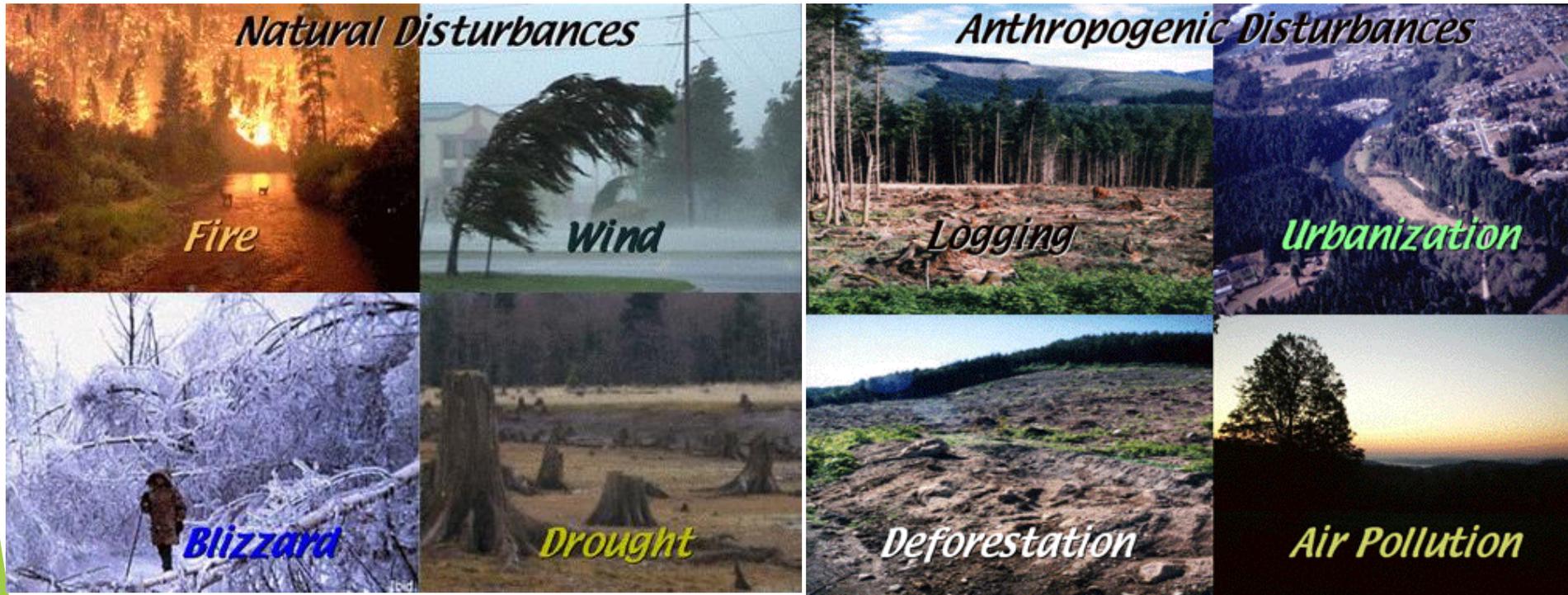


Eterogeneità temporale e perturbazione fisica

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



Lotteria competitiva per le lacune

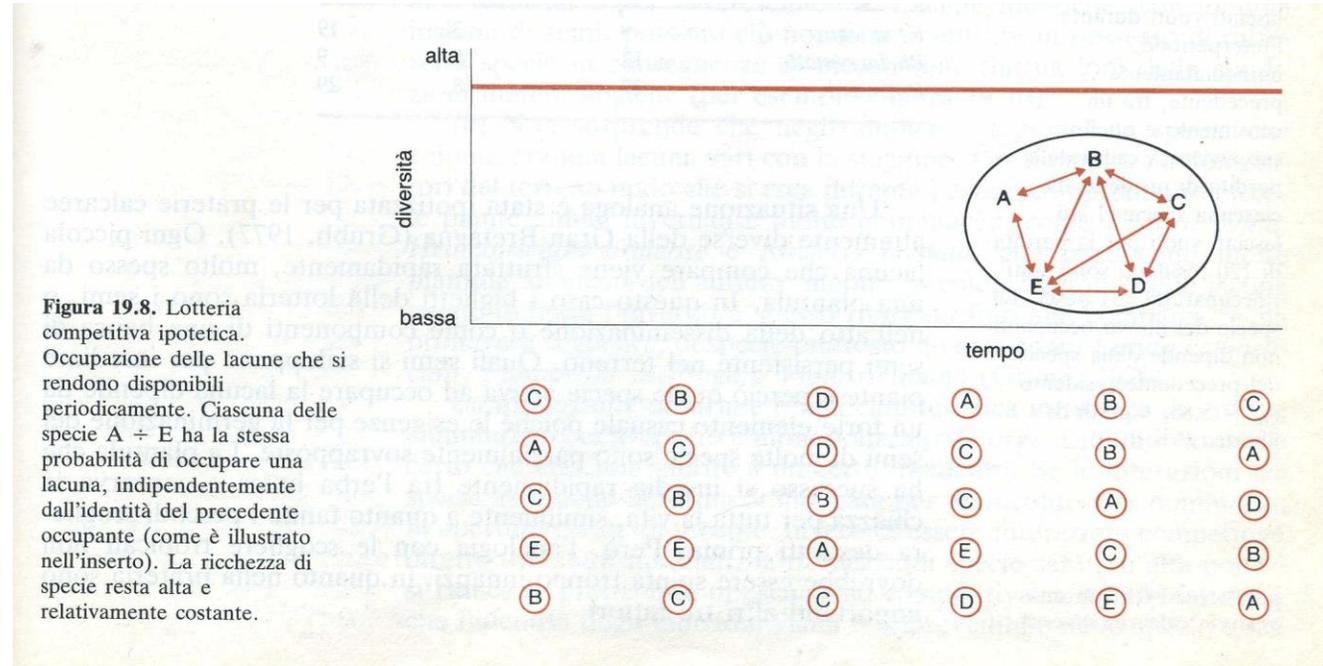


Tabella 19.1. Numero di individui di ciascuna specie che hanno occupato siti, o parti di siti, che erano stati lasciati vuoti durante l'interperiodo, immediatamente precedente, tra un censimento e quello successivo, a causa della perdita di residenti di ciascuna specie. I siti lasciati vuoti per la perdita di 120 residenti sono stati riacquisiti da 131 pesci. La specie del nuovo occupante non