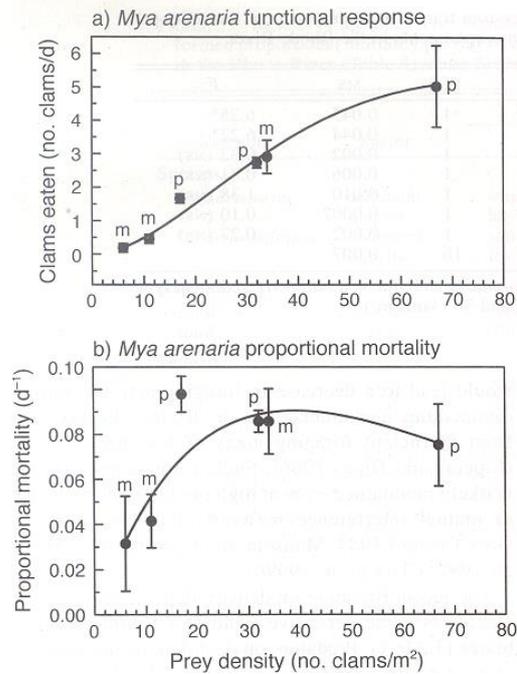
- al disotto del plateau T_h è nullo
- $T_s = T$
- vale $N_e = a' T_s N_f$
- la pendenza della retta è data da a'
- non molto comune (organismi filtratori o certi erbivori...)

es Batzli et al. (1981), renne che si alimentano di licheni: nell'intervallo esaminato di densità di cibo il tasso di consumo cresce linearmente



RISPOSTA FUNZIONALE DI TIPO III

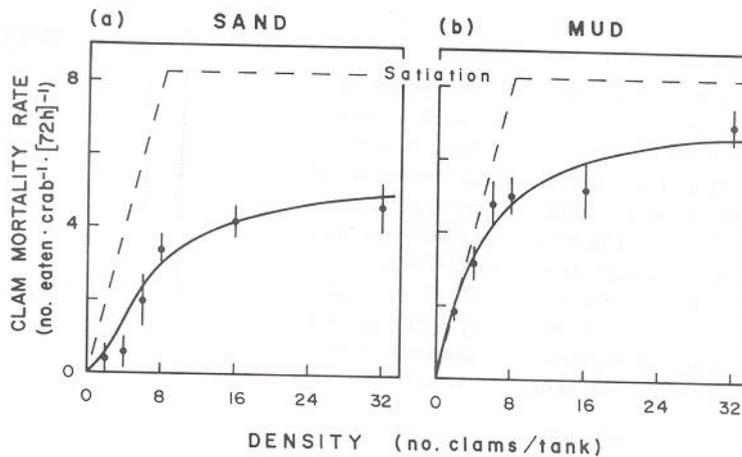
L'aumento della densità del cibo determina un aumento dell'efficienza di ricerca (tasso di attacco) del consumatore, o una diminuzione del suo tempo di manipolazione



Interpretazione:

- a basse densità p può essere difficile da trovare

es *Callinectes sapidus* su *Mya arenaria* in substrati differenti (Lipcius & Hines, 1986)



(curva sigmoide può ANCHE essere generata da un cambiamento di preferenza da parte di P: aumento di a' e diminuzione di $T_s \Rightarrow$ aumento del tasso di consumo PIU' RAPIDO di quanto ci si aspetterebbe da un aumento della sola densità del cibo)

a) Conseguenze delle risposte funzionali per la dinamica di popolazione

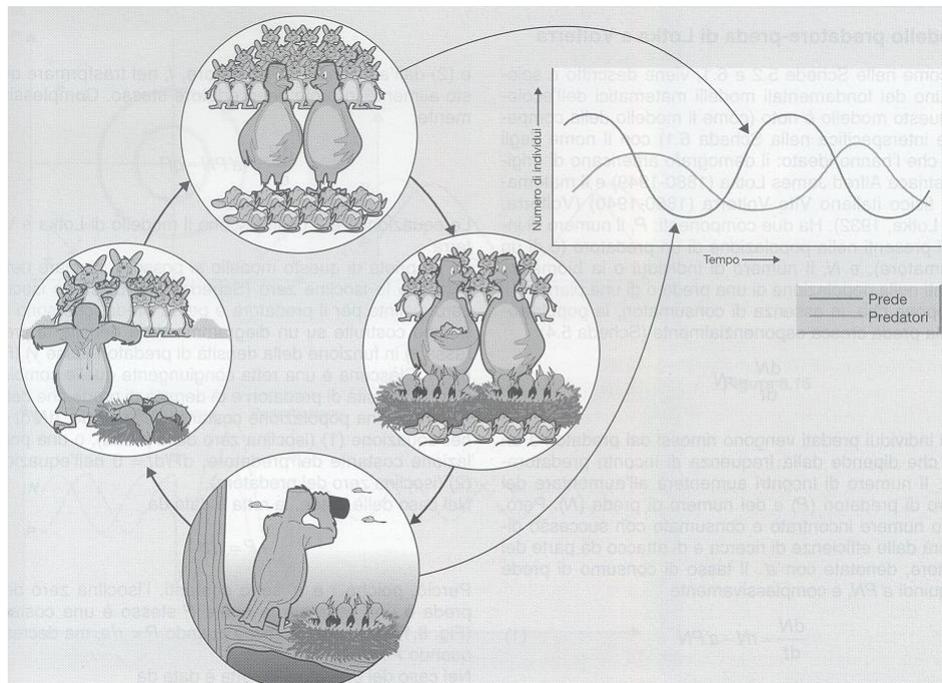
1. Se il tasso di consumo decelera al crescere della densità del cibo (tipo II, tipo I al plateau, tipo III ad alte densità) le prede in densità elevate avranno una **MINORE** **PROBABILITA'** di venire influenzate rispetto a prede in densità basse:

dipendenza dall'inverso della densità, con effetto destabilizzante sulla dinamica delle popolazioni preda

2. Se il tasso di consumo accelera al crescere della densità del cibo (tipo III a basse densità) le prede in densità elevate avranno una **MAGGIORE** **PROBABILITA'** di essere influenzate rispetto a prede in densità basse:

densità-dipendenza con effetto stabilizzante sulla dinamica delle popolazioni preda

b) Dinamica delle interazioni P-p: tendenza a presentare cicli



Tendenza di P e p a presentare oscillazioni accoppiate dell'abbondanza in conseguenza dei ritardi di tempo nelle risposte* degli uni all'abbondanza delle altre e viceversa

(*: elevata abbondanza di P rispecchia una elevata abbondanza di p *nel passato*, ma coincide con il declino dell'abbondanza di p *nel presente*, ecc)

LA DINAMICA DI POPOLAZIONE DELLA PREDAZIONE

Equazione di LOTKA-VOLTERRA:

- tasso di accrescimento di P è fz del tasso di incontri vittoriosi con p
- tasso di mortalità di P dipende da tutte le altre risorse
- tasso di accrescimento di p è fz del suo tasso naturale di incremento
- tasso di mortalità di p è fz del tasso di incontri con P

per la popolazione preda (N_1):

$$dN_1 / dt = r_1 N_1 - a' N_1 N_2$$

per la popolazione predatrice (N_2):

$$dN_2 / dt = fa' N_1 N_2 - q_2 N_2$$

r_1 = tasso intrinseco di accrescimento della preda

N_1 = densità prede N_2 = densità predatori

a' = frazione di contatti fatali alla preda

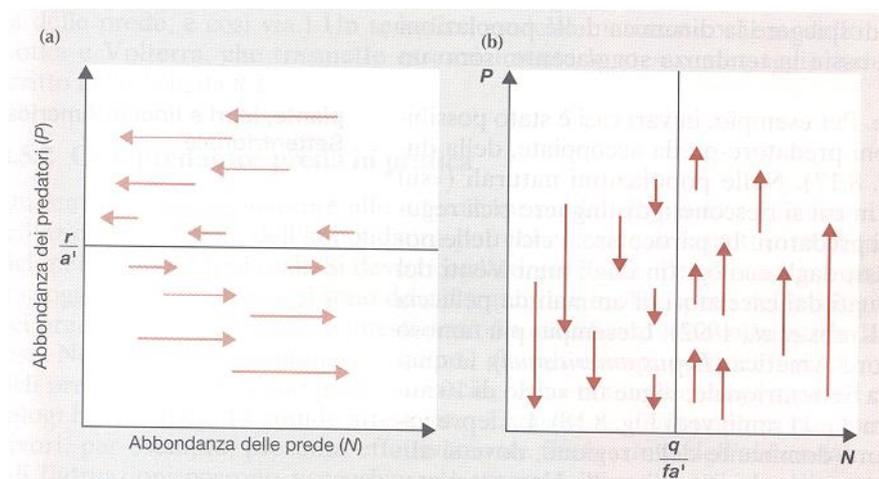
q_2 = tasso di mortalità del predatore

fa' = tasso di accrescimento del predatore per unità di contatto con la preda

Isocline di accrescimento zero per preda ($dN_1/dt=0$; a) e Predatore ($dN_2/dt=0$; b):

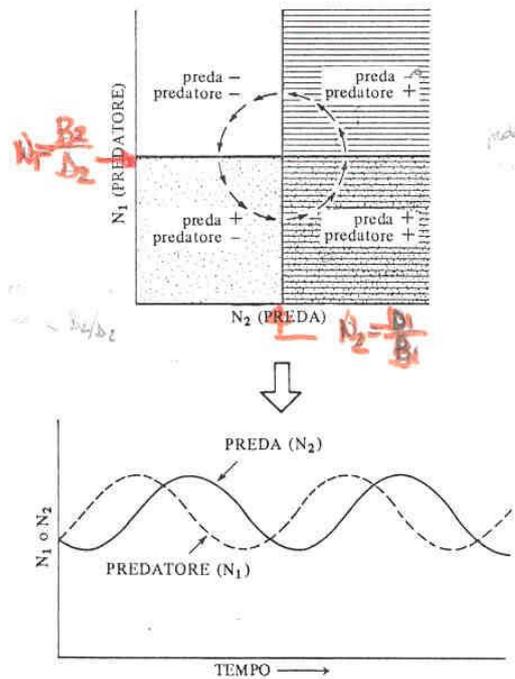
Per p: $r_1 N_1 = a' N_1 N_2 \Rightarrow N_2 = r_1 / a'$

Per P: $fa' N_1 N_2 = q_2 N_2 \Rightarrow N_1 = q_2 / fa'$



LOTKA-VOLTERRA: sistema oscillante con n° p e P inversamente accoppiati:

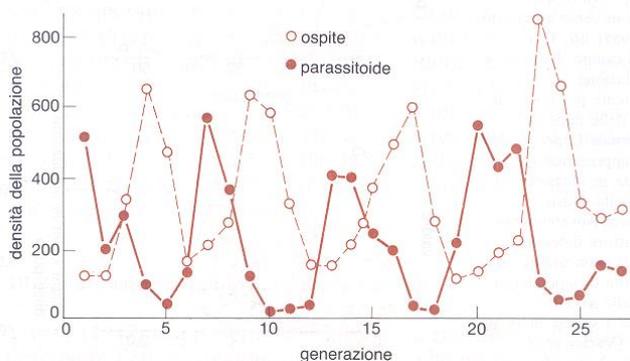
- P scarsi e p numerose: P incrementano velocemente riducendo p
- P numerosi e p scarse: P competono vigorosamente e vanno incontro a mortalità per fame
- pressione di predazione su p si allenta e la pop si espande completando il ciclo
- ci sarebbero quindi sempre o "troppi" P o "troppe" p



LOTKA-VOLTERRA è troppo semplice:

l'isocline 0 di P indica che un numero costante di p sia sufficiente per mantenere qualsiasi numero di P...

Oscillazioni accoppiate stabili sono state ottenute solo in laboratorio... es Utida (1957) tra *Callosobruchus chinensis* e il suo parassitoide *Heterospilus prosopidis*...



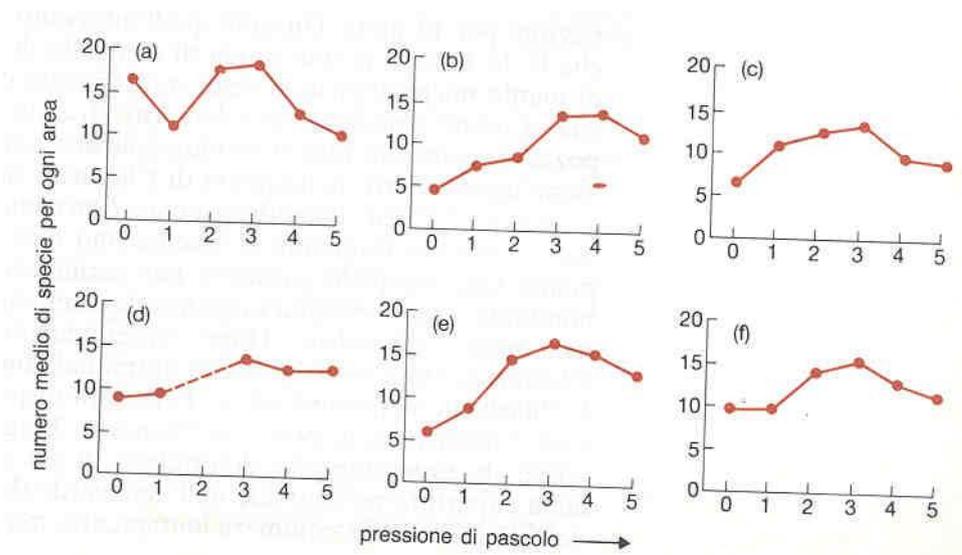
L'INFLUENZA DELLA PREDAZIONE SULLA STRUTTURA DELLE COMUNITA'

1. Predatori generalisti

Le tosaerba e i conigli sono predatori relativamente non-selettivi, anche se i conigli sono generalmente più esigenti delle tosaerba...

1954: introduzione della mixomatosi in Inghilterra \Leftarrow riduzione delle popolazioni di conigli \Leftarrow aumento delle angiosperme perenni (es: orchidee) \Leftarrow dominanza da parte di alcune spp di graminacee

ZEEVALKING & FRESCO (1977): relazione tra ricchezza di spp di piante e intensità di pascolo da parte di conigli su dune sabbiose nelle Isole Frisone (NL)



- Un pascolo completamente non-selettivo (es: tosaerba) esercita effetti differenziali sull'accrescimento di differenti specie
- Gli effetti esercitati sulla comunità dipendono da quali gruppi di specie ne risentono maggiormente
- Se sono le spp subordinate che soffrono maggiormente, possono essere spinte all'estinzione e la diversità si ridurrà
- Se sono le spp dominanti competitive, il risultato sarà quello di liberare spazio e risorse per altre spp, e la diversità aumenterà

Quando la predazione promuove la coesistenza di specie tra cui ci sarebbe altrimenti esclusione competitiva, il fenomeno è detto **COESISTENZA MEDIATA DALLO SFRUTTATORE**

2. Predatori relativamente selettivi

LUBCHENCO (1978) in pozze di marea del New England (USA)

- Preferenze alimentari di *Littorina littorea* \Leftarrow *Enteromorpha intestinalis* (alga verde)
- Composizione algale delle pozze: da stand quasi puri di *Enteromorpha* a stand quasi puri di *Chondrus crispus* (alga rossa)
- Esperimento:
 - 1) eliminazione di tutte le Littorine da una pozza di *Chondrus*
 - 2) aggiunta di Littorine ad una pozza di *Enteromorpha*
 - 3) osservazione di una pozza di controllo (senza manipolazioni)
- Nel controllo (pt 3) *Littorina* si cibava degli stadi giovanili di molte alghe effimere (tra cui *Enteromorpha*) che si insediavano sui talli di *Chondrus*, e non si produsse alcuna variazione nella composizione algale
- Nella pozza (1) *Enteromorpha* si insediò, raggiunse la dominanza ed escluse competitivamente *Chondrus* \Leftarrow la presenza di *Littorina* era responsabile della dominanza di *Chondrus* nelle pozze di *Chondrus*
- Nella pozza (2) la copertura di *Enteromorpha* passò dal 100% a meno del 5% \Leftarrow *Chondrus* colonizza lentamente, ma alla fine giunge a dominare le pozze dove *Littorina* ha consumato ed eliminato il suo competitore

Ma perché alcune pozze contengono Littorine (pozze a *Chondrus*) ed altre no (pozze ad *Enteromorpha*)?

