

13/1

Gli animali, similmente alle piante, hanno evoluto nel tempo delle strategie per sfuggire ai predatori tramite corazze, la produzione di sostanze velenose (tossine), colorazioni ed estroflessioni del tegumento che li rendono poco attraenti per i predatori, camuffaggio e mimetismo.

Gli organismi possono mettere in atto complessi meccanismi di difesa: le *chioccioline* sono in grado di produrre una conchiglia molto dura e spesso la cui produzione è molto dispendiosa energeticamente ma le protegge dai granchi loro predatori.

La predazioni innesca dei meccanismi di adattamento da parte degli organismi sia fisiologici sia comportamentali.

Il modello di Lotka-Volterra è stato adattato anche per prevedere le dinamiche della predazione.

Il modello logistico è stato costruito analizzando la crescita esponenziale di una popolazione e introducendo un freno che indicasse la diminuzione nella crescita della popolazione. Lotka e Volterra nel momento in cui vogliono costruire un modello di predazione si concentrano sul fatto che se la popolazione delle prede viene ridotta dall'azione del predatore, potrebbe essere il predatore stesso il freno alla crescita delle popolazioni. Potrebbe non essere necessario introdurre un freno alla crescita delle popolazioni dovuto alla competizioni tra gli individui per le risorse limitanti se la popolazione viene costantemente ridotta dal predatore. L'attività del predatore mantiene la popolazione in modo tale che la sua crescita possa essere ancora rappresentata dal modello esponenziale e non raggiunge mai l'asintoto.

Sulla base delle precedenti affermazioni formulano un **modello per la preda** in cui:

- P indica la popolazione dei predatori;
- N indica la popolazione delle prede.

$$\frac{dN}{dt} = rN - \alpha NP$$

$\frac{dN}{dt}$ rappresenta la crescita esponenziale della preda che però viene frenata dall'azione del predatore. L'azione del predatore è modellizzabile tramite il fattore $-\alpha NP$ (il segno meno indica che il numero di prede diminuisce) che prevede che i predatori riducano il numero delle prede proporzionalmente alla probabilità che hanno di incontrarle.

Se si prevede che la dinamica preda-predatore avvenga in un'area limitata la probabilità di incontro da preda e predatore dipende dal prodotto tra il numero di prede e il numero di predatori, il termine NP tiene conto della probabilità di questo incontro. Nel momento in cui si incontrano il predatore uccide la preda con una determinata probabilità che è la sua *efficienza* indicata dal coefficiente α .

Il modello dice che la popolazione potrebbe crescere esponenzialmente ma la crescita viene ridotta di una quota che dipende da quanto è probabile che un predatore incontri una preda e nel momento in cui la incontra da quanto il predatore è efficiente nel cacciarla.

Viceversa, è possibile costruire un **modello per il predatore**.

$$\frac{dP}{dt} = f\alpha NP - qP$$

Questo modello parte dal fatto che la popolazione dei predatori dovrebbe aumentare proporzionalmente a quante risorse la popolazione dei predatori acquisisce. Il termine αNP in questo caso indica la crescita del numero di predatori in proporzione alle prede cacciate. La popolazione dei predatori converte questa energia che ha accumulato in crescita f . Si assume che i predatori muoiano e che la mortalità dei predatori sia un tasso costante $-qP$.

Combinando in due modelli si ottiene un **modello preda-predatore**:

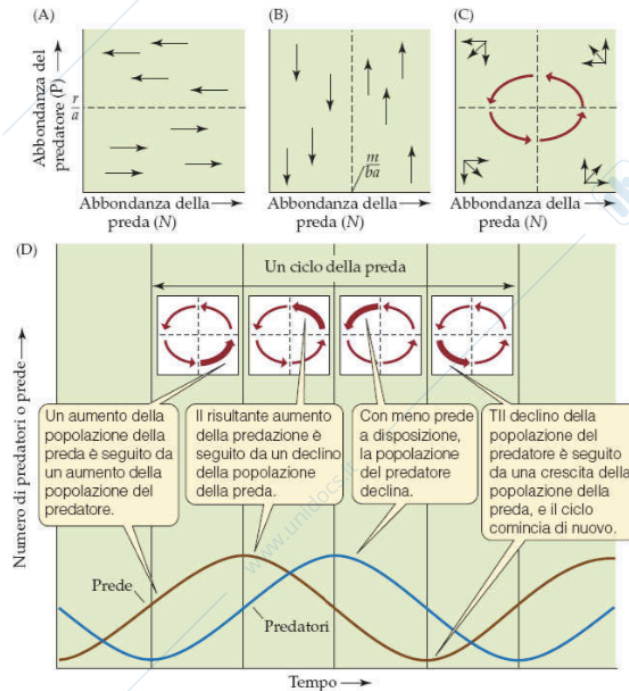
$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN - \alpha NP \\ \frac{dP}{dt} = f\alpha NP - qP \end{cases}$$

per prima cosa bisogna cercare le condizioni di equilibrio, quando il tasso di crescita è pari a 0.

$$\begin{cases} rN - \alpha NP = 0 \\ f\alpha NP - qP = 0 \end{cases}$$

La soluzione di entrambe le equazioni da nel primo caso una retta orizzontale e nel secondo caso una retta verticale.

Figura 13.19 Il modello preda-predatore di Lotka-Volterra produce fluttuazioni cicliche delle popolazioni (A) Considerando la popolazione preda per prima, l'abbondanza di questa non cambia quando $dN/dt = 0$, che si verifica quando $P = r/a$ (vedi Equazione 13.1). (B) Allo stesso modo, considerando la popolazione del predatore, l'abbondanza non cambia quando $dP/dt = 0$, che si verifica quando $N = m/ba$. La combinazione dei risultati delle parti (A) e (B) suggerisce che le popolazioni di predatore e di preda abbiano una tendenza innata alle fluttuazioni cicliche. Questi cicli vengono qui mostrati in due modi: (C) riportando l'abbondanza di predatori contro l'abbondanza delle prede, e (D) riportando l'abbondanza di entrambi i predatori e prede in funzione del tempo; i quattro diagrammi inseriti in (D) riportano l'abbondanza di predatori contro l'abbondanza di prede. In (D), nota che la curva di abbondanza del predatore è in ritardo di un quarto di ciclo rispetto alla curva di abbondanza della preda.



La soluzione dell'equazione che descrive la dinamica della preda dice che esiste una soglia data dal valore $\frac{r}{a}$ del numero di predatori tale che se il numero di predatori è al di sotto del valore soglia la popolazione delle prede aumenta, se il numero di predatori sono più abbondanti del rapporto la popolazione delle prede diminuisce. Viceversa, per quanto riguarda i predatori esiste una soglia nell'abbondanza delle prede $\frac{q}{f\alpha}$ tale che se le prede sono più abbondanti della soglia critica la popolazione di predatori aumenta, se invece sono meno abbondanti la popolazione dei predatori diminuisce. Il modello dice che ci sono dei valori soglia e che la dinamica della popolazione dei predatori dipende dall'abbondanza delle prede e l'abbondanza delle prede dipende dall'abbondanza dei predatori. È un modello accoppiato in cui una popolazione influenza l'altra in maniera diretta.

Sovrapponendo i due grafici e combinando i vettori che descrivono l'andamento delle comunità di vede che le frecce ottenute mostrano una dinamica ciclica. A un aumento della popolazione delle prede segue un aumento della popolazione dei predatori che determina una diminuzione della popolazione delle prede che a sua volta determina una diminuzione nella popolazione di predatori che fa sì che il numero delle prede aumenti.

Simbiosi

Gli organismi vivono insieme e si influenzano a vicenda. Le relazioni che si instaurano prendono il nome di **relazioni simbiotiche**: relazioni in cui organismi di due specie diverse vivono in stretto contatto fisiologico l'una con l'altra.

Talvolta all'interno degli organismi che instaurano la relazione simbiotica si può individuare un organismo **ospite**: quell'organismo tipicamente più grande dell'altro che è quello sul quale, o all'interno del quale, vive l'organismo simbiotico.