dipende dalla specie del precedente residente ($\chi^2 = 5,88$, 4 gradi di libertà, $P > 0,10$).

Siti perduti dai residenti	Siti riacquisiti da		
	<i>E. apicalis</i>	<i>Pl. lacrymatus</i>	<i>Po. wardi</i>
<i>E. apicalis</i>	9	3	19
<i>Pl. lacrymatus</i>	12	5	9
<i>Po. wardi</i>	27	18	29





Brughiera inglese

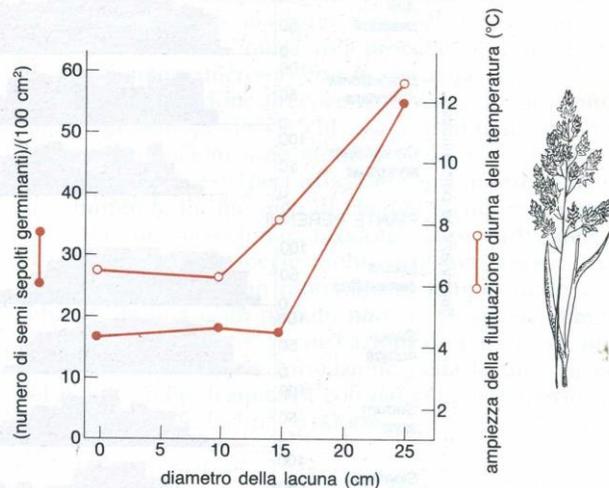


Figura 19.9. Confronto tra fluttuazioni della temperatura del terreno (○) e germinazione (●) della graminacea *Holcus lanatus* in lacune di differente diametro nella vegetazione, in un pascolo seminato di bassa produttività nell'Inghilterra settentrionale (da Grime, 1979).