- La probabilità che le larve planctoniche si insedino nelle pozze è identica, ma
- *Carcinus maenas*
 - 1) si ciba di giovani Littorine, impedendo loro di insediare una nuova popolazione
 - 2) trova rifugio sotto i talli di *Enteromorpha*
- i gabbiani cacciano a vista i granchi, e li predano dove è assente la verde copertura algale (pozze di *Chondrus*) \Leftarrow non c'è impedimento alla prosecuzione del reclutamento di Littorine in tali pozze...

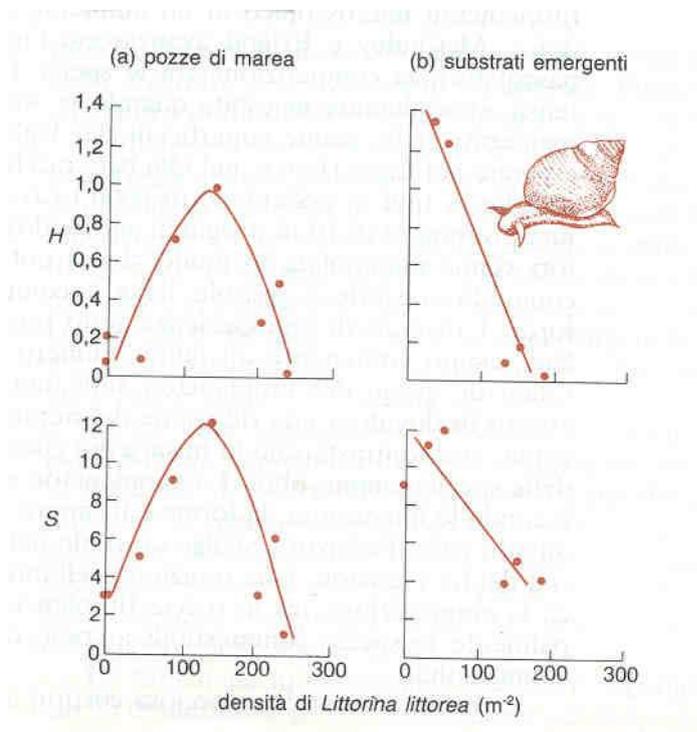
La predazione selettiva favorisce una più alta diversità della comunità se le prede preferite sono competitivamente dominanti

Il quadro cambia se le specie predata preferita è competitivamente inferiore alle altre prede

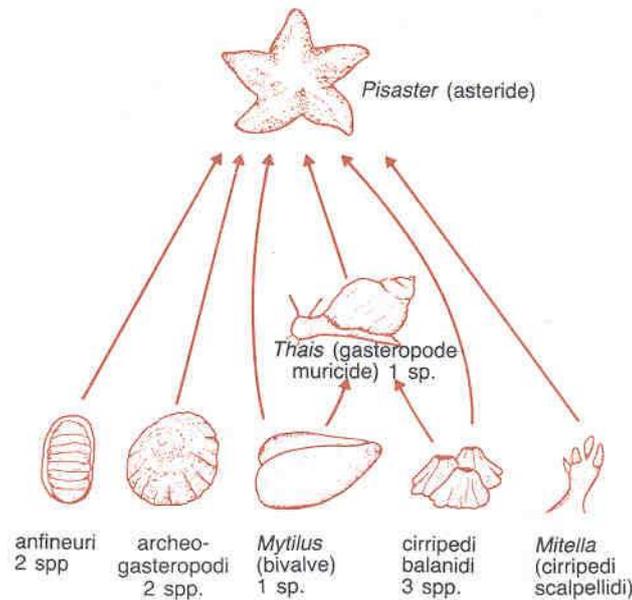
LUBCHENCO (1978) su coste rocciose dell'Inghilterra:

- sui substrati emergenti le alghe dominanti sono quelle rosse perenni
- alcune spp verdi effimere riescono a mantenere una posizione precaria nei siti in cui *Littorina littorea* è rara o assente

Ogni aumento della pressione di pascolo fa diminuire la diversità algale, in quanto le spp preferite vengono consumate totalmente e viene loro impedito di riinsediarsi



PAINÉ (1966): comunità della costa rocciosa pacifica degli USA



- asteride *Pisaster ochraceus* preda cirripedi e mitili, oltre ad altri organismi
- esperimento: eliminazione di *Pisaster* da tratti di costa
- entro alcuni mesi *Balanus glandula* si insediò con successo
- in seguito fu spiazzato da *Mytilus californianus* che finì per essere dominante
- tutte le spp di alghe scomparvero per la mancanza di spazio
- i brucatori si allontanarono, perché lo spazio era limitato e il cibo inadatto
- complessivamente, l'eliminazione degli asteridi determinò una riduzione del n° di spp da 15 a 8

Pisaster ochraceus mette a disposizione spazio per le specie competitivamente subordinate ritagliando aree prive di cirripedi e di mitili che altrimenti avrebbero escluso gli altri invertebrati e le alghe nella competizione per lo spazio.

Ancora: COESISTENZA MEDIATA DALLO SFRUTTATORE...

3. Predatori specialisti

Molte spp predatrici sono altamente specifiche nei cibi che consumano:

- panda maggiore (*Ailuropoda melanoleuca*) \Leftarrow germogli di bambù
- afanittero *Cediopsylla tepolita* \Leftarrow sangue di *Romerolagus diazi*
- ecc

Quando la risorsa alimentare si esaurisce, essi non sono in grado di passare a qualcos'altro

Questi specialisti producono catene alimentari lineari in una comunità che è costituita in gran parte da reti alimentari ramificate

Essi sono in una certa misura isolati e segregati dal resto della comunità e dalle sue influenze:

- se il loro cibo è sovrasfruttato, saranno loro che soffriranno eccessivamente
- se diventano sovrabbondanti o rari è soltanto la loro preda che soffre o si avvantaggia

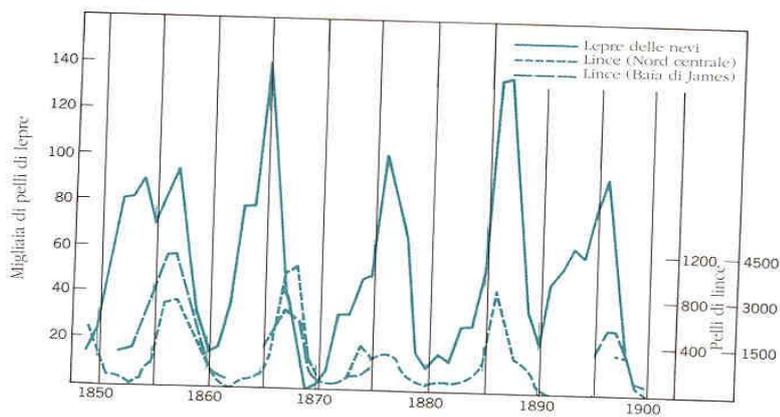
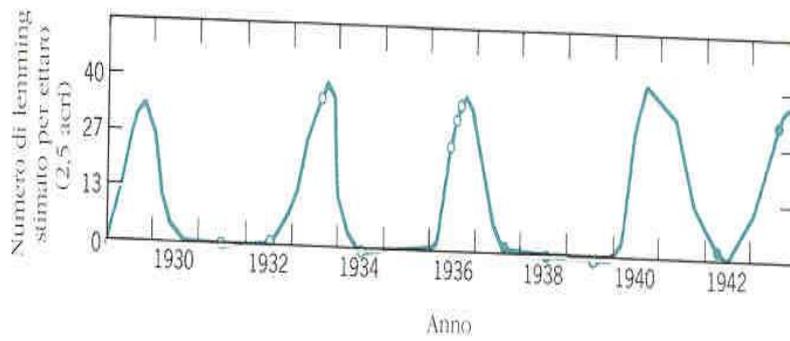
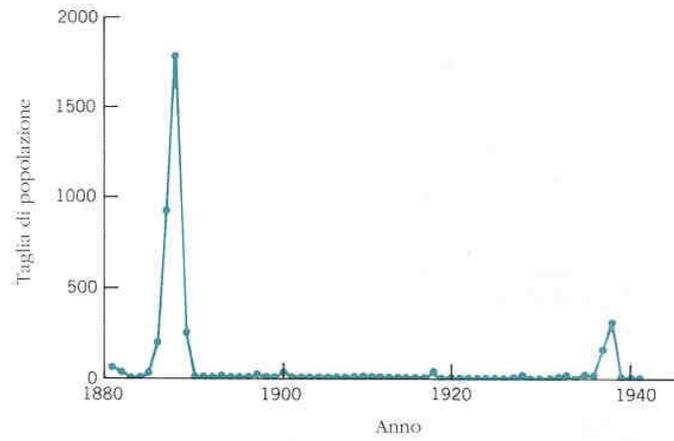
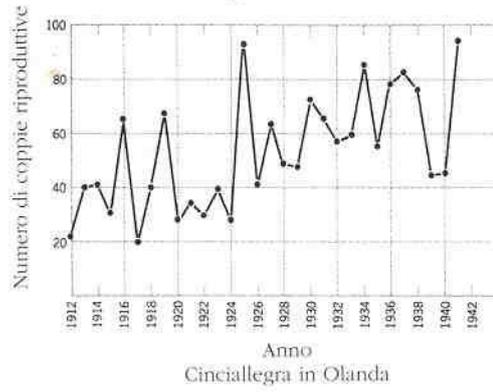
E' questo grado di segregazione dal resto della comunità che rende tali specialisti un materiale molto idoneo alla LOTTA BIOLOGICA: predatori specialisti, introdotti per uccidere una pianta infestante o un insetto nocivo, non si estendono agli altri organismi quando hanno posto sotto controllo il nemico.

Inoltre raramente o mai portano la preda all'estinzione: entrano in interazioni predatore-preda in cui entrambi persistono, ma spesso a basse densità

Es: *Opuntia inermis* e *Cactoblastis cactorum* in Australia

LA REGOLAZIONE NATURALE DEL NUMERO

- Ciò che è comune permane comune e ciò che è raro permane raro...
- Il controllo del numero è relativo al modo in cui la vita è stata organizzata in popolazioni di spp con nicchie prestabilite
- Se la nicchia è un mestiere definito, le opportunità per la vita saranno altrettanto strettamente limitate...
- La nicchia determina il numero (o almeno il limite >): in cielo ci sono pochi falchi e molti piccioni, e sarà sempre così finché ci saranno falchi e piccioni...
- Tutti gli organismi fanno troppi figli... selezione naturale opera una cernita per adeguare i numeri alle nicchie
- Densità-dipendenza: la cernita è applicata + intensamente nel momento in cui gli individui si accumulano nello stesso punto... abbattimento selettivo per > del tasso di mortalità o interferenza con la riproduzione
- Densità-indipendenza: fuoco, siccità, ecc
- Predazione
- WHITE (XVIII sec) e rondini a Selborne: eleganza del bilancio della natura...
- Per altre spp invece il bilancio della natura è irritantemente irregolare...
- Ampie fluttuazioni numeriche (es insetti)... e periodicità di ritrovo di molte popolazioni (lemming, lepri e linci...)



Le popolazioni naturali hanno dinamiche che variano

- da una costanza estrema (uccelli nidificanti)
- all'irregolarità di ampie fluttuazioni (falene)
- a popolazioni che oscillano con regolarità (lemming)

Conclusioni:

- LACK (1954): > popolazioni erano stabili in una condizione di equilibrio densità-dipendente (es aironi in Inghilterra); accrescimento della popolazione di tipo logistico
- ANDREWARTHA & BIRCH (1954): gli equilibri densità-dipendenti NON sono diffusi in natura; i numeri sono mantenuti bassi da intemperie o da predazione (es *Austroicetes cruciata* in Australia); accrescimento della popolazione di tipo esponenziale

...???

PERCHE' LA TERRA E' VERDE?

HAIRSTON, SMITH & SLOBODKIN (1960):

"... se gli erbivori fossero limitati dall'energia alimentare (e competessero per il cibo) ... il supplemento alimentare è ristretto ... nel qual caso la terra non sarebbe verde ma eterogeneamente mangiata dagli erbivori ..."

- i numeri degli erbivori sono mantenuti bassi dai predatori (controllo top down)
- le piante sfuggono dal controllo degli erbivori, e sono controllate dalla competizione per le risorse (controllo bottom up)
- la competizione acquista significato tra predatore e predatore sul corpo degli erbivori (le piante sono i reali vincitori non appena un predatore insegue una preda...)

Modello HSS:

"L'intero livello trofico delle piante è limitato dalle risorse; l'intero livello trofico degli erbivori è controllato dai predatori; e l'intero livello trofico dei predatori, così come le piante, è limitato dalle risorse"

(in realtà, il paradigma del flusso di energia è alla base del colore verde della terra...)

L'IPOTESI DELLA COMPETIZIONE

Definizione (ANDREWARTHA & BIRCH, 1954):

"La competizione esiste tutte le volte che una risorsa preziosa o necessaria è cercata contemporaneamente da un numero di animali o piante (della stessa specie o di specie differenti) quando quella risorsa scarseggia; o, se la risorsa non è limitante, la competizione esiste quando gli animali o le piante che cercano quella risorsa si danneggiano nel processo..."

Competizione nella stessa specie: lotta per l'opportunità di occupare nella successiva generazione una delle nicchie rese vacanti per morte (COMPETIZIONE INTRASPECIFICA)

Competizione tra spp diverse: COMPETIZIONE INTERSPECIFICA

Comp. di tipo contest: il "gioco" chiude a zero, con chiari vincitori e vinti

Comp. di tipo scramble: non chiude a zero (es larve di insetti su pezzo di carne: i vincitori finali terminano con solo una piccola porzione dell'energia disponibile...)

LOMNICKI (1988):

"... le reali dinamiche della popolazione cambieranno molto se la competizione è una contesa diretta per le risorse o se le risorse sono sprecate (consumate) in un scramble ... popolazioni sovraffollate cresceranno più lentamente quando la competizione è del tipo scramble a causa del consumo (spreco) delle risorse..."

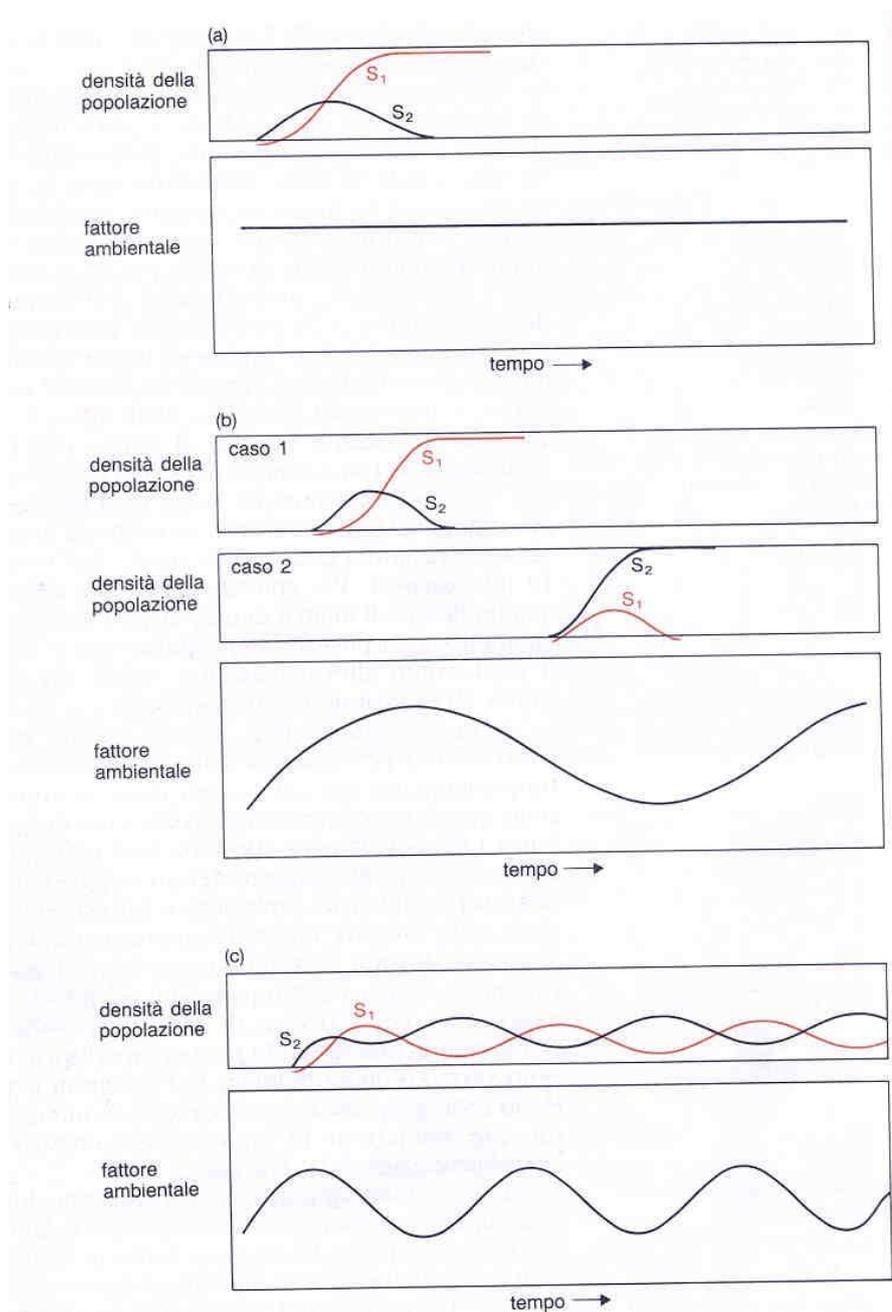
UNA ALTERNATIVA ALLA COMPETIZIONE

Lotka-Volterra: in un ambiente uniforme e costante tutte le spp in comp, tranne una, saranno spinte all'estinzione. La coesistenza è possibile solo se esiste un sufficiente differenziamento delle nicchie tra le spp

Ciò è valido se:

- comp ha luogo esattamente per la stessa risorsa nello stesso tempo
- in un ambiente uniforme e stabile
- finchè non è raggiunto l'equilibrio

Ma in molte comunità naturali l'equilibrio competitivo è l'eccezione anziché la regola...