Quando la relazione che si instaura è benefica per i due organismi si parla di mutualismo.

Quando uno trae beneficio e l'altro subisce un danno si parla di parassitismo.

Una relazione in cui entrambi subiscono un danno non si instaura.

Il corpo umano è un esempio di organismo ambiente per la grande quantità di organismi al suo interno, si parla in questo caso di **olobionte** perché sono anche in grado di influenzare lo sviluppo del organismo a cui si appoggiano. **Parassiti e patogeni** sono un forte agente evolutivo.

Costo della virulenza

La pressione evolutiva che il parassita opera sull'organismo opera ha degli effetti anche sul parassita che si modifica per riuscire a superare le difese dell'ospite. Il parassita impiega energia per sperare le difese immunitarie dell'ospite, se impiega energia su questo versante, per i trade-off precedentemente analizzati, ne ha meno da impiegare in altre attività tra cui la riproduzione. Esiste un trade-off tra la capacità di un patogeno di superare i meccanismi di difesa immunitaria dell'ospite e la sua capacità di svilupparsi e riprodursi. Un patogeno molto virulento se è molto abile a superare le difese dell'ospite deve essere un patogeno che non si riproduce molto oppure un patogeno dovrebbe diminuire la sua riproduttività per aumentare le sue possibilità di trasmettersi.

È possibile costruire un **modello ospite-patogeno** che spiega la dinamica che si instaura tra ospite e patogeno.

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - mI$$

Il modello prende in considerazione il numero di organismi infetti nella popolazione e le sue variazioni. È un modello della diffusione di un patogeno.

Così come nel modello preda-predatore, si può immaginare che la probabilità che un organismo si infetti derivi dalla probabilità di incontro tra un organismo non infetto ma che può essere infettato dal parassita (organismi sensibili alla trasmissione) e un individuo infetto. Il prodotto SI riguarda le probabilità di incontro. Quando i due organismi si incontrano il contagio avviene con una certa probabilità β .

βSI è un termine che determina un aumento rapido esponenziale della popolazione infetta. Al numero dei contagiati bisogna sottrarre il *tasso di mortalità o recupero* indicato dal termine $-mI$.

La malattia si diffonde quando il tasso di trasmissione è positivo ovvero quando $\beta SI - mI > 0$

Il numero degli infetti è sicuramente maggiore di 0 quindi il sistema si riduce a $S > \frac{m}{\beta}$. Esiste una dimensione critica della popolazione di individui sensibili al di sotto della quale la diffusione della malattia si arresta $S_T > \frac{m}{\beta}$. Se la popolazione dei sensibili scende sotto la soglia $\frac{m}{\beta}$ il tasso di crescita dei contagi diminuisce. Gli individui sensibili sono gli individui che se vengono a contatto possono essere infettati. Quando un individuo non è più sensibile? Quando non può essere contagiato perché ha ancora gli anticorpi che inibiscono la malattia o quando è vaccinato. Il modello descrive l'immunità di gregge. Se si va sotto la soglia il contagio si arresta e gli individui sensibili sono protetti dagli individui insensibili che non si ammalano e non diventano infettivi.

Facilitazione

I meccanismi dell'evoluzione dovrebbero tendere a far evolvere all'ospite una maggiore capacità di far fronte al parassita e al patogeno una migliore capacità di eludere le difese dell'ospite, si è visto che eludere le difese dell'ospite ha un costo per il parassita. Il parassita ha interesse nel fare in modo che l'ospite metta in atto meno difese contro di lui. Se l'ospite deve mettere in atto meno difese contro il parassita, il parassita a sua volta deve attaccarlo con meno violenza, si verifica un meccanismo evolutivo che dovrebbe portare a una riduzione della virulenza del patogeno. Questo modello che porta a prevedere una migliore capacità di tolleranza reciproca tra ospite e parassita è probabilmente il modello che ha portato allo sviluppo di una relazione in cui prima il parassita viene tollerato e successivamente l'ospite riesce a convivere con il patogeno e far sì che una relazione che inizialmente portava vantaggio solo a un individuo diventi una relazione che porti vantaggi ad entrambi.

Le relazioni di facilitazione sono quelle in cui almeno uno dei due individui interessati dalla relazione trae vantaggio e nessuno dei due trae vantaggio.

Commensalismo: relazione tra due individui nella quale uno è favorito e l'altro non trae né beneficio né risulta danneggiato.

Mutualismo: un'interazione vantaggiosa per entrambi gli individui delle due specie.

Esistono delle interazioni tra ospite e parassita che possono essere facoltative o obbligate fortemente co-evolute e che spesso discendono da una forma di parassitismo che ha attenuato la propria virulenza ed è diventato benefico per il proprio ospite e ha sviluppato un'interazione positiva. I legami tra un ospite e un

potenziale parassita paiono essere estremamente più profonde e interiorizzate dagli organismi di quanto si possa pensare.

Gli studi genomici stanno dimostrando che ampi pezzi del nostro genoma sono antiche sequenze virali che sono state inserite nel nostro genoma. Potremmo aver degli antichi parassiti in modo estremamente profondo.

	Interazione	Individui coinvolti	Tipo
Simbiotiche	Competizione	Entrambi danneggiati	- / -
	Predazione	Predatore favorito, preda sfavorita	+ / -
	Erbivoria	Erbivoro favorito, vegetale sfavorito	+ / -
	Parassitismo	Parassita favorito, ospite sfavorito	+ / -
	Commensalismo	Un individuo favorito, l'altra indifferente	+ / 0
	Mutualismo	Entrambi favorite	+ / +

Comunità

Le comunità in senso ecologico vengono intese come un insieme di specie interagenti che abitano la stessa area nello stesso tempo. Perché si possa parlare di comunità ci deve essere una concomitanza spazio-temporale nella esistenza delle specie e le specie devono anche instaurare delle relazioni tra di loro. Le comunità spesso vengono definite dagli ecologi sulla base delle loro caratteristiche fisiche e biologiche alludendo all'insieme degli organismi che le abitano. All'interno delle comunità si individuano dei gruppi di organismi per affinità tassonomica (es. comunità di uccelli) oppure si possono raggruppare gli organismi che svolgono le stesse attività per *builds*, es. organismi che si nutrono di nettare che appartengono alla corporazione dei nettariivori.

Le comunità si possono studiare anche individuando i vari sottoinsiemi, per gruppi funzionali: organismi che funzionano allo stesso modo. Es. organismi che si procurano nutrimento bucando e succhiando da altri organismi, possono essere tassonomicamente diversi e fare affidamento su risorse diverse ma essere raggruppati nello stesso sottoinsieme.

Gli organismi possono anche essere raggruppati sulla base delle risorse che sfruttano per sopravvivere. Es. organismi azotofissatori.

A livello di comunità bisogna introdurre il concetto di **biodiversità**: la varietà a livello genetico, tassonomico e di ecosistema degli organismi viventi in una determinata area, ambiente, ecosistema o sull'interno pianeta (McCallister, 1991).

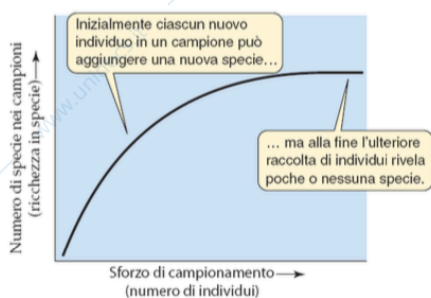
Si può parlare di biodiversità sia guardando i diversi genotipi all'interno di una popolazione che le specie che fanno parte della comunità, oppure come biodiversità di ecosistemi.

Da un punto di vista storico il livello a cui la biodiversità viene indagata più frequentemente è il livello delle specie (affinità tassonomica) che è quello più facile da identificare.