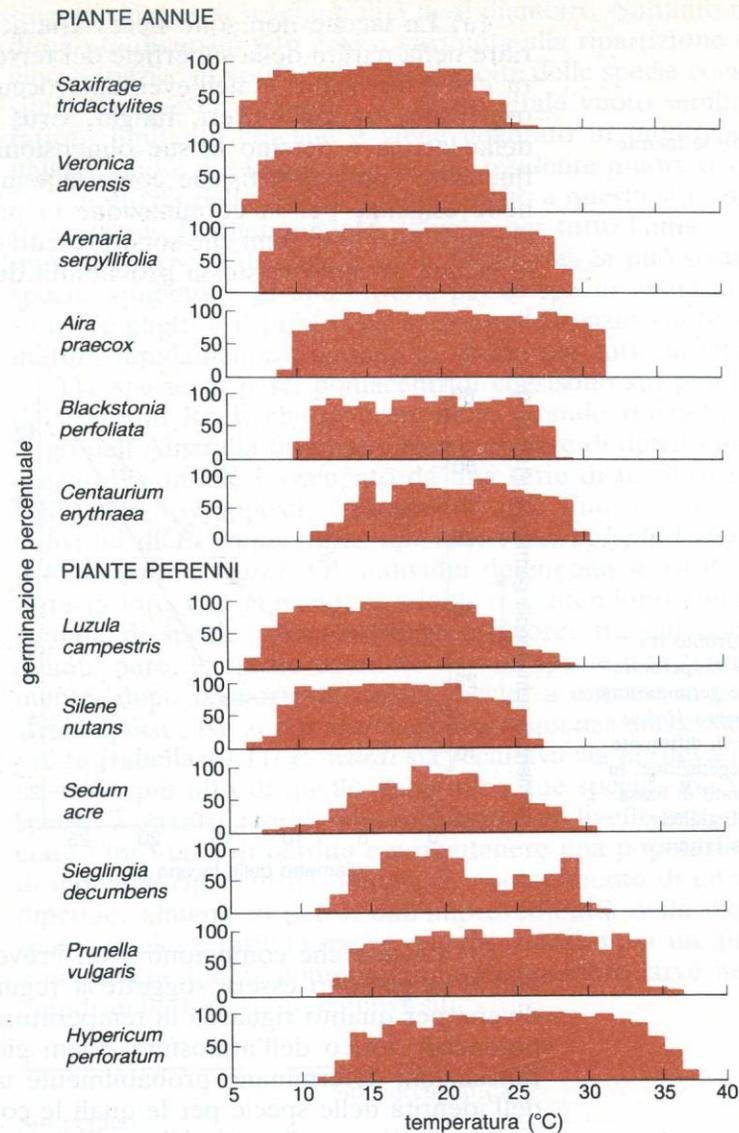
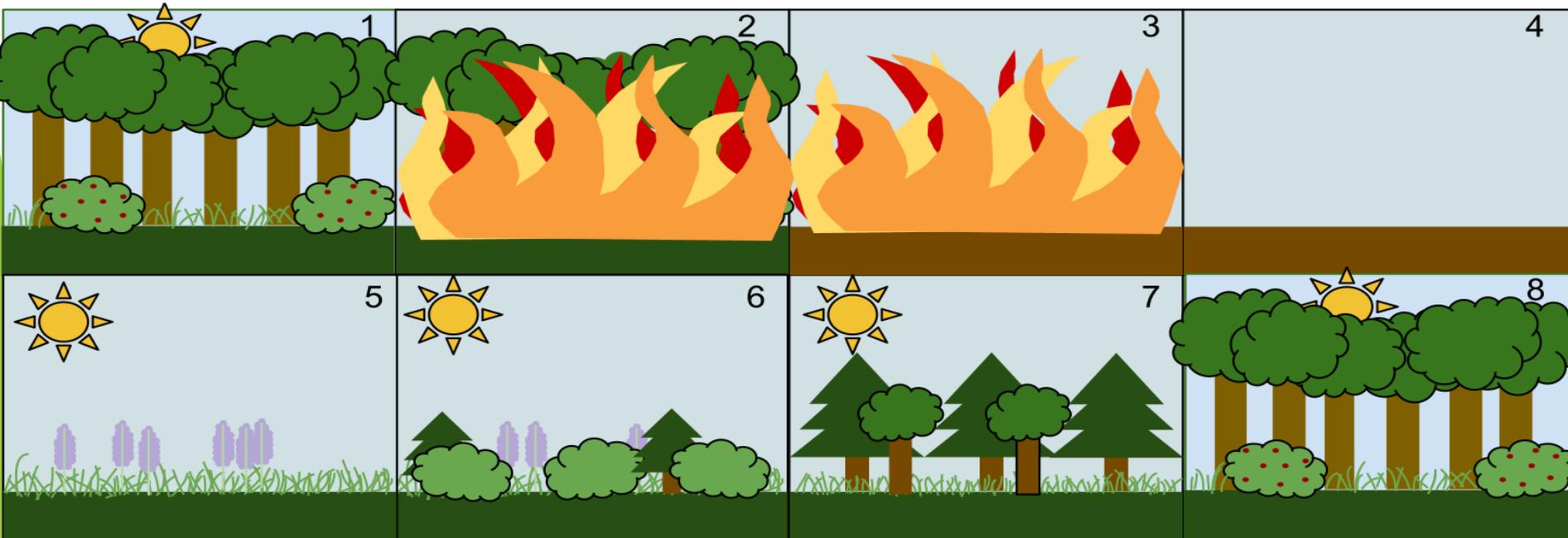


Figura 19.10. La relazione fra temperatura e probabilità di germinazione per alcune piante erbacee annue e perenni presenti comunemente nella prateria calcarea nell'Inghilterra settentrionale (da Grime, 1979).

1. Le lacune non sono necessariamente identiche
2. Possono avere regimi microclimatici differenti
3. Negli ambienti stagionali i colonizzatori variano con la stagione