EQUILIBRIO & NON-EQUILIBRIO

- Teoria dell'equilibrio: concentra l'attenzione sulle proprietà di un sistema in un pt di equilibrio, tempo e variazione NON sono fondamentali
- Teoria del non-equilibrio: si occupa del comportamento transitorio di un sistema lontano dal pt di equilibrio e concentra l'attenzione sul tempo e sulla variazione

Pt di equilibrio: stati verso cui i sistemi tendono ad essere attratti, ma attorno ai quali possono esserci fluttuazioni + o - ampie

- Comunità chiusa: Lotka-Volterra
- Comunità aperta: comunità reali sono sistemi costituiti da mosaico di chiazze entro cui avvengono le interazioni, ma c'è migrazione da chiazza a chiazza

Una singola chiazza senza migrazione è, per definizione, un sistema chiuso: l'estinzione è definitiva

L'estinzione in una chiazza di un sistema aperto non rappresenta la fine, in quanto offre la possibilità di riinvasione da altre chiazze...

ETEROGENEITA' TEMPORALE E PERTURBAZIONE FISICA

Le perturbazioni che aprono lacune sono comuni in tutti i tipi di comunità:

- nelle foreste: venti, fulmini, terremoti, boscaioli, morte di un albero
- nelle praterie: gelo, animali fossori, piedi, escrementi dei pascolatori
- coste rocciose: onde, uragani, tronchi alla deriva

La formazione di lacune ha notevole importanza per spp sessili o sedentarie che hanno esigenza di spazio aperto, e ha importanza minore nella vita delle spp animali mobili per le quali lo spazio non è una risorsa limitante

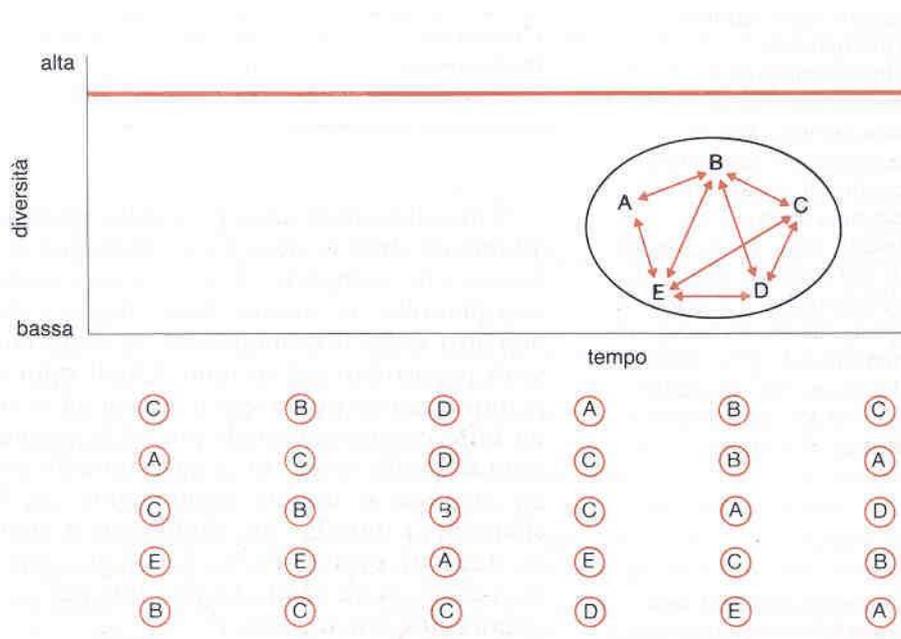
Nelle comunità, le lacune verranno colonizzate da una o più spp che attraverseranno una minisuccessione + o - prevedibile. In assenza di altre perturbazioni, tali lacune ritorneranno allo stadio climax tipico di quella regione.

Alternativamente, in casi di lacune individuali che possono essere occupate da un organismo individuale, il risultato della colonizzazione può essere molto meno prevedibile, e un membro di una qualsiasi di numerose spp può arrivare a dominare lo spazio, almeno per la durata della sua vita.

Lotteria competitiva per le lacune

Se le spp sono equivalenti nella capacità di invadere le lacune, sono ugualmente tolleranti per le condizioni abiotiche, e sono capaci di detenere le lacune contro tutti durante la loro vita, la probabilità di esclusione competitiva si riduce molto in un ambiente in cui compaiono lacune continuamente e casualmente.

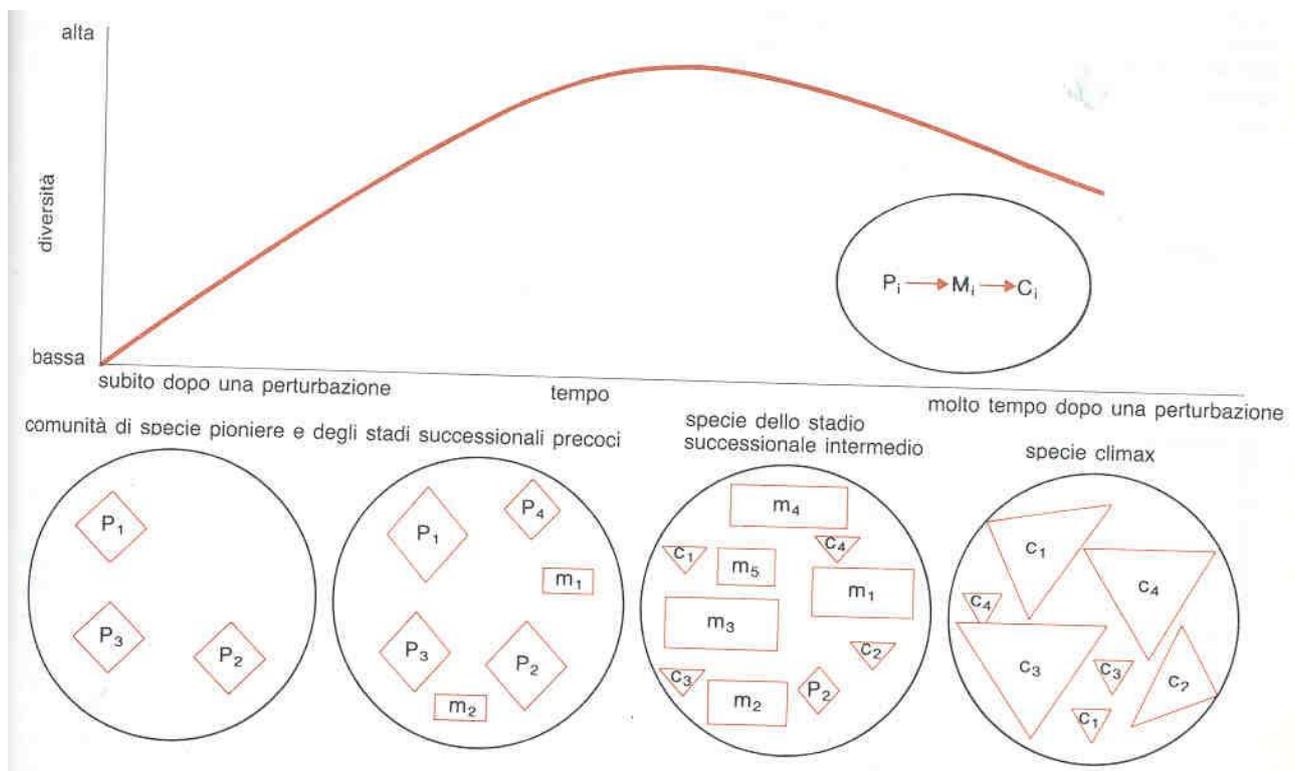
In ogni occasione in cui un organismo muore, la lacuna viene riaperta per essere invasa: sono possibili tutte le sostituzioni immaginabili, e la ricchezza di spp si manterrà ad un livello elevato



SALE & DOUGLAS (1984): pesci coesistenti nelle scogliere tropicali

PERTURBAZIONI CHE INTERROMPONO LA SUCCESSIONE

- In molte comunità gli stadi di colonizzazione delle lacune sono ragionevolmente prevedibili: la lacuna subisce una "minisuccessione"
- Lo spazio aperto viene colonizzato da spp opportuniste degli stadi precoci della successione (P1, P2, ecc)
- Col trascorrere del tempo altre spp invadono, quello con più bassa capacità di dispersione, arrivando a dominare la successione intermedia (m1, m2, ecc) e spingendo all'estinzione le spp pioniere
- Più tardi ancora, la comunità riacquista lo stadio climax in cui i competitori più efficienti (c1, c2, ecc) espellono i loro vicini
- In questa sequenza, la diversità comincia ad un basso livello, cresce nello stadio intermedio e ritorna a decrescere nello stadio climax
- Questo processo è fondamentalmente diverso da una lotteria competitiva, poiché le spp vengono sostituite da altre spp in una sequenza ragionevolmente prevedibile



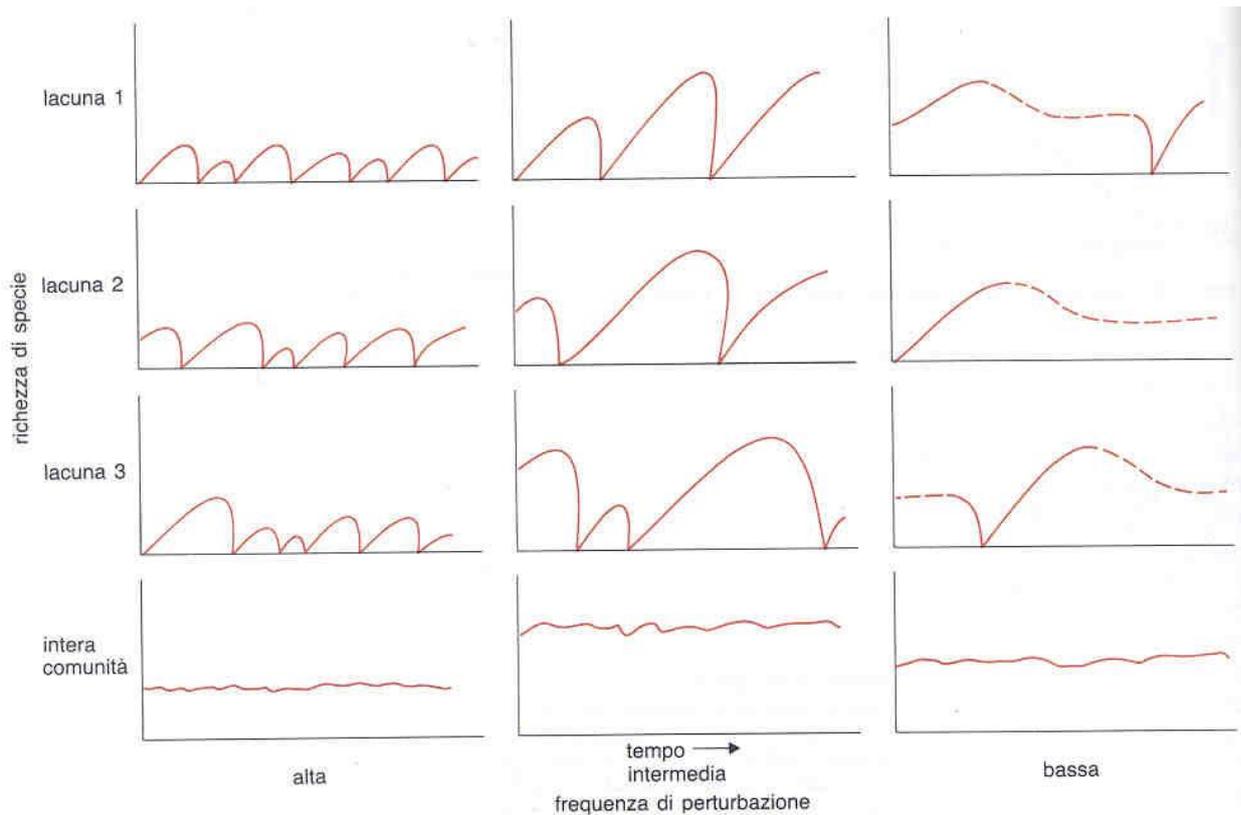
- Alcune perturbazioni sono sincronizzate (in fase) su aree estese
- es: un incendio nella foresta può distruggere un tratto enorme di comunità climax; l'intera area procede poi attraverso una successione + o - sincrona, con la diversità che cresce nel corso della fase di colonizzazione precoce e decresce di nuovo attraverso l'esclusione competitiva via via che la comunità si avvicina al climax
- Altre perturbazioni sono + piccole, e producono un mosaico di habitat
- Se queste perturbazioni sono sfasate, la risultante comunità comprende un mosaico di chiazze in differenti stadi della successione
- Un mosaico climax, prodotto da perturbazioni sfasate, presenta una diversità di spp molto maggiore rispetto ad un'area estesa non perturbata per un intervallo di tempo molto lungo e occupata da una o un piccolo numero di spp climax dominanti

L'INFLUENZA CHE LE PERTURBAZIONI ESERCITANO SU UNA COMUNITA' DIPENDE DAL FATTO CHE LA FORMAZIONE DELLA LACUNA SIA IN FASE O SFASATA NEL TEMPO, DALLA FREQUENZA CON CUI VENGONO APERTE LE LACUNE E DALLE DIMENSIONI DELLE LACUNE PRODOTTE

FREQUENZA DI FORMAZIONE DELLE LACUNE

IPOTESI DEL DISTURBO INTERMEDIO: CONNELL & HUSTON (1978, 1979)

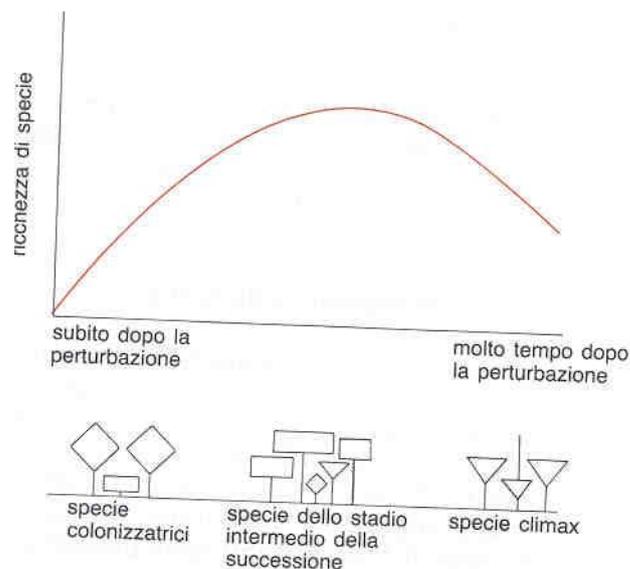
"... la più alta diversità è mantenuta a livelli intermedi di perturbazione..."