14/1

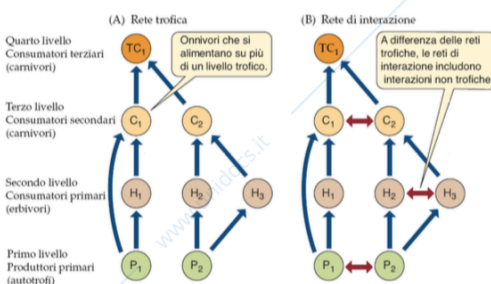
Un aspetto importante della diversità è quella della equitabilità o ripartizione, osservando la biodiversità tassonomicamente è importante tenere conto delle abbondanze relative. Per quanto due ipotetiche comunità possano avere lo stesso numero di specie se le abbondanze relative sono diverse, un sarà più diversificata dell'altra.

Le **curve cumulative delle specie** possono aiutare a determinare quando sono state osservate la maggior parte o tutte le specie in una comunità. In questo esempio ipotetico, il numero di nuove specie osservate in ciascun campione diminuisce dopo che sono stati raccolti circa la metà degli individui.



All'interno di un'area le specie non sono isolate ma formano una comunità. Le interazioni che si vengono a creare possono essere trofiche o di interferenza e facilitazione nelle relazioni tra le specie.

Una comunità può essere anche descritta tramite le reti trofiche che si instaurano tra gli organismi, tramite queste reti è possibile ricostruire le reti di interazione che tiene conto anche delle interazioni non trofiche.



Le relazioni tra le specie possono essere:

- Dirette: la specie A interagisce con la specie B e ne scaturisce un effetto;
- Indirette: si verifica quando l'interazione diretta tra due specie è mediata da una terza specie.

Le interazioni possono essere sia positive che negative e danno luogo alle cascate di interazioni.

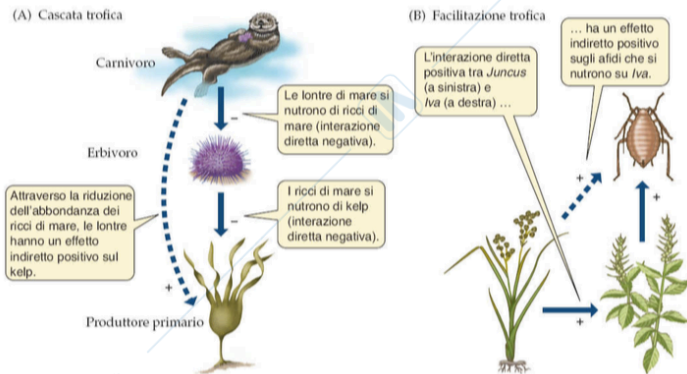


Figura 16.13 Effetti indiretti nelle reti di interazioni (A) Una cascata trofica si ha quando un carnivoro si nutre di un erbivoro e ha, quindi, un effetto indiretto positivo su un produttore primario che è mangiato da quell'erbivoro. (B) La facilitazione trofica si ha quando un consumatore è indirettamente aiutato da una interazione positiva tra la sua preda e un'altra specie.

Le specie che hanno grandi effetti sulle solo comunità possono o non possono farlo grazie alla loro elevata abbondanza o biomassa. Si distinguono specie chiave e specie dominanti, le **specie chiave di volta** hanno grandi effetti sulle loro comunità non ostante le loro basse abbondanza e massa mentre le **specie dominanti** hanno grandi effetti sulle loro comunità grazie alle loro elevate abbondanza e biomassa. Altre specie sono **ingegneri ecosistemici** perché strutturano l'ambiente e gli permettono di essere così come appare tramite la loro azione diretta. Alcune specie possono essere sia specie chiave che ingegneri ecosistemici.

Il fatto che l'azione delle specie influenzi la struttura dell'ambiente e di conseguenza altri organismi suggerisce che le comunità non siano stabili ma mutevoli, cambiano nel tempo in maniera più o meno rapida e più o meno continua.

I cambiamenti nelle comunità avvengono secondo alcuni stadi che gli ecologi definiscono **successione**, il processo di cambiamento nel tempo della composizione in specie di una comunità per effetto di agenti di cambiamento abiotici e biotici. Ogni volta che avviene una modifica nella struttura di una comunità si instaura un successione che tende a modificare la comunità.

TABELLA 17.1

Esempi di agenti abiotici e biotici di stress, disturbo e cambiamento nelle comunità

Agenti di cambiamento	Esempi
FATTORI ABIOTICI	
Onde, correnti	Tempeste, uragani, inondazioni, tsunami, risalita di acque profonde oceaniche
Vento	Tempeste di vento, uragani e tornado, abrasione da parte di sedimenti mossi dal vento
Disponibilità di acqua	Siccità, inondazioni, deposizione di fango
Composizione chimica	Inquinamento, piogge acide, alta o bassa salinità, elevata o scarsa disponibilità di nutrienti
Temperatura	Gelo, neve e ghiaccio, valanghe, calore eccessivo, incendi, aumento o diminuzione del livello del mare.
Attività vulcanica	Lava, gas bollenti, colate di fango, caduta di rocce e detriti, inondazioni.
FATTORI BIOTICI	
Interazioni negative	Competizione, predazione, erbivoria, malattia, parassitismo, calpestio, scavo, foratura

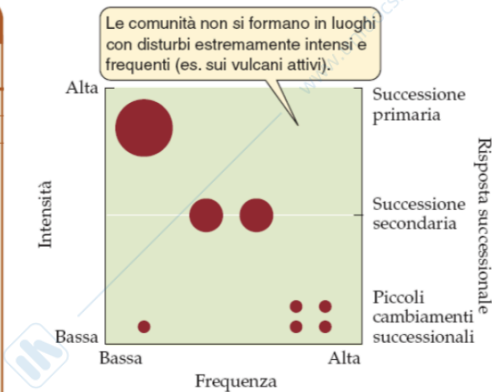


Figura 17.4 Lo spettro del disturbo La quantità di biomassa rimossa (intensità o gravità del disturbo) e la frequenza con cui viene rimossa (frequenza del disturbo) possono influenzare l'entità del cambiamento che avviene (rappresentato dalla dimensione dei cerchi rossi) e il tipo di successione che potrebbe verificarsi in seguito (lato destro del grafico).

Un disturbo di intensità talmente elevata da eliminare totalmente tutte le forme di vita all'interno di un'area determina un cambiamento successionale chiamato **successione primaria**. I disturbi di intensità intermedia portano una modifica profonda nella struttura della comunità ma non la rasano al suolo e

portano a dei cambiamenti definiti successione secondarie. I disturbi di piccola intensità invece portano piccoli cambiamenti nella successione.

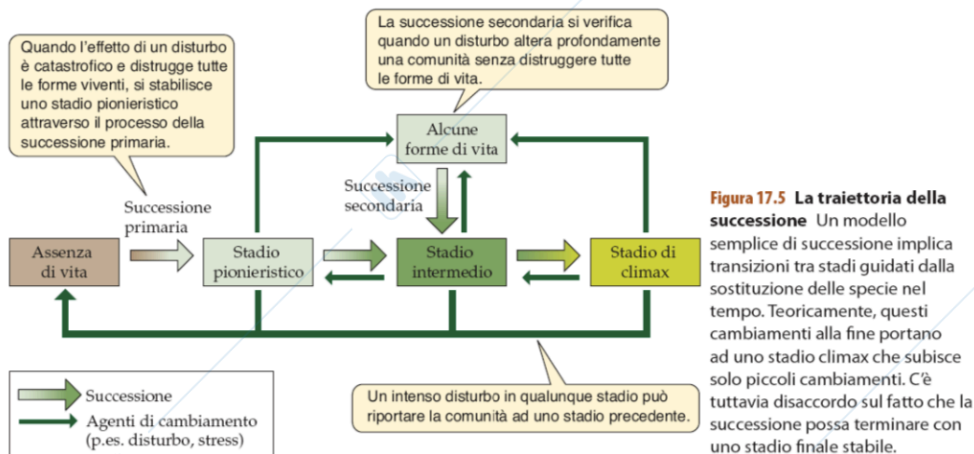


Figura 17.5 La traiettoria della successione Un modello semplice di successione implica transizioni tra stadi guidati dalla sostituzione delle specie nel tempo. Teoricamente, questi cambiamenti alla fine portano ad uno stadio climax che subisce solo piccoli cambiamenti. C'è tuttavia disaccordo sul fatto che la successione possa terminare con uno stadio finale stabile.