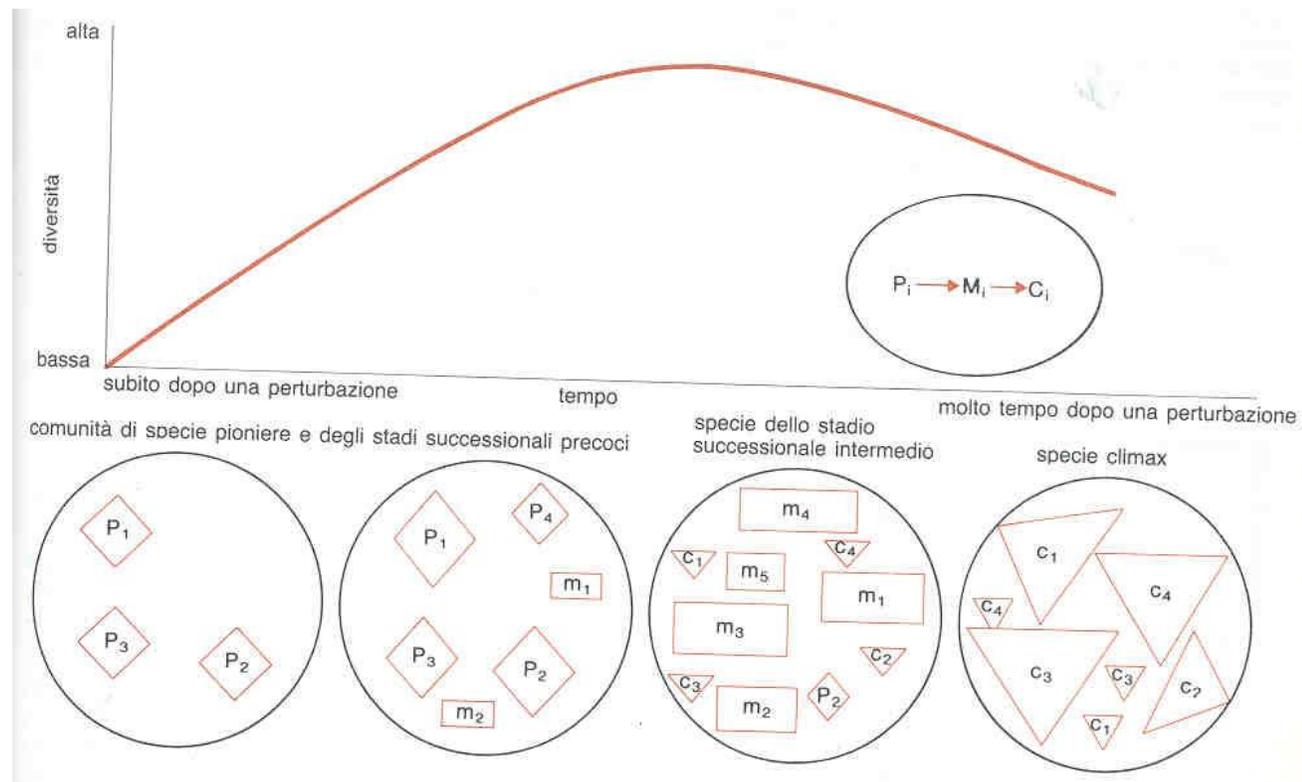
La formazione di lacune ha notevole importanza per spp sessili o sedentarie che hanno esigenza di spazio aperto, e ha importanza minore nella vita delle spp animali mobili per le quali lo spazio non è una risorsa limitante

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.



PERTURBAZIONI CHE INTERROMPONO LA SUCCESSIONE

1. In molte comunità gli stadi di colonizzazione delle lacune sono ragionevolmente prevedibili: la lacuna subisce una “minisuccessione”
2. Lo spazio aperto viene colonizzato da spp opportuniste degli stadi precoci della successione (P1, P2, ecc)
3. Col trascorrere del tempo altre spp invadono, quelle con più bassa capacità di dispersione, arrivando a dominare la successione intermedia (m1, m2, ecc) e spingendo all'estinzione le spp pioniere
4. Più tardi ancora, la comunità riacquista lo stadio climax in cui i competitori più efficienti (c1, c2, ecc) espellono i loro vicini
5. In questa sequenza, la diversità comincia ad un basso livello, cresce nello stadio intermedio e ritorna a decrescere nello stadio climax
6. In questo processo 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***