- Subito dopo una grave perturbazione, propangoli di spp pioniere arrivano nello spazio aperto.
- Se si producono frequentemente altre perturbazioni, le lacune non progrediranno oltre lo stadio pioniere e la diversità della comunità sarà bassa
- Al crescere dell'intervallo fra le perturbazioni, crescerà anche la diversità, poiché c'è tempo disponibile per l'invasione di altre spp: è questa la situazione che si crea ad una frequenza intermedia di perturbazione
- A frequenze molto basse, la maggior parte della comunità per la maggior parte del tempo raggiungerà il climax e vi permarrà, mentre l'esclusione competitiva avrà ridotto la diversità

SOUSA (1979) in comunità algale intercotidale associata a massi di varie dimensioni nella California meridionale:

- 3 classi di massi: piccoli (ribaltati frequentemente), medi (ogni tanto), grandi (quasi mai)
- le 3 classi di massi possono essere considerate come chiazze esposte ad una frequenza decrescente di perturbazione quando le onde generate dalle tempeste invernali li capovolgevano
- sequenza successionale in assenza di perturbazione:
 1. 1° mese: *Ulva* spp
 2. aut/inv 1° anno: alghe rosse *Gelidium*, *Gigartina* & *Rhodoglossum*
 3. dopo 2-3 a: *Rhodoglossum* domina



- perturbazione: onde ribaltano i massi
 1. massi piccoli: solo *Ulva*, bassa diversità
 2. massi medi: spp appartenenti a tutti gli stadi successionali, alta diversità
 3. massi grandi: monoculture di *Rhodoglossum*, bassa diversità

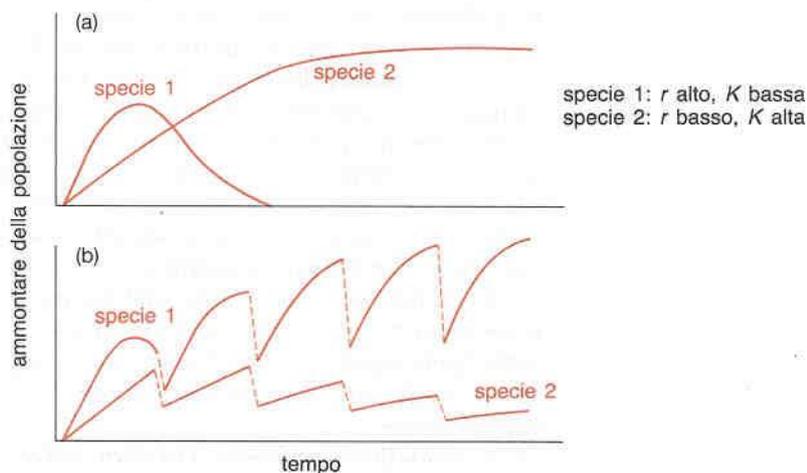
SISTEMI CHIUSI DI NON-EQUILIBRIO

La variabile importante in una teoria di non-equilibrio per la competizione è la velocità con cui si produce l'esclusione competitiva

Anche le riduzioni non-selettive periodiche dell'ammontare della popolazione (causate da predatori o perturbazioni) influenzano il risultato della competizione

HUSTON (1979): simulazione di Lotka-Volterra

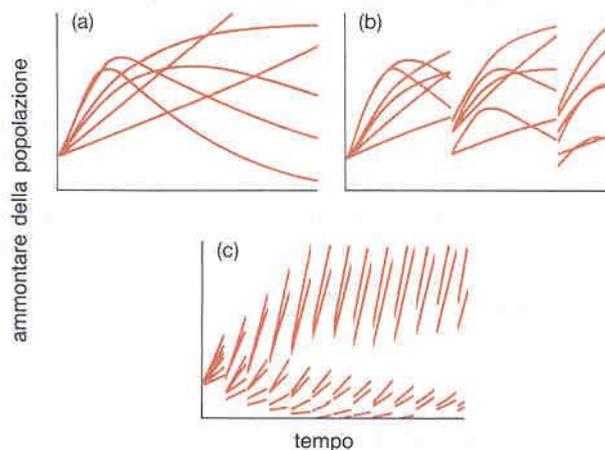
- viene raggiunta l'esclusione competitiva
- esclusione competitiva è impedita da riduzioni periodiche, indipendenti dalla densità, della popolazione



Nella 2.a fig il risultato della competizione è diverso: le spp coesistono molto più a lungo, benchè alla fine la sp 2 si estingue perché il suo basso tasso di accrescimento (r) non permette alla popolazione di riprendersi a sufficienza tra una perturbazione e la successiva. La sp 2 era quella che trionfava in condizioni di equilibrio in virtù della sua più alta capacità portante (K).

HUSTON ha anche costruito modelli di comunità, costituite da 6 spp, in cui le perturbazioni:

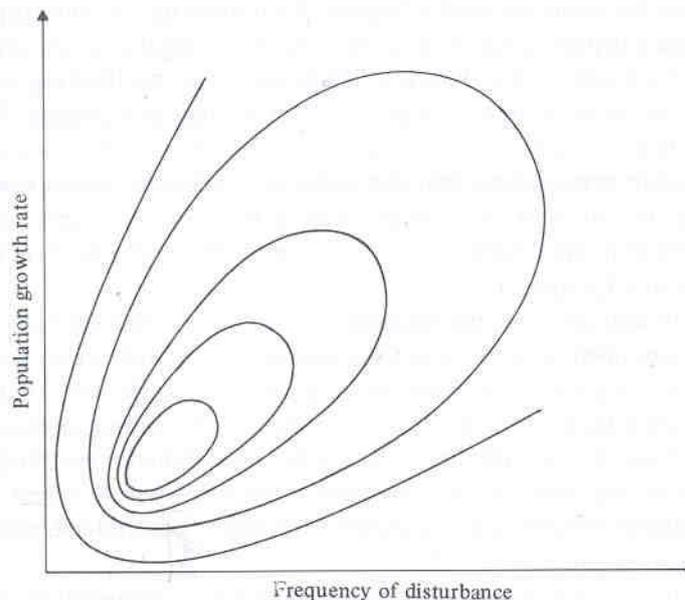
- non si producono mai
- si producono con frequenza intermedia
- sono molto frequenti



- in assenza di perturbazioni, le esclusioni competitive si producono con rapidità relativamente elevata (una sp si è già estinta al termine del ciclo)
- a frequenze intermedie, la diversità è più alta per un tempo molto più lungo
- ad alte frequenze, la diversità viene ridotta da estinzioni di spp che sono incapaci di riprendersi tra una perturbazione e l'altra

IPOTESI DEL DISTURBO INTERMEDIO

Modello di Huston sulle relazioni tra tassi di crescita, frequenza del disturbo e diversità in una comunità. Le isolinee racchiudono spazi di egual diversità, con i valori più alti verso il centro del diagramma.



- dove i tassi di crescita dei competitori sono bassi, la diversità è bassa a basse frequenze di disturbo, a condizione che il tempo tra successivi episodi di disturbo sia sufficiente affinché le spp raggiungano l'esclusione competitiva
- lungo l'asse Y, la diversità è massima quando la frequenza del disturbo previene l'esclusione competitiva
- se tutti i tassi di crescita dei competitori sono alti, la diversità sarà bassa, perché a basse frequenze di riduzione delle popolazioni si raggiunge velocemente l'equilibrio competitivo
- lungo l'asse X, a basse frequenze di disturbo la diversità aumenta rapidamente con piccoli aumenti nei tassi di crescita
- ma se la frequenza di disturbo aumenta mentre i tassi di crescita sono bassi, la diversità diminuisce in quanto alcune spp vengono eliminate

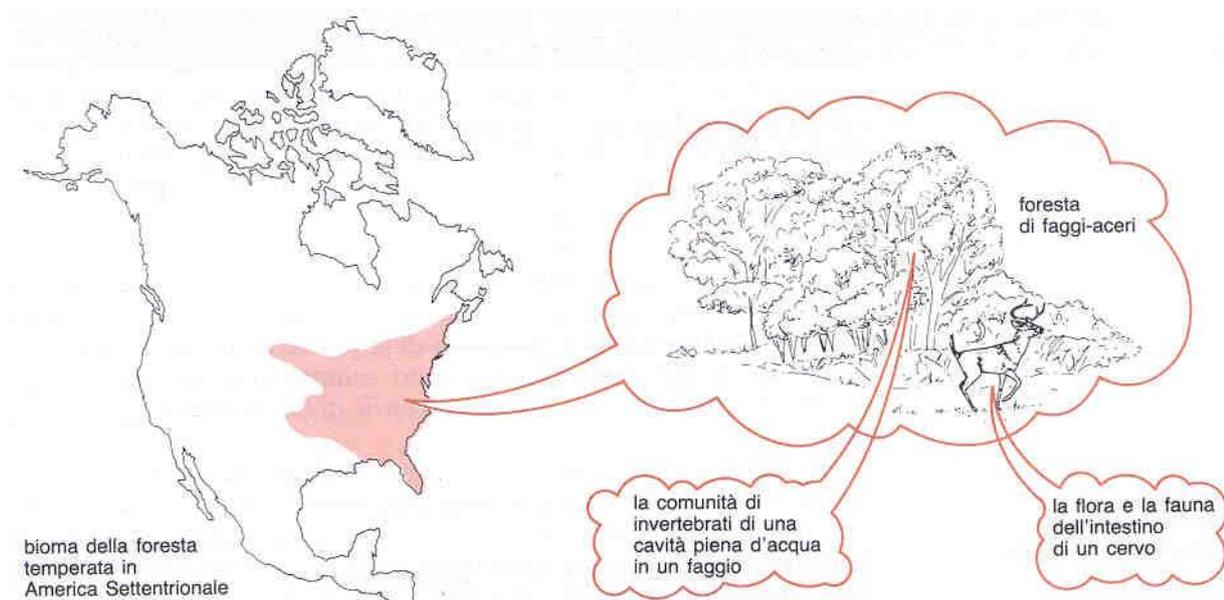
COMUNITA'

- Ecologia fisiologica e comportamentale si occupa degli organismi
- Gli individui conspecifici possiedono caratteri quali:
 - densità
 - sex ratio
 - struttura per classi di età
 - tassi di natalità, immigrazione, mortalità, emigrazioneche sono esclusivi delle popolazioni
- Le attività al livello della popolazione hanno conseguenze sulla comunità
- Ecologia di comunità studia il modo in cui i raggruppamenti di spp sono distribuiti in natura, e i modi in cui essi sono influenzati dalle interazioni fra sp e sp e dalle forze fisiche del loro ambiente
- La natura della comunità è + che la somma delle spp che la costituiscono: è la loro somma PIU' le interazioni che intercorrono tra di esse
- Esistono perciò delle PROPRIETA' EMERGENTI che compaiono quando la comunità è al centro dell'attenzione (il sapore di una torta non è la somma dei sapori dei singoli ingredienti...)
- P. E. della comunità:
 - diversità delle spp
 - limiti alla similarità delle spp in competizione
 - struttura della rete alimentare
 - biomassa
 - produttività
- Obiettivo dell'ecologia di comunità: determinare se in tali proprietà esistano modalità regolari (PATTERN) che si ripetono

STUDIO DELLA COMUNITA'

- Quanto di + scoraggiante si possa immaginare....
- 1° step: ricerca e riconoscimento di modalità regolari nella struttura e nella composizione della comunità, quali il raggruppamento ripetuto della stessa sp in luoghi differenti, o le stesse forme di accrescimento, o la stessa produttività...
- 2° step: formulazione di ipotesi sulle cause
- 3° step: verifica sperimentale (o altre osservazioni) delle ipotesi
- La comunità possono essere riconosciute a vari livelli di scala, tutti ugualmente legittimi
- Nel caso, identifichiamo una gerarchia di habitat, annidati l'uno dentro l'altro:
 - bioma della foresta temperata in Nord America
 - foresta di faggio-acero nel New Jersey
 - cavità di un albero piena d'acqua
 - intestino di un mammifero

L'ecologo può scegliere di studiare la comunità che esiste su qualsiasi di queste scale



DESCRIZIONE DELLA COMPOSIZIONE DELLA COMUNITA'

Indici di diversità

- indice di Simpson: $D = 1 / \sum p_i^2$

con p_i = abbondanza relativa della i -esima sp

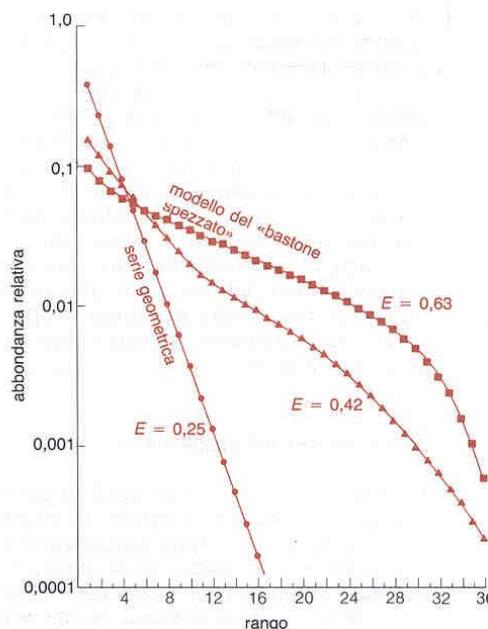
- indice di Shannon-Wiener: $H = - \sum p_i \ln p_i$

- Evenness (uniformità): $J = H / H_{max}$

con $H_{max} = \ln S$

Diagrammi rango-abbondanza

- Vari tipi di modello (bastone spezzato, serie geometrica, serie logaritmica)
- Graficamente, viene rappresentato p_i per la sp + abbondante, poi la sp successiva in ordine di abbondanza decrescente ... finchè non si esaurisce l'insieme di valori arrivando all sp + rara

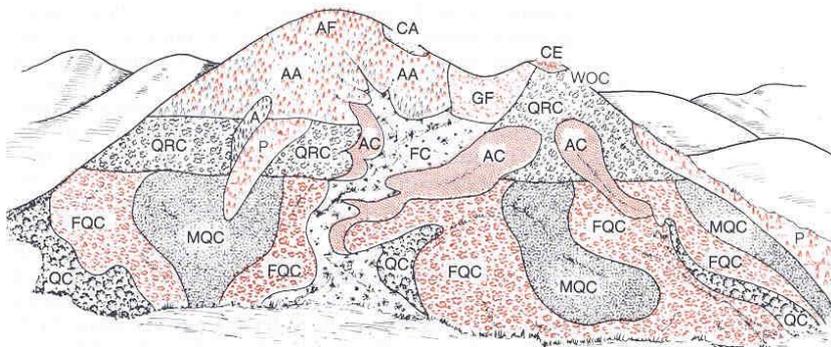


MODALITA' DELLE COMUNITA' NELLO SPAZIO

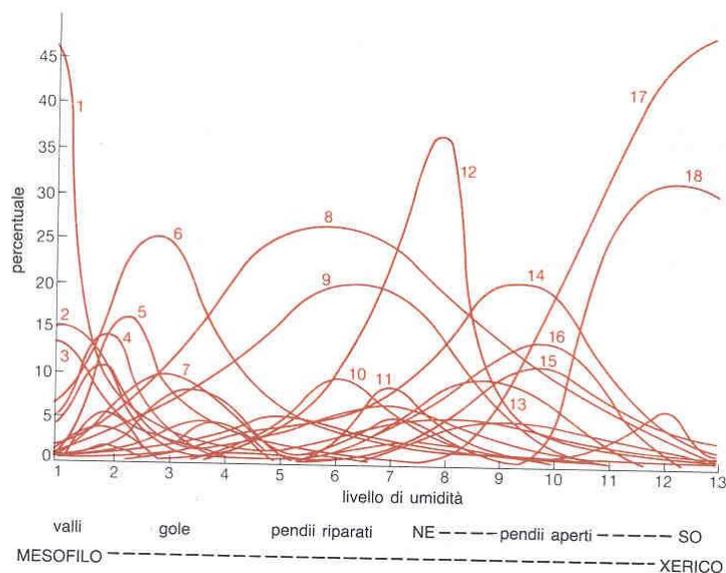
Analisi del gradiente

Es: distribuzione della vegetazione su Great Smoky Mountains (Tennessee, USA)

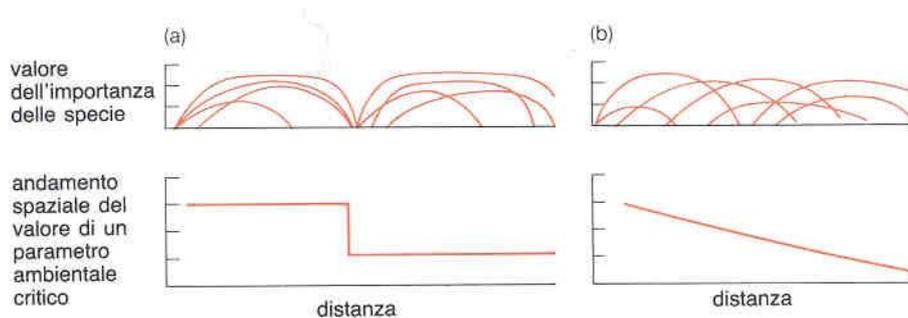
1. Descrizione della vegetazione: associazioni di alberi dominanti sul fianco della montagna (comunità con confini netti). Il fianco della montagna stesso fornisce una gamma di condizioni: altitudine e umidità possono essere particolarmente importanti nel determinare la distribuzione delle spp



2. Abbondanza di ciascuna sp individuale di albero (espressa come % fusti arborei) rappresentata in fz del singolo gradiente di umidità (le distribuzioni delle spp lungo i gradienti terminano "non con un urlo ma con un piagnucolio..)