A partire da aree in cui c'è stato un disturbo fortissimo e vengono considerate aree prive di vita la comunità cambia secondo una successione primaria nella quale si possono riconoscere in maniera molto generica tre stadi:

1. **Stadio pionieristico:** avviene la colonizzazione di alcuni organismi che sono in grado di insediarsi in un'area in cui non sono presenti altre forme di vita;
2. **Stadi intermedi:** mix di forme pioniere e di forme nuove non presenti negli stadi pionieristici;
3. **Stadio di climax:** gli organismi tipici degli stadi pionieristici sono scomparsi e ci sono solo organismi che sono arrivati nelle fasi successive della successione ecologica. Si riteneva che una volta che la successione aveva raggiunto una determinata composizione questa permanesse a lungo indeterminatamente.

Se in qualunque momento all'interno della successione si sviluppa un disturbo intermedio la successione può regredire ad altri stadi e può tornare indietro a uno stadio intermedio o pionieristico. Addirittura ci può essere un disturbo profondo che altera la struttura comunità che non distrugge completamente la comunità ma risparmia solo alcune forme di vita e a partire da questo punto si instaura una successione secondaria. Es. la successione secondaria si instaura nel momento in cui la foresta viene deforestata.

Il **climax** viene definito come una comunità terminale stabile di una successione ecologica che in date condizioni ambientali è in grado di auto-perpetuarsi.

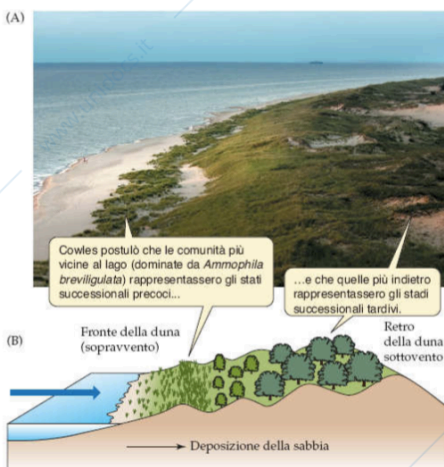


Figura 17.6 Spazio in sostituzione del tempo (A) La parte di duna più vicina alla riva del Lago Michigan è coperta da *Ammophila*. (B) Quando Henry Chandler Cowles studiò la successione su queste dune, egli assunse che gli stadi successionali precoci si verificassero sulla sabbia depositata di recente nella parte frontale delle dune, mentre gli stadi successionali tardivi si trovassero alle spalle della duna.

Gli studi successionali molto spesso si basano su un assunto fondamentale che è quello della sostituzione del tempo con lo spazio. Si ricercano i luoghi in cui un gradiente spaziale è utile per capire cos'è successo per arrivare alla suddetta condizione ambientale.

Henry Cowles, pioniere dello studio delle successioni, studiò le dune costiere attorno al lago Michigan. Lui postulò che le comunità più vicine al lago siano quelle che si instaurano nel momento in cui la sabbia si è appena depositata mentre quelle più indietro fossero quelle che si instaurano dove la sabbia si è depositata da più tempo. Tracciando un percorso dalla riva del lago verso l'interno assunse che gli stadi successionali precoci si verificassero sulla sabbia depositata di recente nella parte frontale delle dune mentre gli stadi successionali tardivi si trovassero alle spalle della duna. Andare dalle dune alla riva è come tornare indietro nel tempo.

Il concetto di sostituzione del tempo con lo spazio si basa sul fatto che in questi gradienti spaziali si osservano dei cambiamenti che stanno ad indicare che le comunità cambiano nel tempo e nello spazio.

Zonazione: variazione nello spazio della struttura delle comunità. Le zonazioni vengono fatte a diverse scale spaziali, dalle fasce lungo la battigia alle scale continentali in cui vengono identificate diverse comunità.

Concetto di organismico

Frederick Clements è stato il primo a definire le comunità ecologiche e a proporre che il fatto che si osservano insiemi di vegetali che si ripropongono in diversi luoghi sia evidenza del fatto che queste instaurano una serie di relazioni tra di esse. Questo viene chiamato concetto organismico di comunità che vede una comunità come un'unità integrata di specie che interagiscono. Clements arriva a paragonare una successione ecologica allo sviluppo di un organismo, la comunità viene vista come un super organismo che si sviluppa da uno stadio infantile, che è quello pionieristico, fino a uno stadio maturo che è quello di climax.

Concetto individualistico (o teoria del continuum)

Henry Allan Gleason, critico del concetto organismico, propone il concetto opposto che è quello individualistico. Sostiene che la coesistenza delle specie in una comunità ecologica è il risultato di una analogia nelle loro esigenze o tolleranze e non di interazioni forti o di una storia evolutivistica comune. Le distribuzioni delle specie lungo i gradienti ambientali non formano gruppi ma rappresentano delle risposte indipendenti.

Secondo Clements le specie stanno insieme perché interagiscono fortemente tra di loro e quindi ci possono essere delle zone di transizione tra uno e l'altra ma dovrebbero essere molto ristrette. Secondo Gleason invece ogni specie ha le sue esigenze ecologiche e quindi si instaura un gradiente in cui sono individuabili delle zone. Laddove succede che le esigenze delle specie sono concentrate potrebbe sembrare che si instaurino dei nuclei di interazione ma in realtà gli organismi sono in quel punto indipendentemente dagli altri.

Secondo altri ecologi le due teorie si sovrappongono, osservando il gradiente nello spazio si possono riconoscere le comunità di Clements ma si nota anche che le comunità sfumano l'una nell'altra secondo la teoria di Gleason.

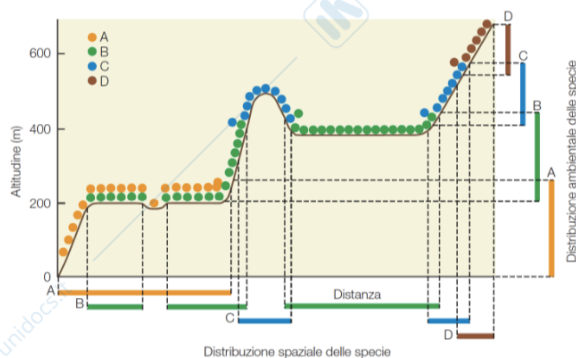
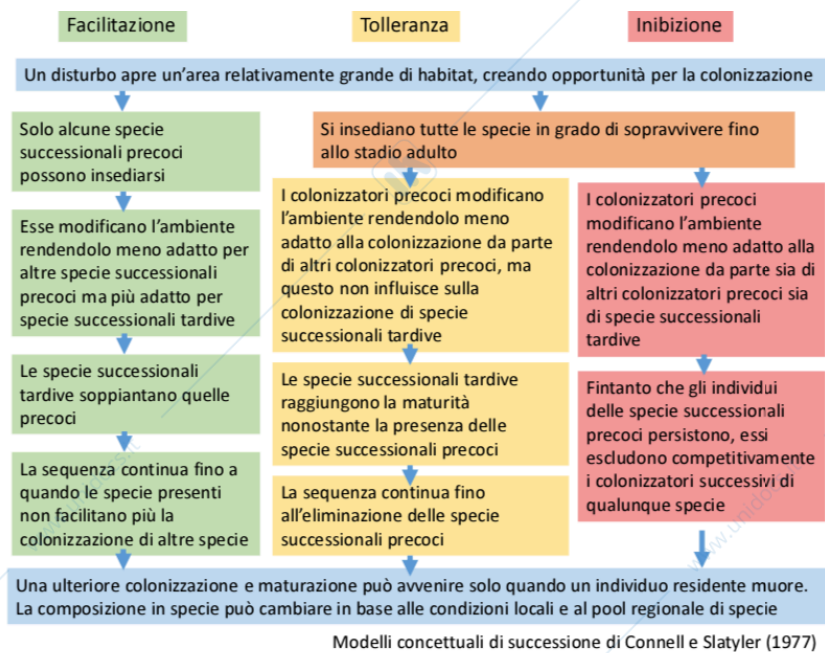