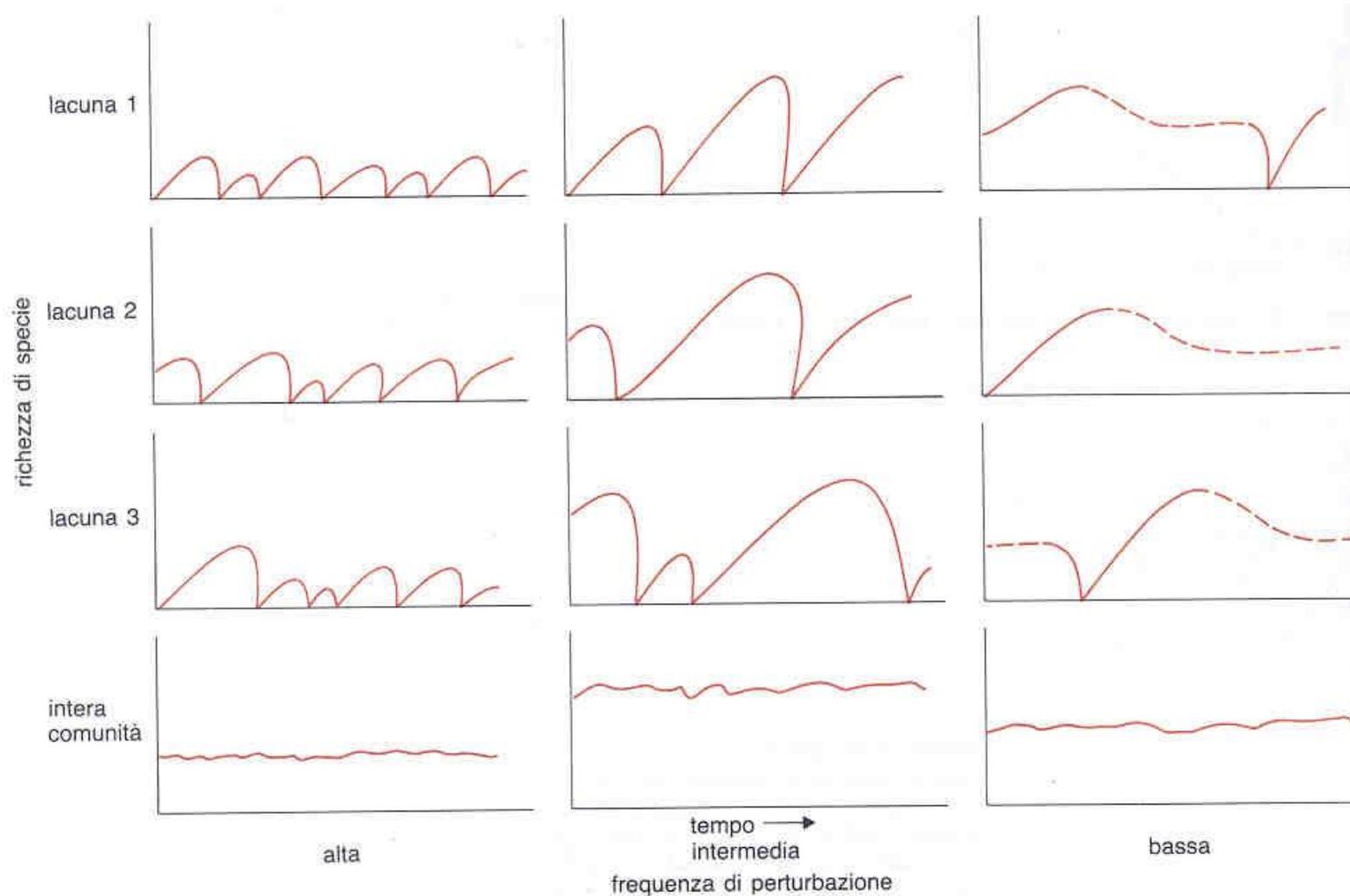
Habitat a mosaico: mosaico di chiazze in differenti stadi della successione



FREQUENZA DI FORMAZIONE DELLE LACUNE

IPOSTESI DEL DISTURBO INTERMEDIO (CONNEL & HUSTON)

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



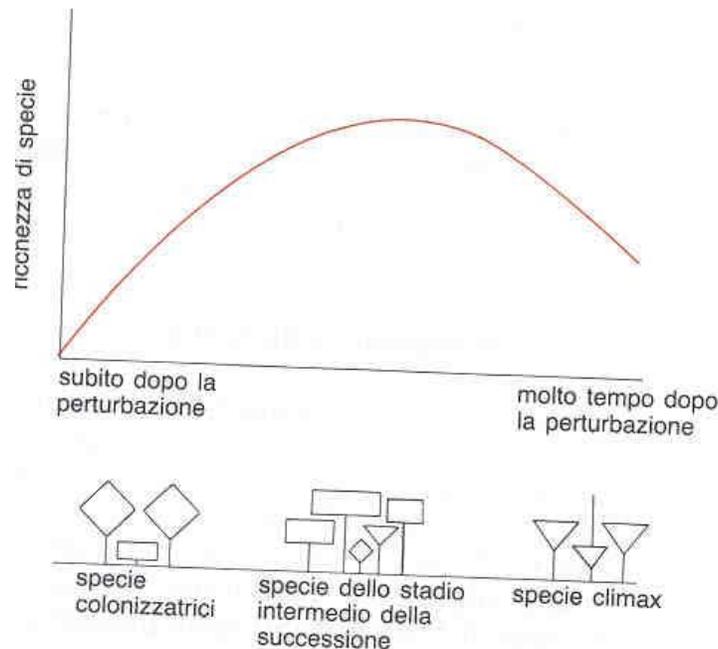
SOUSA in comunità algale intercotidale associata a massi di varie dimensioni nella California meridionale:

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° mese: *Ulva* spp
- aut/inv 1° anno: alghe rosse *Gelidium*, *Gigartina* & *Rhodoglossum*
- dopo 2-3 a: *Rhodoglossum* domina