- Il fatto che comunità si sostituiscano o no l'una all'altra dipende dalla modalità spaziale di importanti condizioni ambientali sottostanti
- (a) se le condizioni variano in modo discontinuo, gruppi di spp possono sostituirsi l'un l'altro al confine
- (b) se le condizioni variano con continuità, è probabile che varino con continuità anche le importanze relative delle spp dominanti



Osservazioni:

- Quanto + ripido è il gradiente, tanto + nettamente sono definiti i margini della distribuzione di gruppi contrastanti di spp
- In ambienti estremi (aridi, freddi, ecc) i gradienti possono essere particolarmente ripidi
- Quando un fattore varia lungo un gradiente, vi saranno pt in cui gli status competitivi relativi delle spp si scambiano, una sp dominante viene sostituita da un'altra

Critiche:

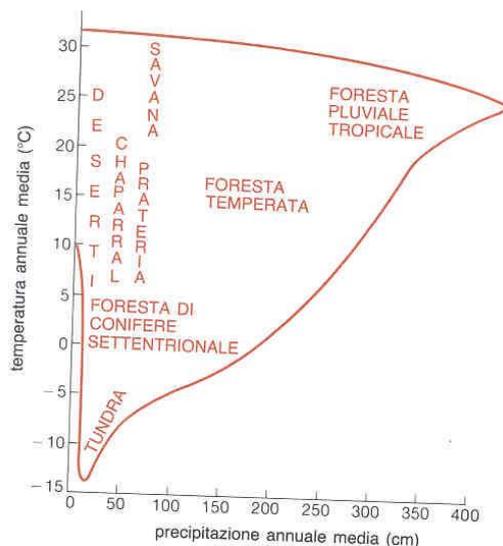
- La scelta del gradiente è quasi sempre soggettiva
- Il fattore scelto non necessariamente è il + appropriato
- Disposizione di spp lungo un gradiente di un fattore non dimostra che il fattore è il + importante: implica solo che il fattore scelto è + o - correlato con qualsiasi cosa sia realmente importante nella vita delle spp interessate...

Ordinamento e classificazione

- Metodi statistici formali per eliminare la soggettività dalla descrizione della comunità
- Ordinamento:
 1. permette alle comunità di organizzarsi su un diagramma, in modo che quelle che sono + simili (composizione e abbondanza in spp) appaiano + vicine tra loro, mentre le comunità che differiscono appaiano lontane fra loro
 2. gli assi dei diagrammi sono dedotti matematicamente e rappresentano dimensioni che riassumono efficacemente le modalità regolari nella comunità
 3. l'interpretazione di tali modalità con riferimento a variabili ambientali costituisce la tappa successiva: si esamina la dispersione dei pt nell'ordinamento per vedere se gli assi corrispondono a gradienti significativi sotto l'aspetto ecologico
- Classificazione:
 1. ipotizza che le comunità siano costituite da entità relativamente discrete
 2. produce gruppi di comunità correlate con un procedimento concettualmente simile alla classificazione tassonomica
 3. le comunità con composizione simile in spp vengono raggruppate assieme in sottoinsiemi, e sottoinsiemi simili vengono ulteriormente raggruppati

Modalità spaziali su scala maggiore: i biomi

- Notevole similitudine nel tentativo di distinguere i tipi di comunità sul fianco della montagna del Tennessee e quelli di distinguere modalità regolari su scala globale
- Le comunità caratteristiche di regioni climatiche ampie sono dette biomi
- Le distinzioni che i biogeografi stabiliscono sono in gran parte arbitrarie, come le comunità, i biomi sfumano uno nell'altro...
- Eseguendo l'equivalente dell'analisi del gradiente, si può rappresentare la distribuzione dei biomi in digramma. Assi: temp. annuale media e precipitazione:



Biomi terrestri

1. Tundra - oltre il limite della vegetazione arborea, caratterizzato da permafrost. Vegetazione: licheni, muschi, ciperacee e alberi nani
2. Foresta di conifere settentrionale (taiga) - ampia fascia America settentrionale e Eurasia. Vegetazione: conifere sempreverdi (bassa diversità)
3. Foresta temperata - foresta mista di conifere e latifoglie (America ed Europa settentrionale), foreste umide gocciolanti (dripping) di latifoglie sempreverdi (Florida, Nuova Zelanda S)
4. Foresta pluviale tropicale - massima diversità, precipitazione > 200 cm/anno
5. Prateria - nelle parti + aride delle regioni temperate e tropicali (steppa, pampa, veld, savana)
6. Chaparral - in climi di tipo mediterraneo (inverno mite e umido, estate secca), Europa, Messico NW e California, Africa S. Vegetazione: boscaglia aridoresistente sclerofilla, costituita da piante legnose di piccola taglia
7. Deserto - in aree soggette a precipitazioni < 25 cm/anno (caldi: Sahara; freddi: Gobi)

MODALITA' DELLE COMUNITA' NEL TEMPO: SUCCESSIONE

- Come l'importanza relativa delle spp varia nello spazio, così le modalità di abbondanza variano nel tempo
- Una sp sarà presente soltanto dove e quando:
 1. è capace di raggiungere una località
 2. ivi esistono condizioni e risorse appropriate
 3. competitori e predatori non lo precludono
- BILLINGS (1938), fattoria North Carolina: Campo abbandonato (0) \Leftarrow Erigeron (1) \Leftarrow Aster (2) \Leftarrow brughiera (3) \Leftarrow Pino nano (5-15) \Leftarrow Quercia e Noce (50-150). Una **successione ecologica** di comunità vegetali ha preceduto il ristabilirsi dell'antica foresta

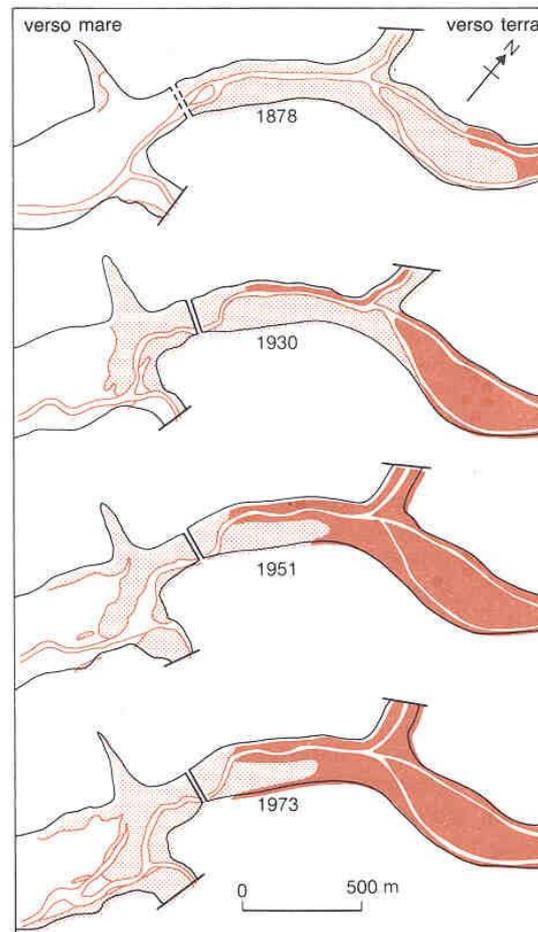
SUCCESSIONE: la modalità non stagionale, direzionale e continua di colonizzazione ed estinzione su un sito da parte di popolazioni di specie

- L'idea delle successioni ecologiche è stata una delle + intellettualmente stimolanti dell'ecologia
- Climax: comunità di piante (e animali associati) che risulta da una successione ecologica, ed in cui ogni ulteriore modificazione è molto lenta

Tipi di successione

- Successione allogena: sostituzione seriale di specie in conseguenza di variazioni delle forze geofisicochimiche esterne
- Successione autogena: in conseguenza di processi biologici che modificano le condizioni e le risorse
 1. Primaria: su morfologie di terreno appena esposte non influenzate precedentemente da comunità (dune di sabbia, colate di lava, ritiro di ghiacciai...)
 2. Secondaria: ove la vegetazione è stata eliminata parzialmente o completamente (malattie, uragani, incendi...)

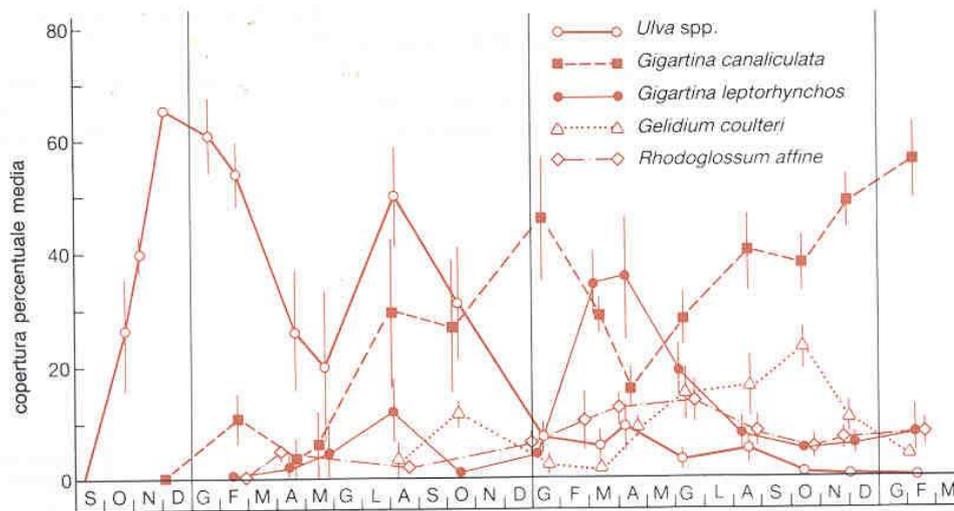
Successione allogena: transizione tra stagno salmastro e foresta, estuario fiume Fal, Cornovaglia (RANWELL, 1974)



1. Deposizione rapida di silt (> 1 cm/a)
2. Stagno salmastro si è esteso di oltre 800 m verso il mare nell'ultimo secolo
3. La foresta della valle ha proceduto di pari passo invadendo i limiti verso terra del terreno paludoso
4. Le spp colonizzano secondo la loro tolleranza all'inondazione di marea
5. Le spp pioniere sono *Scirpus* e *Agrestis* sulle piane di fango salmastro
6. Quindi le alofite obbligate come *Puccinellia*
7. Quindi foresta mista salice-ontano-quercia

Successioni autogene: le piante variano nella capacità di colonizzare habitat perturbati, o di persistere di fronte alla competizione, alla predazione o alle condizioni fisiche prevalenti: alghe nella zona intercotidale della California (SOUSA, 1979)

- Perturbazione naturale: capovolgimento dei massi per opera delle onde
- Reclutamento dalle spore: ricolonizzazione delle superfici liberate
- Substrato nudo: alga verde pioniera *Ulva*
- Durante l'inverno del 1° anno si insediano alghe rosse: *Gigartina*, *Rhodoglossum* e *Gelidium*
- Dopo 2-3 anni *Gigartina* domina la comunità (90% copertura)



Questa successione è caratterizzata da spp ciascuna delle quali inibisce la propria sostituzione per opera di altre spp. Ma:

1. *Ulva* (crescita rapida e vita breve) è + suscettibile ai rigori dell'ambiente e viene pascolata dal granchio *Pachygrapsus*
2. negli spazi lasciati liberi da *Ulva* possono quindi insediarsi le alghe rosse, a crescita più lenta ma + resistenti

Meccanismi che stanno alla base delle successioni autogene

CONNELL & SLATYER (1977): facilitazione, tolleranza e inibizione

FACILITAZIONE

- le variazioni nell'ambiente abiotico sono imposte dalla comunità in sviluppo
- l'ingresso delle spp + tardive dipende dalle spp precoci che preparano il terreno
- es: successioni primarie a seguito del ritiro di ghiacciai

TOLLERANZA

- sequenza prevedibile perché differenti spp hanno differenti strategie per sfruttare le risorse
- spp tardive tollerano bassi livelli di risorse e crescono fino alla maturità in presenza di spp precoci, finendo con l'escluderle competitivamente
- es: campi abbandonati

INIBIZIONE

- quando tutte le spp resistono all'invasione dei competitori
- le spp successive si accumulano gradualmente sostituendo le spp precoci quando queste muoiono
- es: intertidale

Importante differenza tra i modelli: cause di morte dei primi colonizzatori

Facilitazione & tolleranza

- competizione per le risorse (luce, nutrienti)

Inibizione

- perturbazioni locali

una perturbazione apre uno spazio relativamente grande

FACILITAZIONE

soltanto certe specie «pioniere» sono capaci di insediarsi nello spazio aperto

gli individui di ogni specie presente nella successione potrebbero esistere come adulti nelle condizioni prevalenti

la modificazione dell'ambiente per opera dei primi occupanti lo rende *più* idoneo per il reclutamento di specie degli stadi tardivi della successione

TOLLERANZA

la modificazione dell'ambiente per opera dei primi occupanti ha *scarso* o *nessun* effetto sul successivo reclutamento di specie degli stadi tardivi della successione

INIBIZIONE

la modificazione dell'ambiente per opera dei primi occupanti lo rende *meno* idoneo per il reclutamento di specie degli stadi tardivi della successione

con il trascorrere del tempo, le specie più precoci vengono eliminate attraverso la competizione per le risorse con adulti insediati degli stadi tardivi della successione

La sequenza continua finché le specie residenti presenti non facilitano più l'invasione e l'accrescimento di altre specie e/o non esiste alcuna specie che sia in grado di invadere e accrescersi in presenza dei residenti

finché i colonizzatori più precoci persistono senza subire danni e/o continuano a rigenerarsi vegetativamente, essi escludono o soffocano i successivi colonizzatori di tutte le specie

in presenza di stress esterni, i colonizzatori precoci possono venire danneggiati o uccisi e venire sostituiti da specie più resistenti

Considerazioni finali sulle successioni

- Attributi vitali da un pt di vista evolutivo: si possono immaginare 2 alternative che potrebbero aumentare la fitness di un organismo in una successione
 1. la sp reagisce alle pressioni selettive provenienti dalla competizione: evolve caratteri che le permettono di persistere + a lungo, cioè risponde all SELEZIONE K
 2. la sp sviluppa meccanismi efficienti per sfuggire alla successione e scoprire e colonizzare idonei stadi precoci di una successione che si produce altrove, cioè risponde alla SELEZIONE r

Può quindi essere che i buoni colonizzatori siano cattivi competitori e viceversa

- Concetto di climax: le successioni finiscono?
 1. CLEMENTS (1916): esiste 1 solo vero climax in una data regione climatica, e questo è il pt terminale di tutte le successioni quale che fosse il loro pt di partenza. TEORIA DEL MONOCLIMAX
 2. TANSLEY (1939) & WHITTAKER (1953): esiste una continuità di tipi di climax che variano gradualmente lungo gradienti ambientali e non sono necessariamente separabili in climax discreti. TEORIA DEL POLICLIMAX
- Grosse difficoltà nell'identificare in campo una comunità climax stabile: al max si evidenzia che la velocità di variazione della successione diminuisce fino al pt in cui qualsiasi variazione diventa impercettibile all'osservatore umano
- La successione nelle colture abbandonate potrebbe richiedere 200-300 anni per raggiungere un climax: nel frattempo elevate probabilità di incendi o uragani (es New England ca ogni 70 anni...); la successione non procede mai fino al completamento
- Le comunità forestali delle regioni temperate settentrionali (probabilmente anche tropicali) si stanno ancora riprendendo dall'ultima glaciazione... la vegetazione climax forse è solo un desiderio nella mente del teorico...