Figura 18.27 Caratteristiche della coesistenza di quattro specie di piante in un paesaggio lungo un gradiente altitudinale. Le distribuzioni delle quattro specie vengono presentate in due modi: (1) in ascissa, come distribuzioni spaziali delle specie lungo un transecto su un versante della montagna e (2) in ordinata, in funzione della loro risposta alla quota. Si osservi che le risposte delle specie

all'altitudine sono continue, ma le loro distribuzioni spaziali lungo il transecto sono discontinue. Gli andamenti della composizione in specie lungo il gradiente in ambiente montano derivano dalle variazioni nello spazio delle condizioni ambientali (altitudine) e dalle risposte delle singole specie. Le risposte delle specie al gradiente ambientale sono coerenti con la visione individualistica, o *continuum*, della comunità proposta da Gleason

(si veda la Figura 16.20b). Tuttavia, le modalità di coesistenza delle specie che si ripresentano nel paesaggio derivano dalla variazione nello spazio delle condizioni ambientali (pattern topografico). Le caratteristiche di coesistenza delle specie in habitat simili, che si ripetono in natura, sono coerenti con l'idea delle associazioni vegetali sostenuta da Frederic Clements (si veda la Figura 16.20a). (Adattata da Austin e Smith, 1989.)

Come si sviluppano le comunità ecologiche?



La **biodiversità** si può studiare a diverse scale spaziali:

- **Globale:** biodiversità dell'intera biosfera;
- **Regionale:** biodiversità di un'area geografica con clima più o meno uniforme e dove le specie sono confinate per difficoltà di dispersione= diversità gamma;
- **Intermedia:** descrive la variazione o turnover della composizione in specie nel paesaggio da una comunità locale all'altra;
- **Locale:** biodiversità di una comunità= diversità alfa.

Osservando come la biodiversità cambia nel mondo si individuano dei gradienti che mostrano come la biodiversità tende ad essere massima nella regione tropicale. Molti studi mostrano un decremento della biodiversità dalla zona equatoriale verso i poli.

Ipotesi sulle cause:

- Maggiore tasso di diversificazione delle specie ai tropici;
- Maggiore tempo evolutivo disponibile per la diversificazione ai tropici;
- Maggiore produttività ai tropici che consente di supportare più specie.

Su scala regionale gli studi sulla biodiversità hanno portato a dei notevoli progressi concettuali che hanno trovato applicazione anche al di fuori degli studi strettamente legati alla biodiversità. Se si osservano aree di dimensioni via via più elevate si osserva un aumento della biodiversità. I pattern presentano anche delle variazioni. Es. numero di specie di uccelli su isole di diverse dimensioni: mostra il generale gradiente di aumento della diversità all'aumentare della dimensione dell'isola. Se le isole vengono divise in tre categorie per lontananza dal continente, il gradiente è più ripido per quelle lontane dal continente, intermedio per quelle intermedie e molto meno marcato per quelle vicine. Questi studi hanno portato alla formulazione di una teoria che mira a spiegare la quantità di specie presenti in una determinata area, sviluppata in riferimento alle isole e per questo chiamata **teoria della biogeografia insulare**. MacArthur e Wilson partono dal fatto che un'isola può essere colonizzata da specie diverse che arrivano con un tasso che decresce in maniera esponenziale con il numero di specie presenti. Se un'isola è ricca di specie, un organismo che migra verso l'isola è probabile che appartenga ad una specie che è già presente. Invece, in un'isola vulcanica deserta ogni organismo che arriva appartiene a una specie nuova per cui il tasso di immigrazione sarà massimo. Inoltre, più specie arrivano maggiori sono le probabilità che queste si estinguano. Il tasso di estinzione aumenta all'aumentare delle specie. Il numero di specie effettivamente presenti sull'isola sarà in corrispondenza del punto in cui il tasso di estinzione controbilancia il tasso di immigrazione.

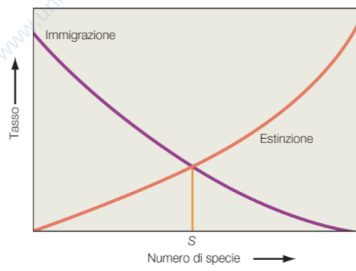


Figura 19.24 Secondo la teoria della biogeografia delle isole, il tasso di immigrazione diminuisce all'aumentare della ricchezza in specie (asse x), mentre il tasso di estinzione aumenta. L'equilibrio tra i tassi di estinzione e di immigrazione (tasso di immigrazione = tasso di estinzione) definisce il numero di specie (S) all'equilibrio sull'isola.

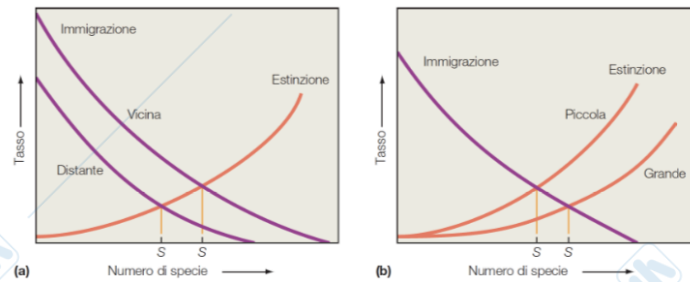
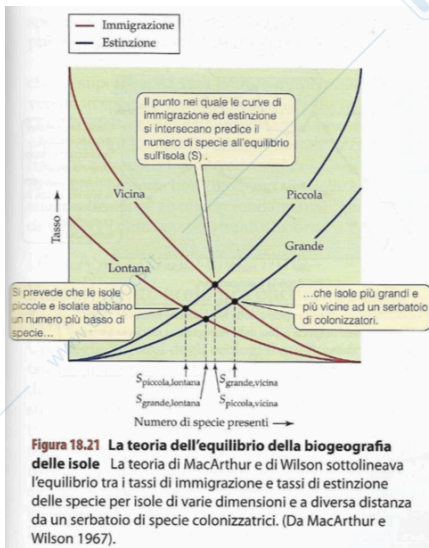


Figura 19.25 (a) I tassi di immigrazione dipendono dalla distanza. Isole vicine alla terraferma presentano un tasso di immigrazione e conseguentemente una ricchezza in specie (S) all'equilibrio più elevati rispetto a isole distanti dalla terraferma. (b) I tassi di estinzione dipendono dalla superficie: sono più alti nelle isole piccole. Il numero di specie all'equilibrio varia in rapporto alle dimensioni dell'isola, e le isole più grandi presentano una ricchezza in specie all'equilibrio maggiore rispetto alle isole più piccole.

I due tassi nella maggior parte dei casi non si equivalgono. Il tasso di estinzione può essere in funzione dell'estensione dell'isola perché aree più grandi possono sostenere più specie in quanto hanno più risorse. Se un'isola è vicina a un continente fonte di specie che arrivano nell'isola, si può immaginare che la probabilità che un individuo arrivi nell'isola sia più elevata che non se l'isola è molto lontana. In funzione della distanza dal continente si può immaginare che cambi la funzione che determina il tasso di immigrazione. Se la stessa isola è vicina a un continente sarà soggetta a un tasso di immigrazione più elevato piuttosto che se è lontana, se anche il tasso di estinzione è lo stesso perché la superficie dell'isola è la medesima, quando l'isola è vicina sarà maggiormente popolata piuttosto che se è lontana. Il punto in cui si controbilanciano il tasso di immigrazione è diverso in funzione del tasso di estinzione delle specie. Viceversa, immaginando un'isola a una determinata distanza da un continente e una determinata curva di immigrazione, se l'isola è piccola il suo tasso di estinzione sarà più elevato rispetto a un'isola grande e potrà sostenere più specie. Per una data distanza dal continente isole piccole possono sostenere meno specie che non isole grandi.