Perturbazione: onde ribaltano i massi

massi piccoli: solo *Ulva*, bassa diversità

massi medi: spp appartenenti a tutti gli stadi successionali, alta diversità

massi grandi: monoculture di *Rhodoglossum*, bassa diversità

Modelli di non-equilibrio della diversità

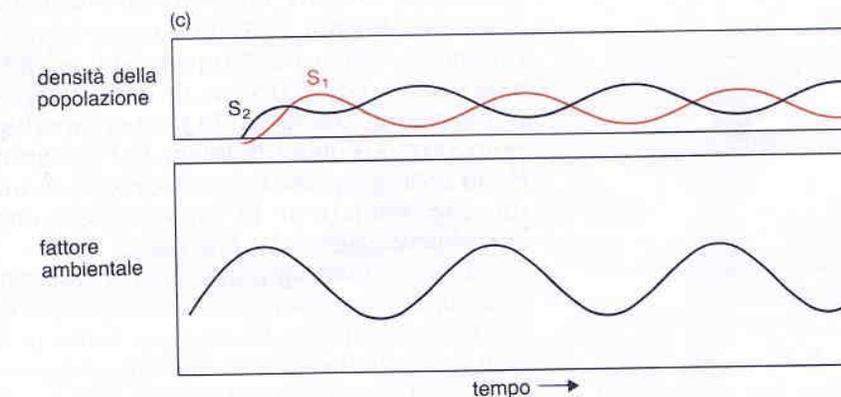
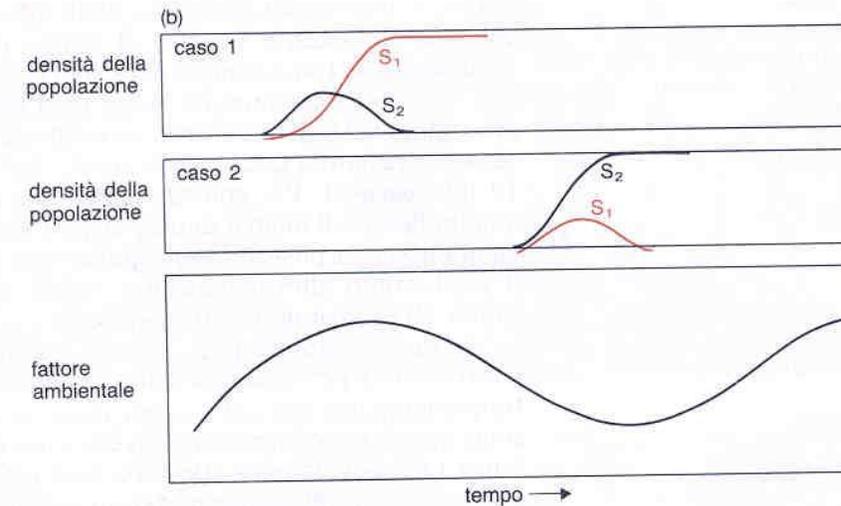
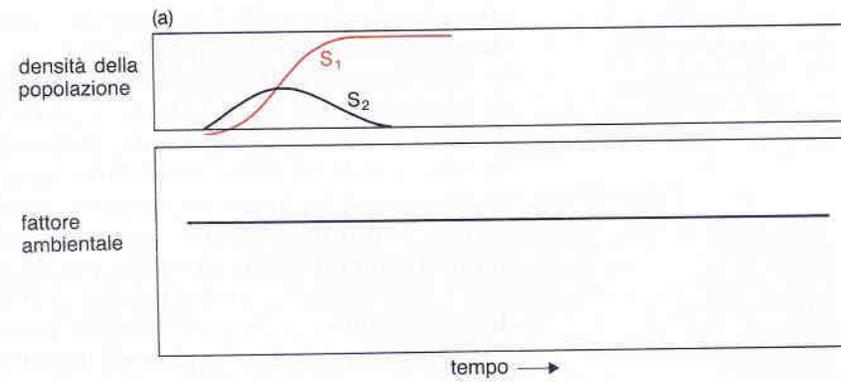
Esclusione competitiva: in un ambiente uniforme e costante tutte le spp in competizione, tranne una, saranno spinte all'estinzione.

La coesistenza è possibile solo se esiste un sufficiente differenziamento delle nicchie tra le spp

Ciò è valido se:

- competizione 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...



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: vale il principio di esclusione competitiva

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...