IL PARADIGMA DEL FLUSSO DI ENERGIA

Il **paradigma del flusso di energia** (che spiega come funziona il mondo) fu inizialmente sviluppato per interpretare alcune tra le più comuni osservazioni dei naturalisti, es. che i **grandi predatori sono sempre rari**

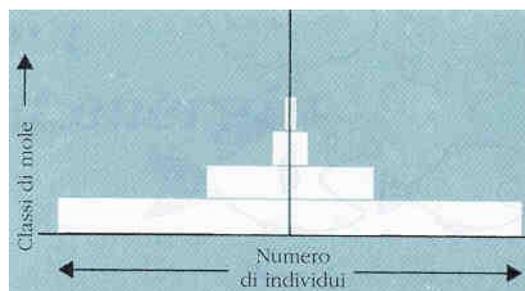
CATENE E PIRAMIDI

Catena alimentare: catena costituita da chi mangia e chi viene mangiato, che connette grossi animali carnivori col cibo vegetale

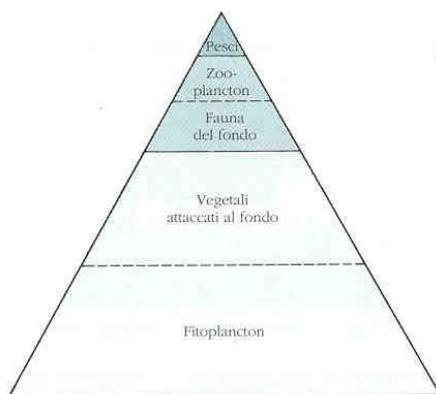
- c. marina: fitoplancton \wedge copepode \wedge aringa \wedge foca
- c. terrestre: aghi di pino \wedge afidi \wedge ragni \wedge cinciallegre \wedge falchi

Charles Elton (1927): isole artiche Spitzbergen (tundra senza alberi, animali ben visibili)

- Il principio organizzatore della comunità era il comune bisogno di cibo (ciclo trofico basato sui nutrienti)
- Riconoscimento formale di ciò che la gente aveva sempre saputo: i grossi animali sono meno numerosi dei piccoli animali (piramide dei numeri o piramide Eltoniana)



Ogni gradino della piramide rappresenta tipi di animali che vivono a livelli paralleli sulle catene alimentari: tutti gli erbivori su un livello, tutti i carnivori primari su un altro, ecc. Questi livelli vengono chiamati **livelli trofici**



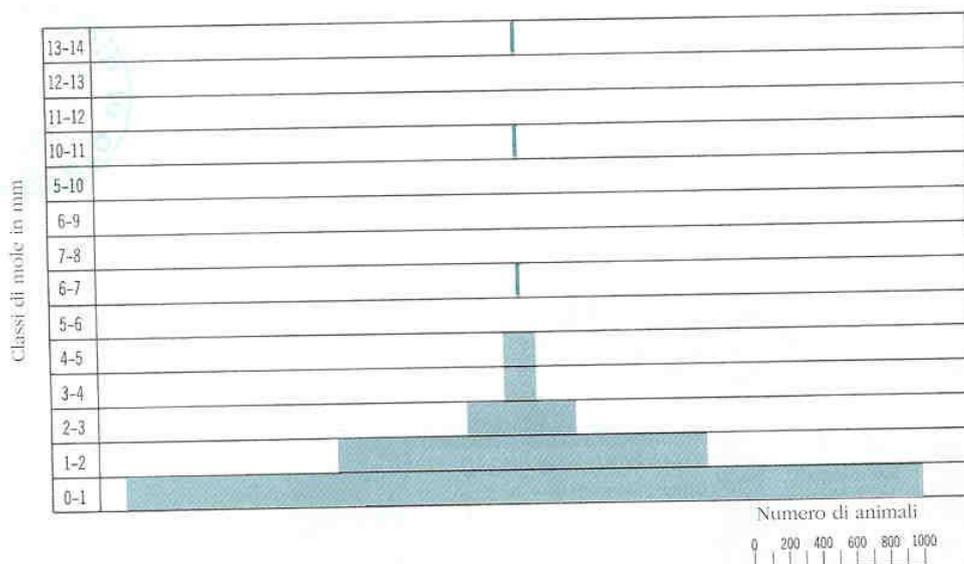
Piramide non a gradini di Juday (1941): rappr non corretta, le abbondanze di ciascun livello trofico (gradino) sono discrete

Il grafico piramidale di Elton descriveva le relazioni fondamentali in natura: i predatori sono generalmente più grandi delle loro prede e molto meno comuni

I gradini della piramide eltoniana mostrano che gli animali di livelli trofici successivi sono differenziati in maniera discreta nella taglia:

principio della dimensione del cibo

(anche se alcuni predatori cacciano in modo **non eltoniano**, es lupi ^ ungulati..., tuttavia si alimentano anche e soprattutto di roditori in modo soddisfacentemente eltoniano...) (Williams, 1941, piramide nella lettiera forestale panamense)



I gradini ai lati della piramide sono reali: dimostrano il fondamentale contrasto sulle taglie degli animali predatori fissate dai loro modi di vita...

Quindi: perché i feroci grossi animali sono rari?

Negli anni 20-30 non si era abituati a pensare in termini di energia. Elton diede una risposta sbagliata all'interrogativo:

"...gli animali piccoli si riproducono più rapidamente di quelli grandi ma hanno una vita più breve ... quindi il rapido turnover di animali piccoli dava come risultato un grande numero di individui ... i grandi animali non avrebbero potuto mantenere grandi tali popolazioni per il fatto che vivevano più a lungo e si riproducevano lentamente..."

Essenza della teoria di Elton: la numerosità delle popolazioni è una funzione del tasso riproduttivo

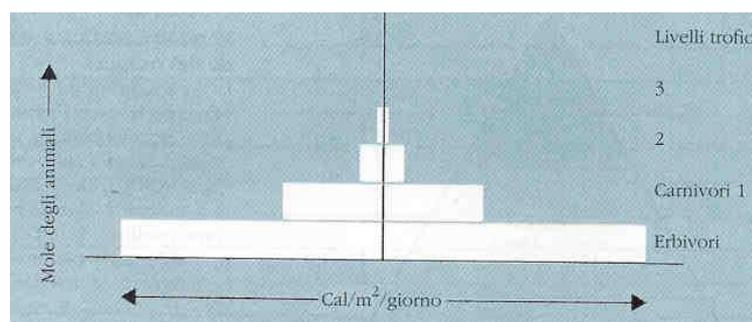
Errore di Elton: il tasso riproduttivo non ha nulla a che fare con i numeri reali, ma solo con la velocità alla quale questi numeri vengono raggiunti. La nicchia, alcune risorse critiche, un predatore devastante, ecc, promuovendo lo stato di rifugio stabiliscono il tetto massimo del numero di individui.

Raymond LINDEMAN (1942): paradigma del flusso di energia (basa il "ciclo trofico" sulle calorie, non sui nutrienti)

(II legge termodinamica: ogni trasformazione di energia da come risultato una riduzione dell'energia libera del sistema (in tutte le trasformazioni di energia si ottiene un aumento dell'entropia, solo una frazione dell'energia è disponibile a compiere lavoro utile per il sistema...)

Quindi la rarità degli animali grandi e feroci è una necessaria conseguenza del II principio termodinamica:

"... l'energia per rifornire la comunità animale è limitata a quella che fluisce attraverso il livello trofico delle piante grazie alla fotosintesi; gli erbivori per utilizzare questa energia necessitano di una energia di trasformazione (da carboidrati piante a carboidrati animali), ma questa non può avere una efficienza del 100% (II p t), quindi gli animali devono avere meno energia e devono essere più rari rispetto alle piante di cui si nutrono, ecc..., l'energia diminuisce e gli animali divengono sempre più rari"

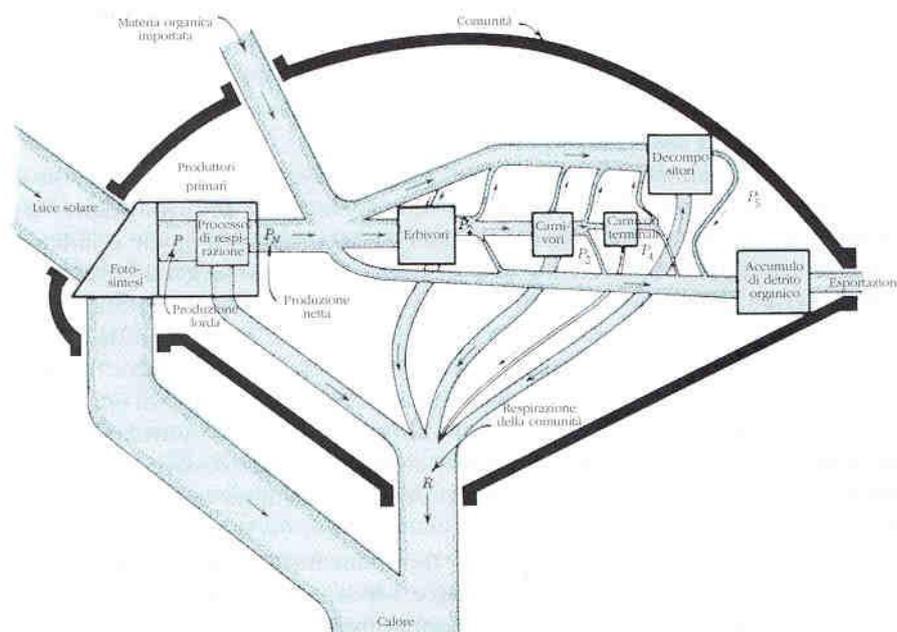


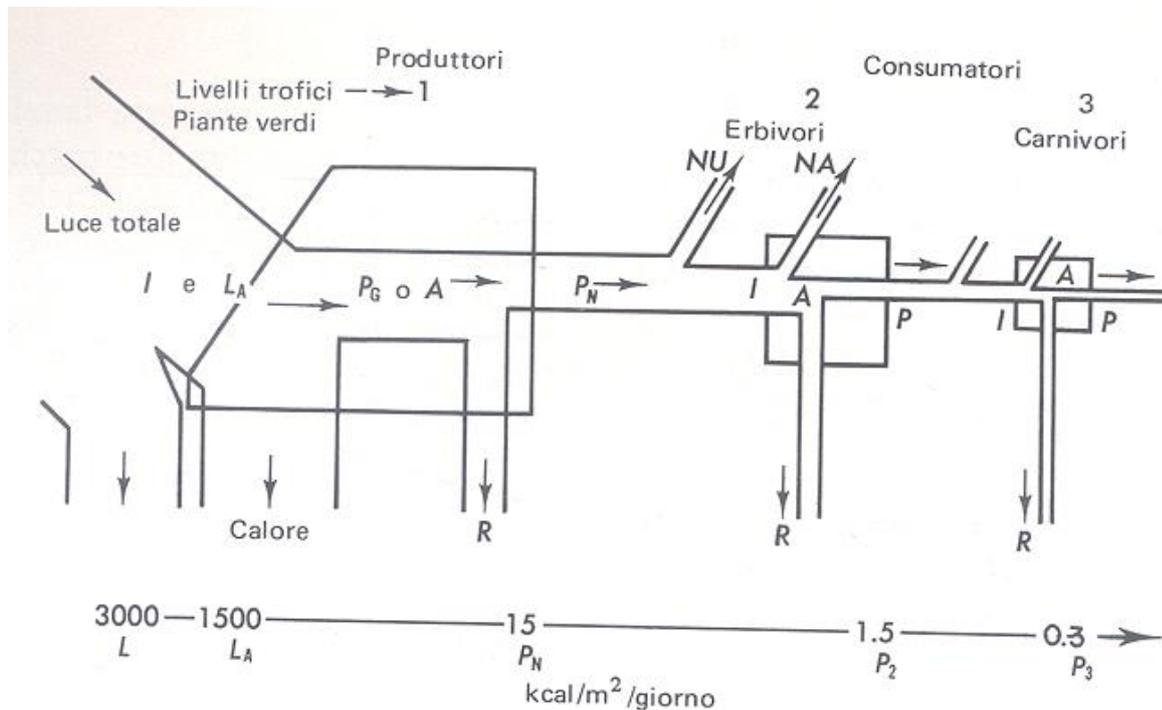
LINDEMAN introdusse il modello del flusso energetico delle comunità 7 dopo che TANSLEY (1935) coniò il termine "ecosistema". Per generazioni successive di ecologi i 2 concetti erano collegati:

- L'unità di studio era l'ecosistema, con appropriati confini stabiliti dal ricercatore
- Il modello per la raccolta dati e interpretazione risultati era il paradigma di flusso di energia, poiché la vita in un sistema chiuso era guidata dall'energia solare che fluisce

Diagramma di ODUM (1956) analogo al sistema idraulico:

- I trasferimenti energetici sono immaginati come incanalati in tubi il cui spessore è proporzionale al tasso di flusso di energia
- Il prisma all'ingresso orienta la > parte dell'energia solare fuori dalla comunità (luce incidente non usata x fotosintesi)
- Nel percorso sono evidenziati i livelli di degradazione dell'energia e le perdite di energia termica ad ogni passaggio di livello trofico





Schema semplificato del **flusso di energia** attraverso 3 livelli trofici in una catena alimentare lineare (Odum, 1963):

I= input di energia solare

LA= luce assorbita dalle piante

A= assimilazione totale

R= respirazione

PG= produttività primaria lorda

PN= produttività primaria netta

P2 P3= produttività secondaria

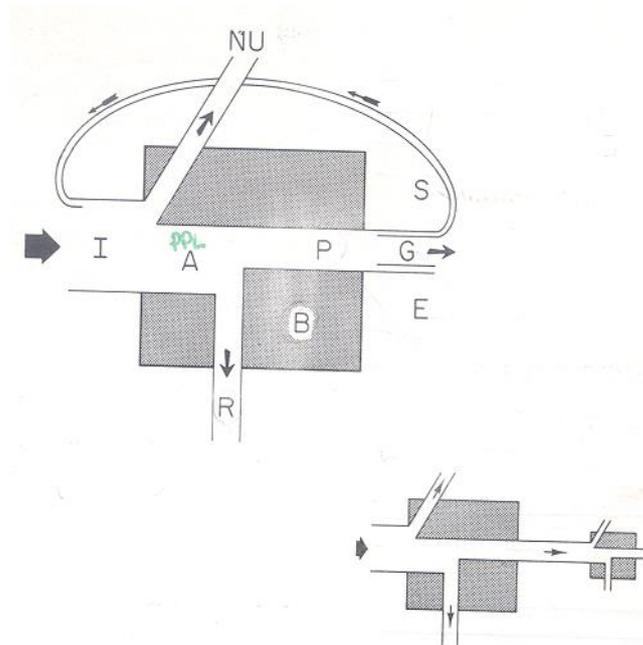
NU/NA= energia non assimilata dai consumatori (eliminazione di cibo senza metabolizzarlo)

Le "scatole" rappresentano i livelli trofici, i "tubi" il flusso di energia in entrata ed in uscita da ogni livello

Il flusso in entrata bilancia quello in uscita (**I legge della termodinamica**), e ogni trasferimento energetico è accompagnato da dispersione di energia sotto forma di calore (respirazione) (**II legge della termodinamica**)

Assorbimento al 1° livello trofico = 50% input totale (ma solo 1% viene usato nella fotosintesi); la produttività secondaria ad ogni livello trofico diviene il 10% di quello precedente (ma può arrivare al 20% nel livello dei carnivori)

Componenti di un modello "universale" di flusso di energia



I=input, o energia ingerita

NU=energia non utilizzata (ma utilizzabile all'interno dello stesso livello trofico)

A=energia assimilata (piante: produzione lorda; anim: energia metabolizzata)

P=produzione (energia disponibile al livello trofico successivo)