Unificando i due concetti si ottiene il seguente grafico:



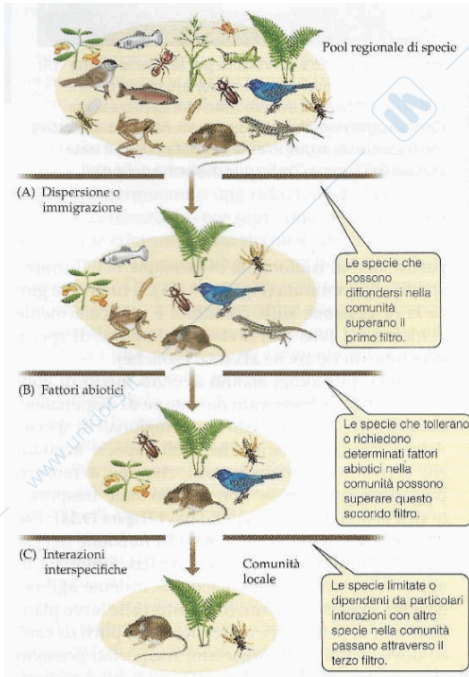
Il grafico indica come variano i tassi di immigrazione e di estinzione per isole di diversa dimensione e diversa distanza dal continente, isole piccole e lontane sostengono molte meno specie rispetto a isole grandi e vicine al continente. Il numero di specie presenti deriva da tassi di immigrazione ed estinzione per cui non è un numero fisso ma l'estinzione di una specie può aprire risorse per la colonizzazione da parte di un'altra specie. Questo presuppone che la diversità su un'isola sia dinamica per cui il numero è lo stesso ma ci può essere un turn over di specie.

Aree protette: più aumenta l'estensione dell'habitat inalterato più diminuisce l'importanza dell'effetto margine, in aree troppo piccole è tutto margine e non riescono a sostenere le popolazioni di foresta interna che saremmo interessati a preservare. A parità di superficie è meglio avere delle forme compatte, se le strutture sono lineari l'effetto margine si estende sull'intera area, le superfici lineari possono essere importanti per connettere due aree più ampie interne.

20/1

Pattern di variazione a scala locale

Come si valuta la biodiversità? Quali sono i processi che portano determinate specie ad essere in un determinato luogo in un determinato momento?

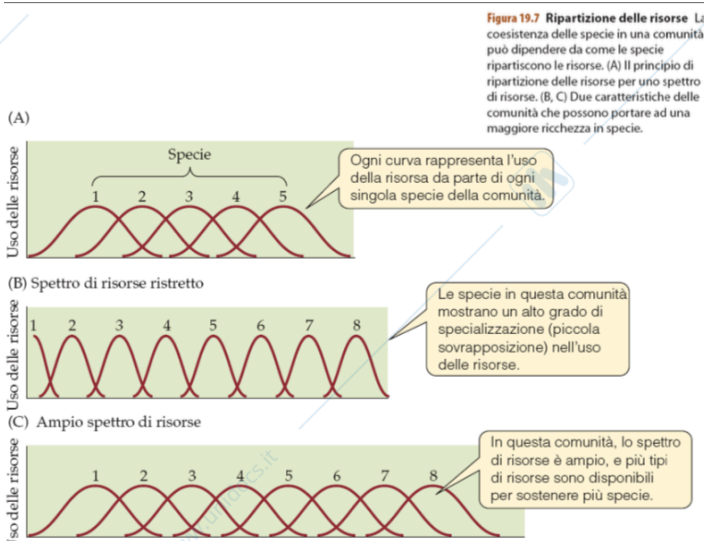


Non tutte le specie possono andare a colonizzare una particolare area geografica, se anche ci fossero delle condizioni ecologiche favorevoli una specie che vive relegata su un'isola non può raggiungere in un altro punto. Il pool regionale di specie a dovuto ai pattern a scala geografica di variazione della biodiversità e quindi fa sì che nelle diverse aree del mondo ci siano certi raggruppamenti di specie e non altri.

Il pool di specie che forma la comunità locale è il risultato di processi che possono essere schematizzati come una serie di filtri che operano sulle specie che potrebbero potenzialmente arrivare in quell'area e determinano quali sono quelle che realmente la abitano.

Sono state individuate 6 aree nelle quali si hanno delle associazioni ricorrenti di organismi che formano faune e flore distinte. Il perché deriva sia da differenze climatiche che portano alla formazione di diversi biomi e dalla storia biologica del pianeta Terra, i movimenti delle placche hanno separato e unito aree diverse sulle quali gli animali hanno potuto evolvere delle relazioni. I pool regionale è quello che fa sì che nello stesso bioma che si sviluppa in aree geografiche diverse si riconoscano strutture della vegetazione simili ma messe in atto da specie diverse che si sono evoluti in contesti separati.

Regione biogeografica: associazioni di organismi ricorrenti a grande scala che derivano da fenomeni di isolamento biogeografico di vaste regioni del luogo dovuto alla deriva dei continenti che ha portato all'evoluzione separata di flore e faune per milioni di anni.



I meccanismi di ripartizione delle risorse possono influire sulle specie che vi sono all'interno delle comunità. Spesso le specie competono tra di loro e provocano un impoverimento all'interno di una comunità, al contrario dei fenomeni di facilitazione possono aumentare il numero di specie presenti all'interno di una comunità.

Ambienti con maggiore diversità strutturale possono ospitare una maggiore diversità perché un ambiente più complesso permette alle diverse specie di trovare una loro nicchia nella quale sono competitivamente superiori e permanere al loro interno. È importante la presenza di un ambiente strutturale complesso e anche degli ambienti apparentemente marginali come ad esempio gli alberi morti. Gli alberi morti offrono asilo e nutrimento agli organismi adattati a questo punto di alimentazione.

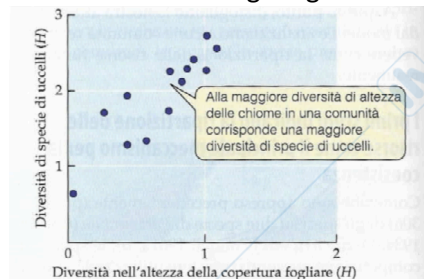


Figura 19.9 La diversità di specie di uccelli è maggiore in habitat più complessi MacArthur ha posto in grafico la diversità in specie di uccelli contro la diversità di altezza all'interno della copertura fogliare (una misura di complessità dell'habitat) per 13 comunità diverse. Entrambi i tipi di diversità erano calcolati usando l'indice di Shannon (H') (dati da MacArthur e MacArthur 1961).

A una maggiore complessità dell'ambiente sembrerebbe quindi corrispondere una maggiore complessità però se le condizioni sono stabili a lungo tempo ci saranno delle specie che si oppongono alla competizione. I fenomeni di esclusione competitiva potrebbero portare all'esclusione locale di alcune popolazioni. Questi fenomeni possono attuarsi solo se l'ambiente è sempre stabile.

Talvolta, le condizioni presentano dei cambiamenti repentini, avvengono in maniera puntiforme nel tempo dei fenomeni che possono interferire con lo sviluppo delle comunità e con i processi di esclusione competitiva. Viene definito **disturbo** un evento abiotico che danneggia o uccide alcuni individui creando opportunità per altri di crescere o riprodursi.