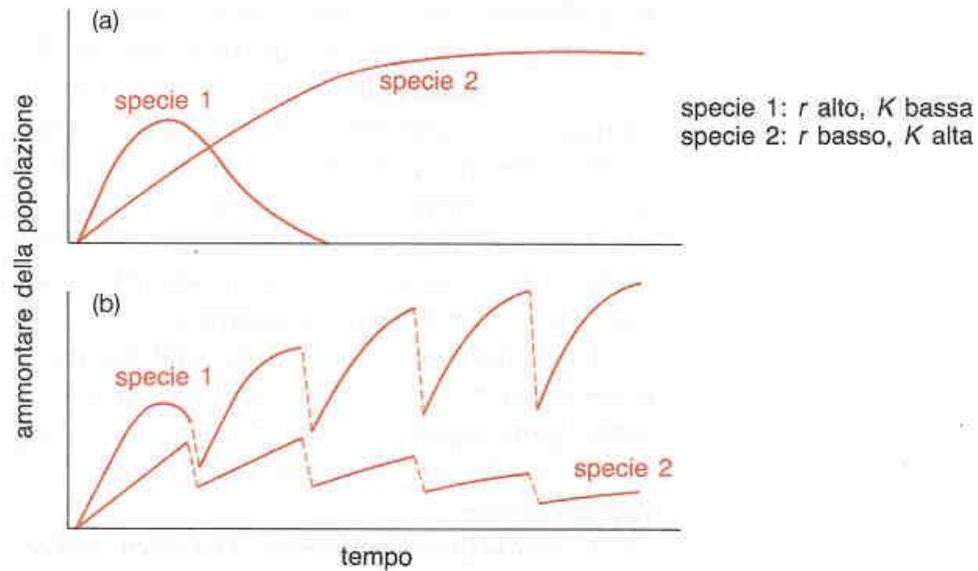
La variabile importante in una teoria di non-equilibrio per la competizione è la velocità con cui si produce l'esclusione competitiva

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

HUSTON:

a) viene raggiunta l'esclusione competitiva

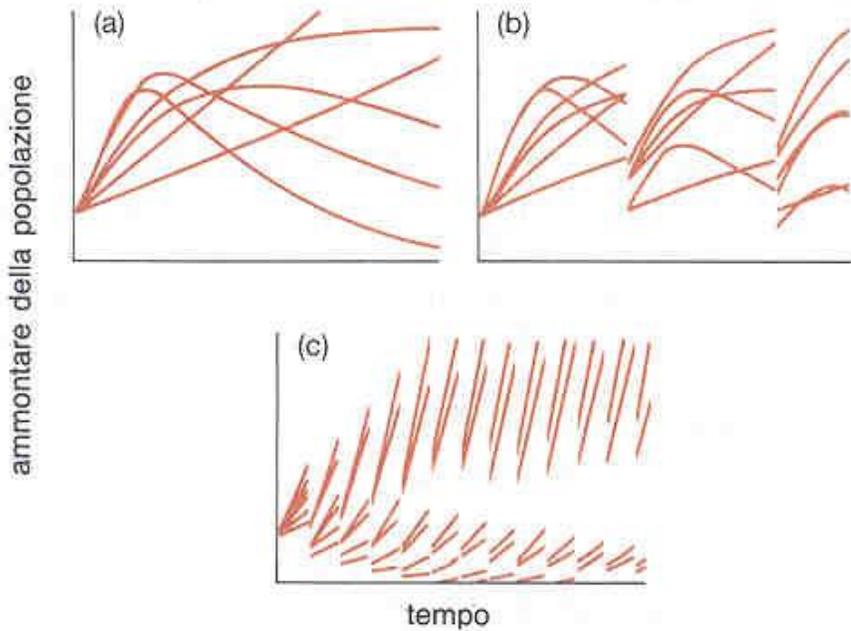
b) esclusione competitiva è impedita da riduzioni periodiche, indipendenti dalla densità, della popolazione



Nella fig(b) 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:

- a) non si producono mai
- b) si producono con frequenza intermedia
- c) sono molto frequenti

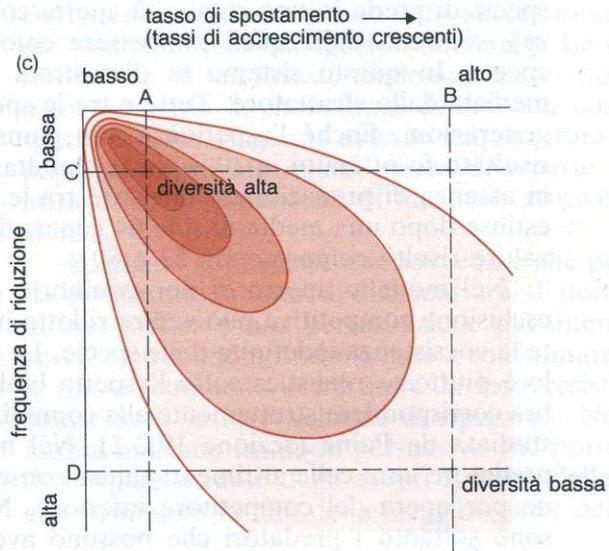
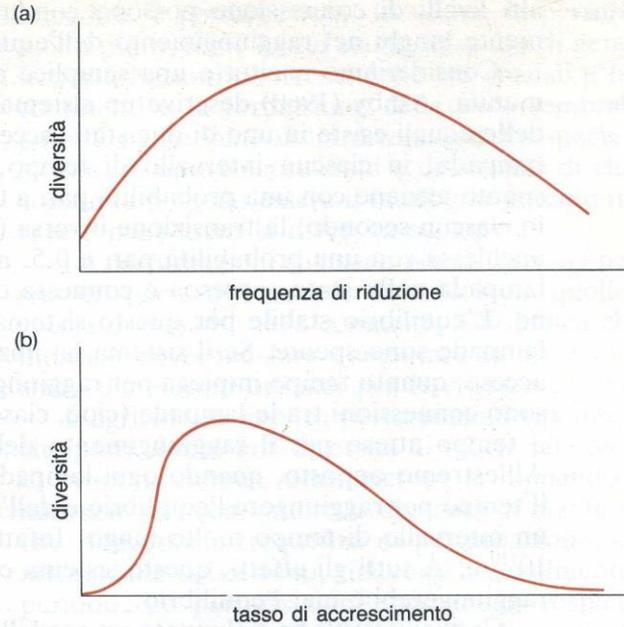