R=respirazione

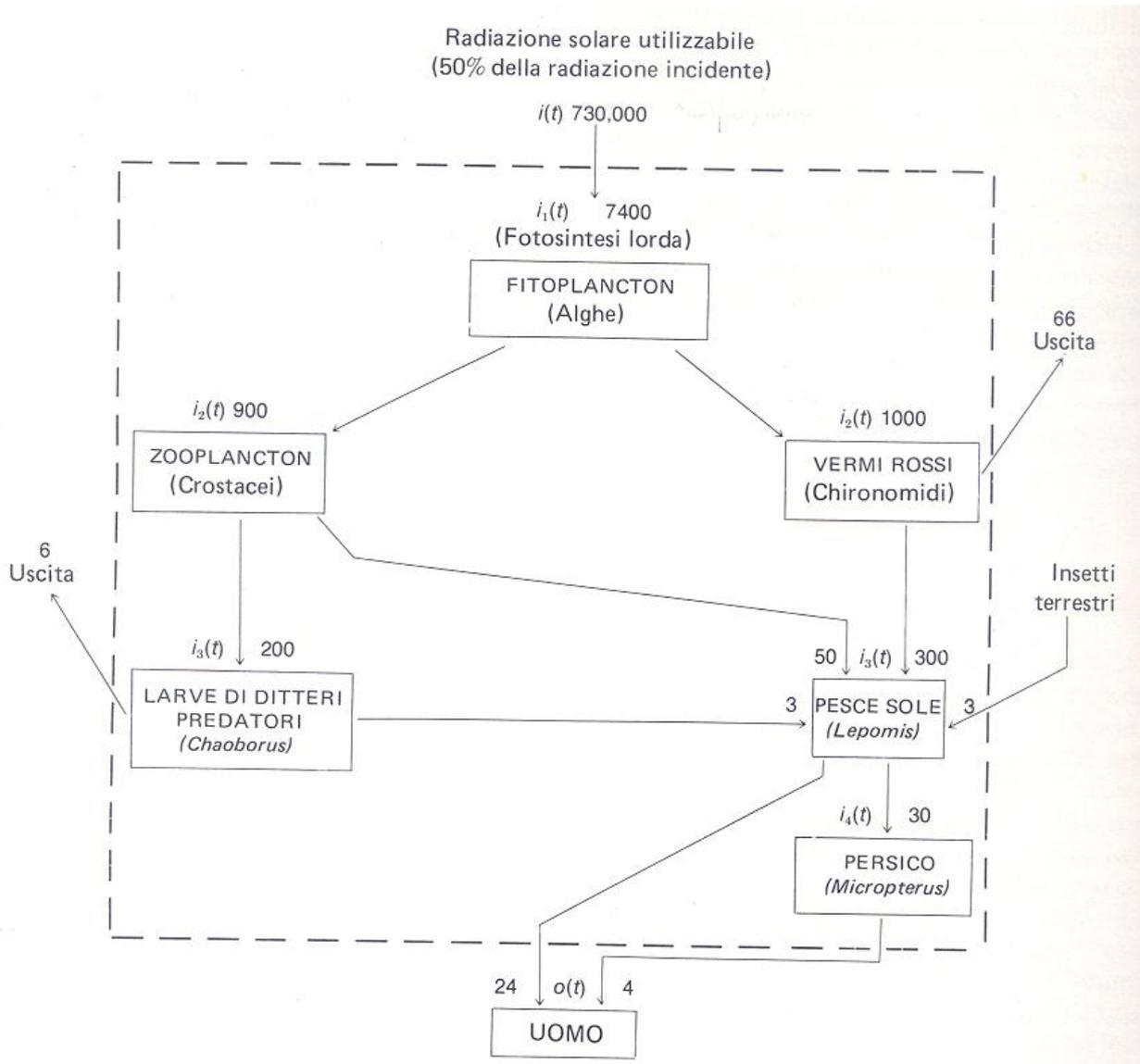
B=biomassa

G=accrescimento (aggiunta di biomassa)

S=energia immagazzinata (grassi, ecc: "recupero energetico autoprotettivo")

E=energia escreta (muco, urea, ecc)

I modelli a scatole e tubi possono rapidamente essere trasformati in **modelli compartimentali**:



Welch, 1967, bacino della Georgia usato per la pesca sportiva (numeri: $\text{kcal m}^{-2} \text{y}^{-1}$)

I valori di energia (i) rispetto al tempo (t) rappresentano l'energia del cibo ingerito a vari livelli trofici (non sono indicate le perdite e la respirazione)

Il modello suggerisce la possibilità che la produzione di pesce possa aumentare se si eliminano le catene laterali, come quella del *Chaoborus* (ma bisogna anche considerare che questa aumenti la stabilità del sistema...)

La catena del detrito

Le piante terrestri, specialmente quelle legnose, destinano molta della loro produzione a strutture che sono difficili da ingerire e digerire. La > parte di tale produzione viene consumata sotto forma di **detrito** da organismi specializzati per attaccare il legno, la lettiera di foglie e i materiali vegetali fibrosi espulsi dagli erbivori.

La divisione tra erbivoria e consumo di detrito stabilisce 2 catene alimentari **parallele** nelle comunità terrestri: la prima si origina quando animali relativamente grandi consumano vegetazione fogliosa, frutta e semi; la seconda quando animali relativamente piccoli e microrganismi consumano detriti nella lettiera e nel suolo.

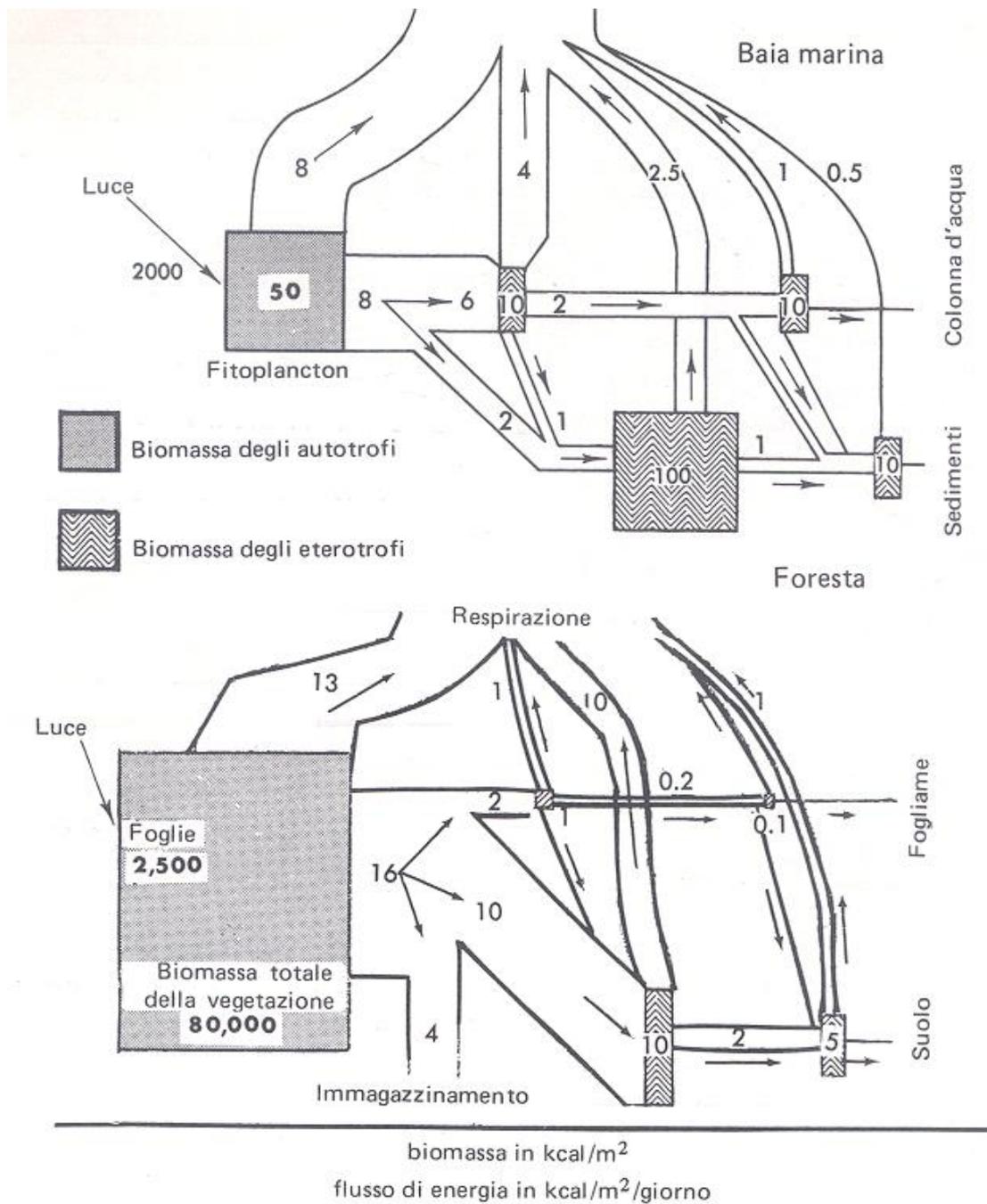
Le 2 catene separate si fondono talvolta ai livelli trofici superiori, ma l'energia del detrito tende ad affluire nella catena alimentare molto più **lentamente** rispetto all'energia consumata dagli erbivori.

L'importanza di una o dell'altra varia da comunità a comunità. Gli **erbivori** predominano nelle **comunità planctoniche**, i **detritivori** nelle **comunità terrestri**.

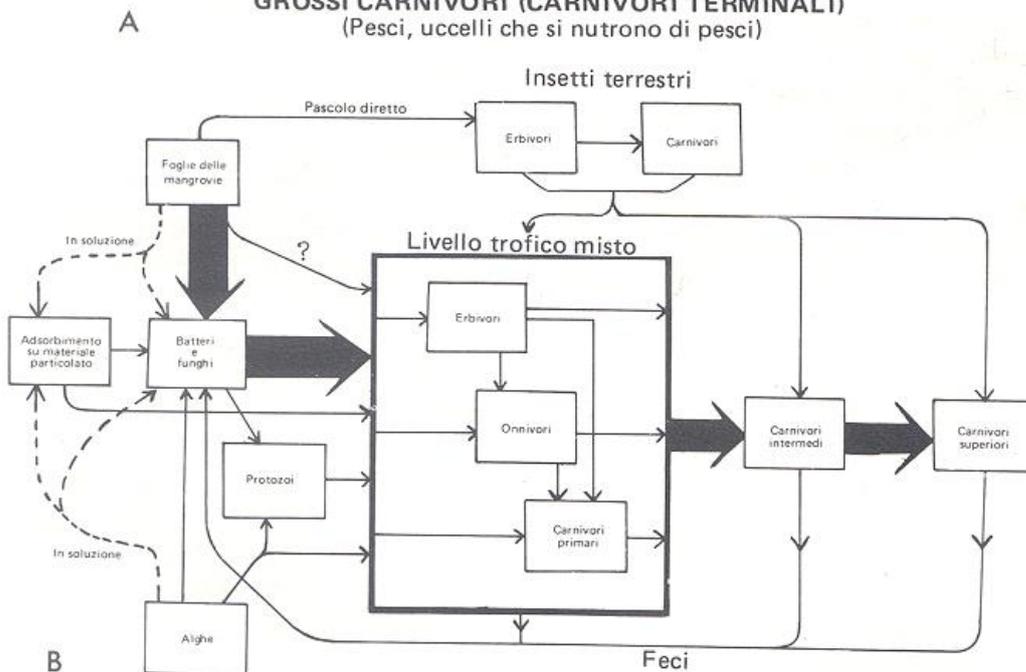
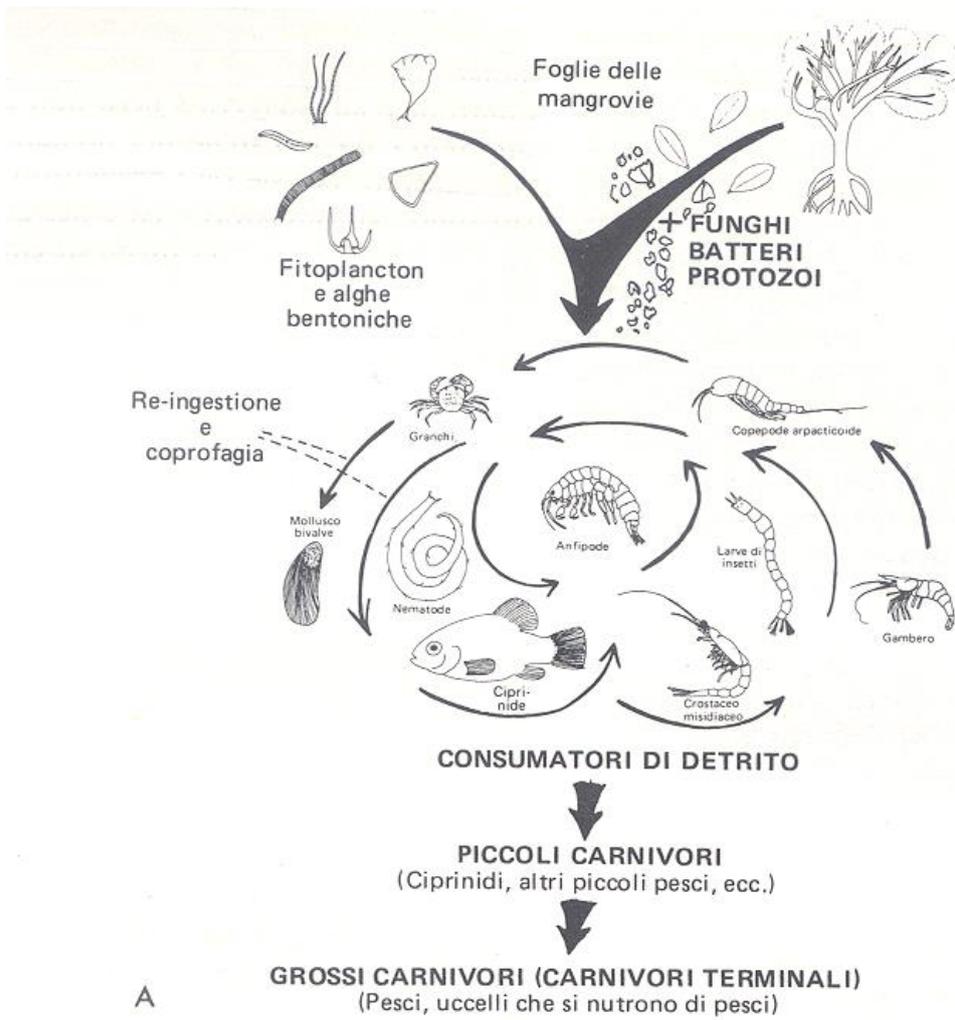
La percentuale di P netta che entra nelle catene alimentari erbivoro-predatore dipende dalla allocazione relativa del tessuto vegetale tra **funzioni strutturali e funzioni di crescita e fotosintetiche**.

Gli erbivori consumano:

- **1.5-2.5% della P netta nelle foreste caducifoglie temperate**
- **12% negli habitat di colture abbandonate**
- **60-90% nelle comunità planctoniche**



Schema di **flusso di energia a Y** (a 2 canali) che separa una **catena di pascolo** (colonna d'acqua o fogliame) da una **di detrito** (sedimenti e suolo). I valori delle biomasse autotrofe ed eterotrofe si riferiscono ad un sistema marino costiero e ad una foresta (Odum, 1963)



Catena del detrito: "detritivori" sono gruppo eterogeneo in termini di livelli trofici.

Rendimento di assimilazione: percentuale di energia consumata che viene assimilata

$$[\text{rendimento di assimilazione}] = [\text{assimilazione}] / [\text{ingestione}]$$

Gli erbivori assimilano fino all'80% dell'energia contenuta nei semi, e 60-70% di quella contenuta nella vegetazione giovane. I pascolatori e brucatori (elefanti, bovini, cavallette) assimilano il 30-40%; i Diplopodi (si nutrono di legno marcescente) solo il 15%. L'alimento di origine animale è digerito più facilmente rispetto a quello di origine vegetale: i rendimenti di assimilazione delle specie predatrici variano tra 60 ed il 90%.

Rendimento di produzione netta: percentuale di energia assimilata che viene incorporata nell'accrescimento, nell'accumulo di riserve e nella riproduzione

$$[\text{rendimento di P netta}] = [\text{produzione}] / [\text{assimilazione}]$$

Nelle piante (P netta / P lorda) varia tra il 30% e 80% secondo l'habitat e le forme di accrescimento: nelle zone temperate è alto (70-80%), nelle zone tropicali è inferiore (40-60%; a temperatura più elevata, la respirazione aumenta rispetto alla fotosintesi). Gli animali a sangue caldo presentano bassi rendimenti di produzione netta (mantenimento, movimento, termogenesi richiedono energia che gli animali potrebbero altrimenti usare per accrescimento e riproduzione...): negli uccelli meno dell'1%, nei piccoli mammiferi fino al 6%.