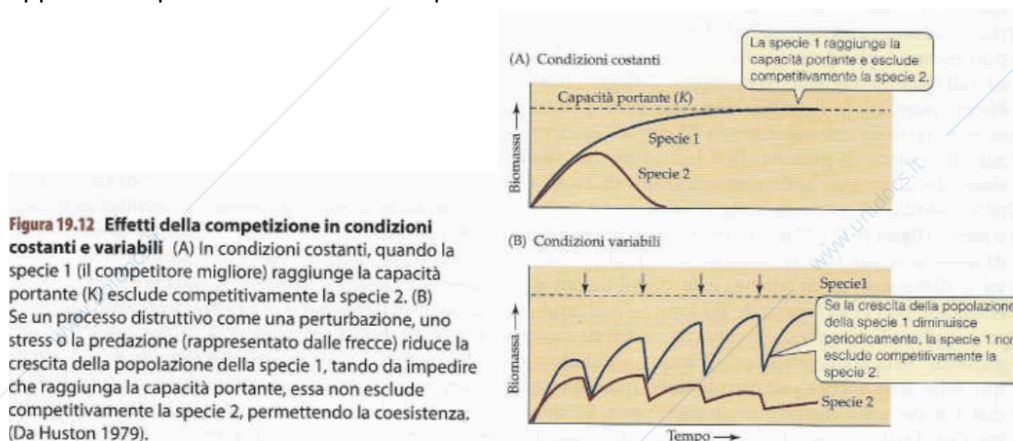


Figura 19.12 Effetti della competizione in condizioni costanti e variabili (A) In condizioni costanti, quando la specie 1 (il competitore migliore) raggiunge la capacità portante (K) esclude competitivamente la specie 2. (B) Se un processo distruttivo come una perturbazione, uno stress o la predazione (rappresentato dalle frecce) riduce la crescita della popolazione della specie 1, tando da impedire che raggiunga la capacità portante, essa non esclude competitivamente la specie 2, permettendo la coesistenza. (Da Huston 1979).

Teoria del disturbo intermedio: mostra come dovrebbe variare la diversità delle specie in funzione dell'intensità del disturbo. A livelli di disturbo basso ci si aspetta che la diversità sia più bassa rispetto alle altre condizioni perché entrano in gioco le dinamiche di esclusione competitiva che rimuovo dalle comunità le specie competitivamente più deboli. A livelli più intensi di frequenza del disturbo la diversità diminuisce perché aumenta la mortalità (?) degli individui perché solo quelle specie che riescono a resistere al disturbo o in grado di colonizzare rapidamente gli ambienti disturbati possono resistere, mentre le altre specie vengono escluse. A livelli di disturbo intermedio si dovrebbe avere un livello di equilibrio tra i due fenomeni e può consentire di minimizzare i fenomeni di esclusione competitiva.

Teoria neutrale: Peter Sale condusse degli studi sui fenomeni di esclusione competitiva nelle barriere coralline dove ci sono dei pesci che formano delle nicchie all'interno della barriera nelle quali spendono tutta la loro vita essendo degli ambienti protetti. Osserva che vi sono diverse specie di pesci all'interno delle diverse nicchie.

Si potrebbe ipotizzare che una determinata specie è competitivamente superiore rispetto a un'altra specie in un determinato ambiente. Per studiare le dinamiche della popolazione rimuove artificialmente alcuni pesci dalle loro nicchie e poi osserva quali degli altri pesci senza tana vanno ad occupare quella nicchia. L'ipotesi alla base era che le nicchie occupate da quella specie vengono occupate da altri individui della stessa specie e che ci sia coerenza nella composizione della popolazione che abita la nicchia. Dall'esperimento i risultati sembrano essere molto diversi, non c'è coerenza tra la specie che viene rimossa e quella che ricolonizza la nicchia, ciascuna delle specie può ricolonizzarla con uguale probabilità. Alla fine, ogni specie occupava i siti vacanti in maniera casuale.

Questo contrasta con tutte le teorie, l'outcome dimostra che ciascuna specie è un competitore altrettanto accanito quanto gli altri. Questa teoria dice che ciascuna delle specie ha un uguale probabilità di vincere la lotteria della competizione per la tana fondamentale per lo sviluppo e la riproduzione. C'è una grande componente aleatoria.

La teoria ecologica dell'esclusione competitiva sembra non essere sempre valida.

Ecosistemi

Ecosistema: insieme di tutti gli organismi che vivono in una determinata area e l'ambiente fisico in cui sono inseriti.

Le relazioni che si instaurano tra la componente biotica e quella abiotica possono essere intese come flussi di materia ed energia.

Produzione primaria: la quantità di energia che gli organismi autotrofi convertono in energia chimica utilizzabile tramite la fissazione del carbonio (fotosintesi o chemiosintesi).

- **Produzione primaria lorda (GPP):** quantità di carbonio fissata dagli autotrofi in un ecosistema.
 - **Produzione primaria netta (NPP):** bilancio tra GPP e respirazione autotrofa. La quantità di energia stoccata nell'ambiente nei tessuti dei produttori primari che accumulano e sfruttano per mantenere le loro funzioni vitali e che non usano immediatamente per il loro metabolismo.
- $NPP = GPP - AR$

La produzione primaria netta viene studiata negli ambienti acquatici tramite l'esperimento della bottiglia chiara e della bottiglia scura. Vengono riempite due bottiglie di acqua e poi vengono tappate e rimmerse, la bottiglia serve a risolvere una quantità finita di acqua del lago all'interno del lago.

Dopo un tempo t si vanno a misurare la quantità di ossigeno contenuta al loro interno. Nella bottiglia scura la luce non entra, gli organismi fotosintetici non svolgono fotosintesi e consumano ossigeno. L'ossigeno contenuto è un indicatore della respirazione autotrofa. Nella bottiglia chiara la luce può entrare per cui vengono portati avanti processi fotosintetici e viene anche prodotto ossigeno. La variazione di ossigeno nella bottiglia chiara deriva dal bilancio che c'è tra la quantità prodotta dalla fotosintesi che è una misura della produttività lorda meno la quantità respirata indicatrice della respirazione autotrofa. La variazione registrata indica in questo caso la produttività primaria netta. Se si sottrae alla produttività primaria netta la quantità di ossigeno rimanente dalla respirazione si ottiene la quantità di ossigeno prodotto durante il processo fotosintetico, ovvero, la quantità primaria lorda.



Figura 20.1 Una bottiglia chiara e una scura impiegate in parallelo in situ consentono di stimare la fotosintesi (produzione lorda), la respirazione e il tasso di produzione primaria netta del fitoplancton negli ecosistemi lacustri e marini. Un campione d'acqua contenente fitoplancton (produttori primari) viene introdotto e incubato in entrambe le bottiglie per un determinato periodo di tempo, alla profondità a cui è stato prelevato il campione. Nella bottiglia chiara l'O₂ è prodotto nella fotosintesi e consumato nella respirazione. L'aumento della concentrazione di O₂ che si registra nella bottiglia chiara rappresenta la differenza tra il tasso di produzione e quello di consumo, cioè la produttività primaria netta. La mancanza di luce fa sì che nella bottiglia scura avvenga solo il processo respiratorio; di conseguenza la concentrazione di O₂ diminuisce. La differenza tra la concentrazione di O₂ nella bottiglia chiara e in quella scura, alla fine del periodo di incubazione, rappresenta il tasso di produzione di ossigeno dell'intero processo fotosintetico, cioè la produttività primaria lorda.

Sistema globale per valutare la produzione di ossigeno globale: rotazione di un indice telerilevato NDVI.

$$NDVI = \frac{NIR - red}{NIR + red}$$

L'indice sfrutta il fatto che le foglie nel momento in cui fanno la fotosintesi riflettono in modo diverso la luce nelle lunghezze d'onda del visibile e dell'infrarosso. Una pianta con foglie secche ha una firma spettrale completamente diversa. L'indice misura quanto è verdeggianti un'area.

Questo indice risulta fortemente legato alla quantità della frazione di radiazione fotosinteticamente attiva misurata sul terreno. I satelliti sono in grado di misurare quanta fotosintesi viene fatta e l'intensità della produttività primaria sull'intero pianeta.