a) in assenza di perturbazioni, le esclusioni competitive si producono con rapidità relativamente elevata (una sp si è già estinta al termine del ciclo)

b) a frequenze intermedie, la diversità è più alta per un tempo molto più lungo

c) ad alte frequenze, la diversità viene ridotta da estinzioni di spp che sono incapaci di riprendersi tra una perturbazione e l'altra

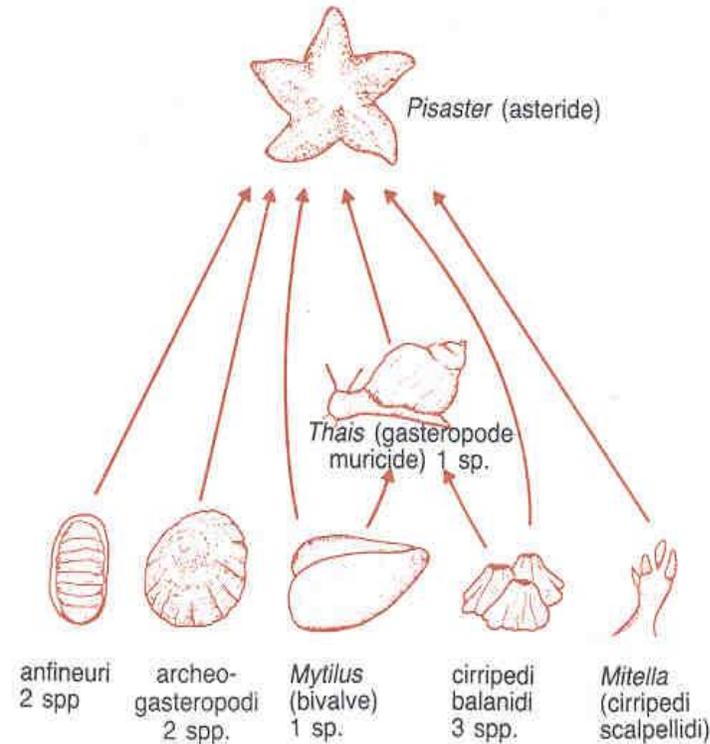
Figura 19.20. Relazioni dedotte dalle comunità modello di Huston. (a) Relazione prevista tra diversità e frequenza di riduzione della popolazione. (b) Relazione prevista tra diversità e tassi di accrescimento della popolazione in sistemi di non-equilibrio con una frequenza di riduzione della popolazione da bassa a intermedia. (c) Diagramma generalizzato delle curve di livello della relazione fra tasso di spostamento competitivo (equivalente ai tassi di accrescimento della popolazione), la frequenza di riduzione della popolazione e la diversità di specie. La diversità è rappresentata sull'asse perpendicolare al piano del foglio ed è rappresentata sul piano dalle curve di livello. (Secondo Huston, 1979.)



Caswell: la velocità di esclusione competitiva può venire ridotta a tal punto che ne risulta la coesistenza indefinita delle spp.

Il predatore apre delle celle altrimenti chiuse, consentendone la colonizzazione per opera del competitore inferiore.

Quando una perturbazione agisce come un predatore (aprendo celle), l'effetto sulla coesistenza dovrebbe essere ancora più drastico essendo nulla la probabilità che il «predatore» (la perturbazione) si estingua.



Esempio: Gran Bosco della Mesola

La Riserva Naturale del Gran Bosco della Mesola, con una superficie di 1.058 ettari, rappresenta uno degli ultimi e meglio conservati residui di bosco di pianura.

Il terreno è di origine alluvionale e presenta un andamento irregolare, sintomo della presenza di antiche dune, che a tratti formano dei ristagni d'acqua, con vegetazione palustre.

Un tempo il bosco, essendo circondato da paludi, accoglieva numerose varietà di uccelli, tipici delle zone umide; la drastica riduzione della fauna, causata dalle opere di prosciugamento, è stata frenata con la realizzazione di una zona umida all'interno del bosco, chiamata Elciola, chiusa al pubblico dove trovano rifugio anatidi e aironi.

La Riserva Naturale dello Stato "Bosco della Mesola", compresa nel Parco regionale del Delta del Po, è Sito di Importanza Comunitaria (SIC IT 4060006) per la presenza di habitat e di specie elencate negli allegati alle Direttive Comunitarie 79/409 (conservazione degli uccelli selvatici) e 92/43 (tutela di habitat e specie di importanza comunitaria).