Rendimento di produzione lorda: rappresenta il rendimento globale di produzione di biomassa entro un livello trofico

$$[\text{rendimento di P lorda}] = [\text{rendimento di assimilazione}] \times [\text{rendimento P netta}]$$

Animali terrestri a sangue caldo < 5%, uccelli e grandi mammiferi <1%, alcuni animali acquatici 30%

Rendimento ecologico: indica il trasferimento di energia tra livelli trofici

$$[\text{rendimento ecologico}] = [P \text{ livello } n+1] / [P \text{ livello } n]$$

secondo D. Kozlovski ha un valore medio del 10%

VELOCITA' DI FLUSSO DELL'ENERGIA ATTRAVERSO L'ECOSISTEMA

I rendimenti delle catene alimentari indicano la quantità di energia che alla fine raggiunge ogni livello trofico della comunità

La **velocità di trasferimento** dell'energia (o il suo inverso, il **tempo di permanenza**) fornisce un ulteriore indice della dinamica energetica dell'ecosistema: più è lungo il tempo di permanenza, maggiore è l'accumulo di energia

Il **tempo di permanenza** in un anello della catena è dato dal rapporto tra l'energia accumulata e la velocità a cui l'energia viene convertita in biomassa:

$$\text{[tempo di permanenza (yr)]} = \frac{\text{[energia accumulata in biomassa (kJ m}^{-2}\text{)]}}{\text{[produttività netta (kJ m}^{-2}\text{ yr}^{-1}\text{)]}}$$

Il tempo di permanenza può essere calcolato anche in funzione della massa, e in tal caso viene detto **rapporto di accumulo di biomassa**. Es. foreste tropicali umide:

produzione sostanza secca: $1800 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$

biomassa vivente: $42000 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$

$$\text{RAB} = (42000/1800) = 23 \text{ yr}$$

RAB > 20 yr tipico di ambienti forestali terrestri

RAB < 20 giorni in comunità acquatiche basate sul plancton

Analogamente, si può determinare il **tempo di permanenza** dell'energia nella **lettiera**:

$$\text{[tempo di permanenza (yr)]} = \frac{\text{[accumulo di lettiera (g m}^{-2}\text{)]}}{\text{[velocità di caduta della lettiera (g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}\text{)]}}$$

Foreste tropicale: 3 mesi; habitat tropicali aridi e montani: 1-2 yr; foreste temperate: 4-16 yr; habitat temperati montani e boreali: >100 yr

Le temperature elevate e l'abbondanza di umidità nei bassopiani delle regioni tropicali creano condizioni ottimali per la decomposizione rapida della lettiera

LUNGHEZZA DELLE CATENE ALIMENTARI

La generalizzazione del 10% di Kozlovski non è un principio fisso della termodinamica ecologica (es Silver Springs: piante-erbivori = 17%; erbivori-predatori = 5%)

I **rendimenti ecologici** sono più bassi negli habitat terrestri che in quelli acquatici: i carnivori terminali terrestri non possono alimentarsi a livelli trofici più alti del **3°**, mentre quelli acquatici possono farlo fino al **4° o 5° livello trofico**

La determinante essenziale della lunghezza della catena alimentare è il **rendimento ecologico medio** degli anelli della catena alimentare stessa

La lunghezza media delle catene alimentari in una comunità si può stimare in base alla produzione primaria netta, al rendimento ecologico medio ed al flusso di energia medio di una popolazione di un predatore terminale

L'energia disponibile, $E(n)$, per un predatore ad un dato livello trofico n , è data dal prodotto della produzione primaria netta, PPN, per i rendimenti ecologici intermedi, η :

$$E(n) = (PPN) \times \eta^{n-1}$$

Il numero di livelli trofici possibile diventa:

$$n = 1 + [\log E(n) - \log(PPN)] / \log(\eta)$$

Comunità	Produzione primaria netta (kcal·m ⁻² a ⁻¹)	Ingestione dei predatori (kcal·m ⁻² a ⁻¹)	Rendimento ecologico (%)	Numero di livelli trofici
oceano aperto	500	0,1	25	7,1
comunità marina costiera	8000	10,0	20	5,1
prateria temperata	2000	1,0	10	4,3
foresta tropicale	8000	10,0	5	3,2

ENERGETICA DEGLI ECOSISTEMI

Lo studio funzionale degli ecosistemi "ufficialmente" ha inizio con il classico lavoro di **Raymond LINDEMAN (1942)** al Cedar Bog Lake (Minnesota) sulla trofodinamica.

LINDEMAN introduce la visione **energetica** del trasferimento di materia tra un livello e l'altro (1 g di *Ensis* non è equivalente ad 1 g di *Calanus* come "valore nutritivo": i due animali NON possono essere comparati in termini di peso...)

L'unità energetica utilizzata originariamente fu la cal, attualmente si preferisce il joule (1 cal = 4,2 J): *Ensis* fornisce 14654 J g⁻¹, *Calanus* 30982 J g⁻¹

LINDEMAN, introducendo il PARADIGMA DEL FLUSSO DI ENERGIA, formulò l'ipotesi che **le piramidi dei numeri eltoniane riflettessero in realtà le riduzioni di energia tra i vari livelli trofici**

LINDEMAN riuscì a misurare (*) tali riduzioni di energia misurando i tassi di produttività lorda per interi livelli trofici in natura

Le **efficienze ecologiche** (secondo LINDEMAN) dei trasferimenti energetici tra livelli trofici sono i valori fondamentali che modulano il flusso di energia tra i livelli stessi

Efficienza di Lindeman (o eff ecologica)

$$I_n / I_{n-1} \times 100$$

I = input energetico (energia che attraversa il livello trofico nell'unità di tempo)
n = livello trofico

Energia (kcal · m ⁻² · a ⁻¹)			
Produzione o sottrazione di energia	Produttori primari	Consumatori primari	Consumatori secondari
produzione raccogliabile*	704	70	13
respirazione	234	44	18
sottrazione per opera dei consumatori			
assimilata	148	31	0
non assimilata	28	3	0
produzione lorda (totali)	1114	148	31

(*) Il calcolo errato di Lindeman

LINDEMAN misurò (annualmente, per 5 anni) le biomasse stabili dei principali taxa a ciascun livello trofico. Il suo problema fu:

"... come calcolare input energetico per ogni livello trofico durante un anno standard, e farlo solo sulla base delle misure di biomassa stabile ..."

L'ostacolo maggiore era costituito dal fatto che tutti gli organismi si riproducevano e morivano: tale turnover per alcuni era rapido, per altri lento...

LINDEMAN moltiplicò ogni biomassa stabile per un "appropriato" tempo di turnover: alghe 1 wk, zooplankton 2 wk ... fanerogame 1 yr. Tali tempi rappresentavano:

"... i tempi di sostituzione della biomassa di quei particolari organismi di un livello trofico con materia organica nuova proveniente dal livello trofico sottostante ..."

Quindi stimò la respirazione (avvenuta nei processi di ricostituzione della biomassa stabile) degli organismi che avevano occupato ciascun livello trofico durante l'anno (ATTENZIONE: questa misura include sia l'energia usata nella ricerca del cibo che quella dissipata nell'attività di turnover, ma il turnover era *GIÀ* stato considerato...)

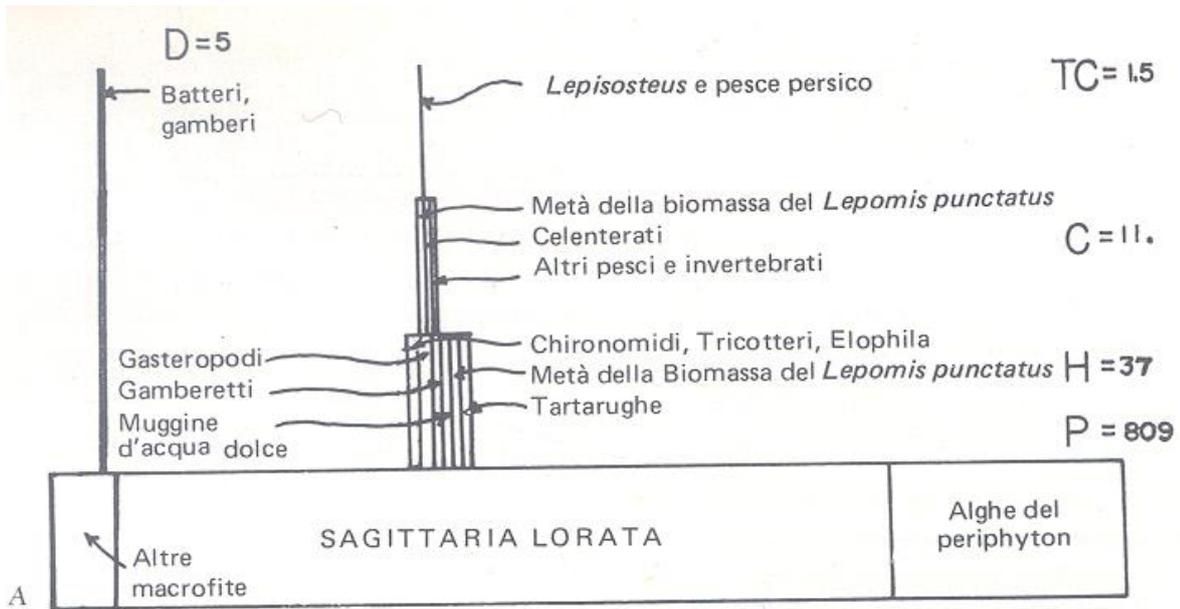
LINDEMAN voleva risolvere l'equazione:

$$\text{Produttività} = (\text{biomassa in cal}) + (\text{cal respirate})$$

Ma ciò che aveva realmente calcolato era:

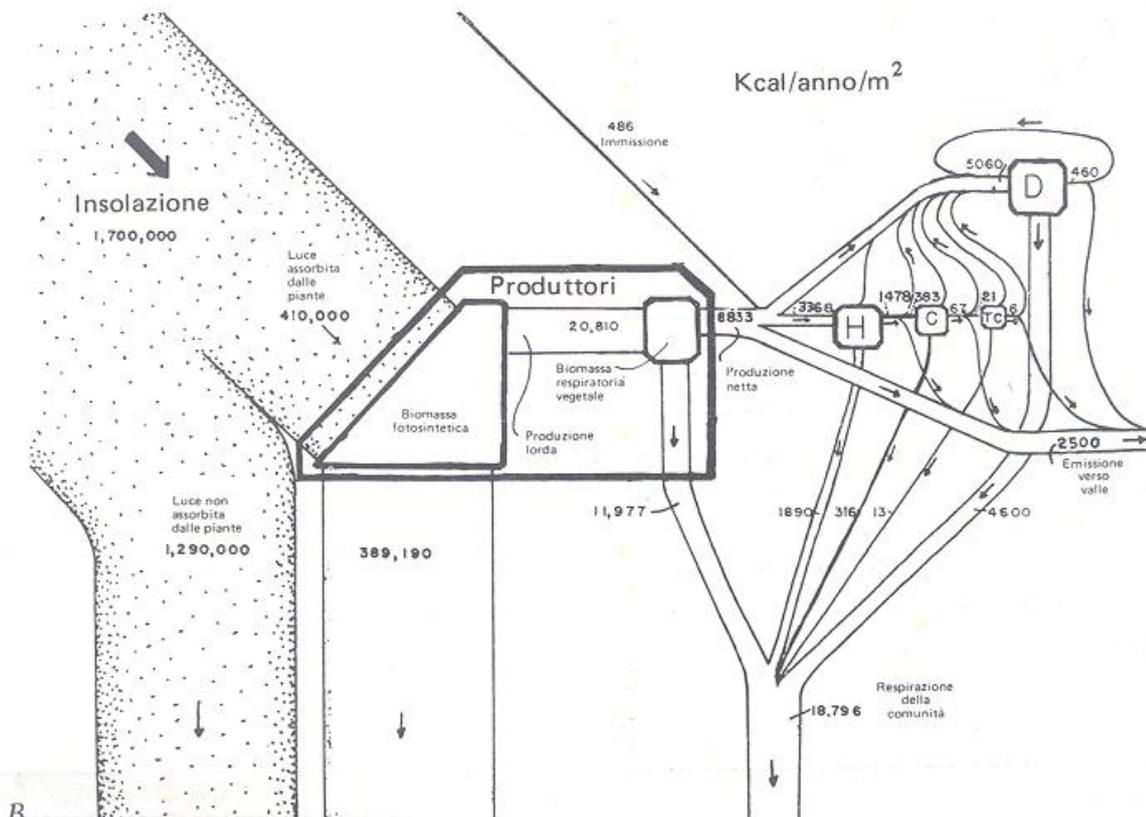
$$\text{Produttività} = (\text{biom} \times t \text{ turnover}) + (\text{cal resp}) + (\text{perdite di cal causa mortalità})$$

In questa equazione **la mortalità e la respirazione appaiono 2 volte**, la prima volta mascherate da turnover mentre la seconda usate correttamente (SLOBODKIN, 1962)



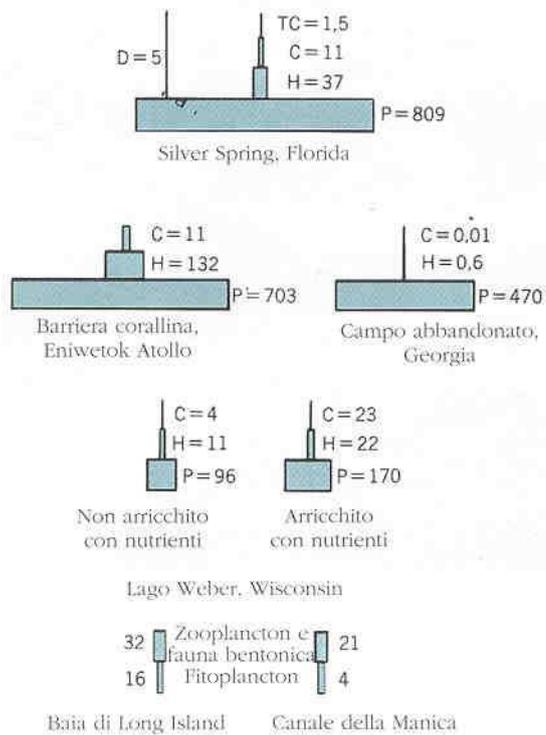
100

BIOMASSA (peso secco, gr/m²)



Biomassa e flusso di energia nella comunità di Silver Springs (Odum, 1957)

Alcune misure sul campo di standing crop (raccolte da ODUM, 1971): piramidi di biomassa



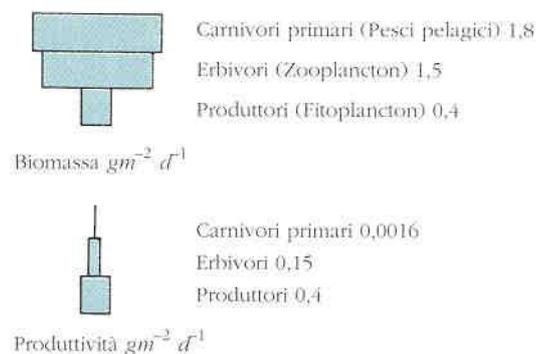
Le piramidi di biomassa appaiono simili alle piramidi eltoniane dei numeri, con riduzione dell'ordine di grandezza della massa ad ogni livello trofico più alto: questo riflette la diminuzione dell'energia verso l'alto nelle catene alimentari come ci si attendeva.

Due eccezioni, nel Mar della Sonda e Canale della Manica: piramidi rovesciate!!!

D: come può una grande massa di zooplancton pascolante essere sostenuta da una massa molto più piccola di minuscole alghe planctoniche?

R: la massa delle alghe è un indice mediocre dell'energia che fluisce attraverso il livello trofico delle piante; il fitoplancton ha vita molto breve e consuma la propria energia anziché immagazzinarla. Misura diretta dell'energia che passa (attraverso stime di produttività)

HARVEY (1950) nella Manica: la biomassa prodotta giornalmente dal fitoplancton è maggiore di quella prodotta dai pascolatori



Conclusione

Il modello del flusso di energia fornisce una soluzione pienamente soddisfacente della maggior parte delle strutture di base delle comunità naturali. Le piante sono abbondanti e ricoprono la Terra perché i loro rifornimenti di energia derivano direttamente dal sole. Tutta la vita animale grava sulle riserve di combustibile costituito dalle piante, cosicché la biomassa animale totale è solo una frazione della biomassa delle piante. I grandi animali predatori devono essere sempre rari. Il modello ha forti implicazioni per le attività umane, indicando che oltre alcune densità critiche, le popolazioni umane devono essere vegetariane. Il mangiare carne, o anche il mangiare grossi pesci come il tonno che attinge ai vertici delle lunghe catene alimentari, sono privilegi delle popolazioni meno numerose (Colinvaux, 1995)