In un ecosistema non respirano solo gli eterotrofi ma ci sono anche degli altri organismi che si nutrono degli eterotrofi e dei resti che a loro volta attuano la respirazione. Se si toglie dalla produttività primaria lorda anche la respirazione eterotrofa si ottiene la produzione ecosistemica netta.

$$NEE = GPP - (AR + HR)$$

NPP e clima

La produttività primaria netta varia in funzione del clima: aumenta all'aumentare delle precipitazioni ma non in modo monotono, si ha un picco a 2000 mm/anno e oltre decresce. Si verifica un aumento delle precipitazioni all'aumentare della temperatura. Le regioni calde e umide sono gli ambienti più produttivi e con maggiore biodiversità.

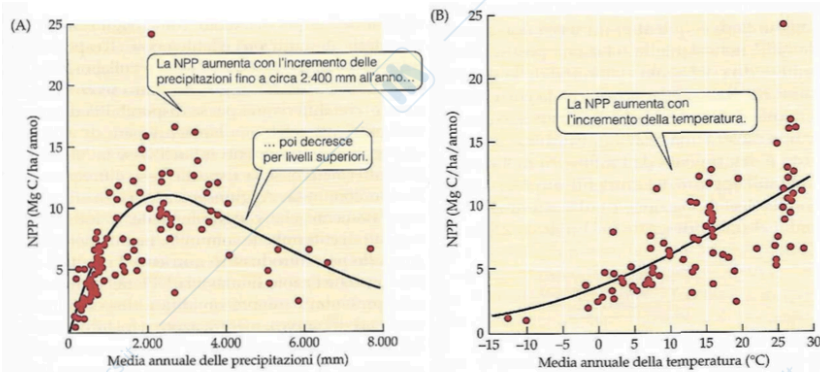


Figura 20.11 I modelli globali della NPP terrestre sono correlati con il clima. I grafici mostrano le relazioni tra la NPP e (A) le precipitazioni, (B) la temperatura negli ecosistemi terrestri su scala globale (Mg=106 g). (Da Schuur 2003).

Ci possono essere altre condizioni che influenzano la produttività a scala locale come la disponibilità dei nutrienti. Si può verificare cosa accade in un ambiente di prateria alpina (prato secco e prato umido) quando si aggiungono dei fertilizzanti. In entrambi i casi la produttività aumenta il che suggerisce che in condizioni naturali la produttività primaria sia limitata dalla disponibilità di nutrienti stessi anche se avrebbero l'energia per farlo.

Negli ambienti oceanici l'elemento limitante è il ferro.

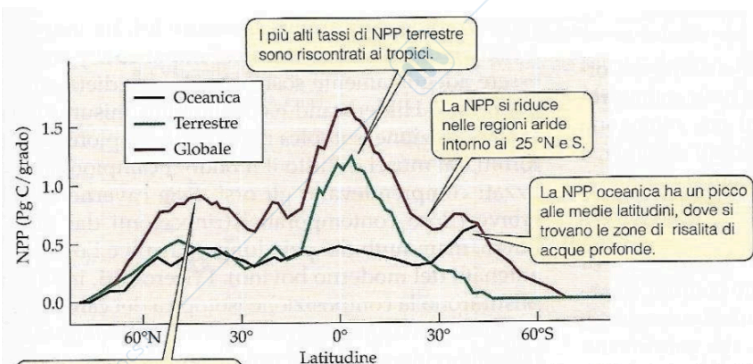


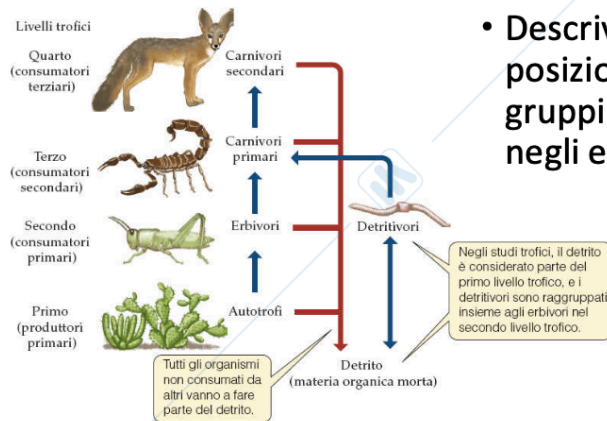
Figura 20.18 Variazione latitudinale della NPP. Queste stime di NPP sono basate su dati di telerilevamento satellitare. Si noti la forte correlazione tra la curva relativa all'ambiente terrestre e quelle delle medie annuali globali della temperatura (vedi Figura 2.14) e delle precipitazioni (vedi Figura 2.16). (Da Field et al. 1998).

La radiazione solare rappresenta la maggiore fonte di energia per tutti gli organismi ed ecosistemi terrestri ma non è l'unica: esistono degli ecosistemi peculiari che vivono grazie ad altre fonti di energia come le sorgenti idrotermali calde (vents). In prossimità delle sorgenti si sviluppano delle comunità di organismi che sono sostenute dai produttori primari chemiosintetici che sfruttano l'acido solfidrico come fonte di energia ed alimentano tutta la comunità.

La simbiosi tra i batteri che conferisce il caratteristico colore rosso può essere associata funzionalmente al rapporto che intercorre tra gli alberi e le specie terrestri.

21/1

Livelli trofici



- Descrivono le posizioni trofiche di gruppi di organismi negli ecosistemi

Figura 21.3 Livelli trofici in un ecosistema del deserto Ciascun livello trofico è caratterizzato dal numero di passaggi trofici che lo separano dagli autotrofi (produttori primari).

È una classificazione utile per orientarsi nella complessità degli ecosistemi. I livelli trofici descrivono le posizioni trofiche di gruppi di organismi all'interno degli ecosistemi e sono svincolati dalle classificazioni tassonomiche e dalle relazioni filogenetiche tra gli organismi. Possono anche essere utilizzati per comparare specie diverse tra loro.

Negli ecosistemi terrestri difficilmente si va sopra il quarto livello trofico, negli ambienti marini le catene trofiche sono molto più lunghe e si arriva fino al settimo livello.

Tutte le deiezioni degli organismi e le loro parti non assimilate entrano in un pool di materia organica che rimane negli ecosistemi che viene considerato il **detrito**, materia organica morta, e ci sono tutta una serie di organismi che si nutrono di questa materia. I detritivori vengono posizionati a livello trofico a livello dei consumatori primari.

Molti studi hanno evidenziato che nella maggior parte degli ecosistemi terrestri vi è una quota rilevante della produttività primaria netta che va a finire nella catena del detrito.

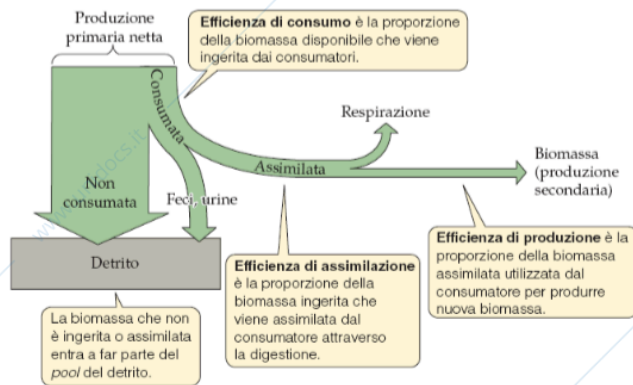


Figura 21.7 Flusso di energia ed efficienza trofica La quantità di energia trasferita da un livello trofico al successivo dipende dalle efficienze di consumo, assimilazione e produzione.

La quantità di energia prodotta dalla quantità primaria netta può essere intesa come una quantità di energia che può essere impiegata in diversi modi. Della quantità di materia che viene organizzata dai produttori primari una parte non viene consumata ed entra a far parte del pool del detrito. Una parte viene consumata, l'efficienza di consumo è la proporzione della biomassa disponibile che viene ingerita dai consumatori. Una parte dell'energia consumata viene rimessa nell'ambiente sotto forma di feci o urine ed entra a far parte del pool di detrito. La parte assimilata viene utilizzata dai consumatori per crescere. Efficienza di assimilazione: è la proporzione della biomassa che viene assimilata dal consumatore attraverso la digestione. Una parte della biomassa viene convertita in energia che serve al consumatore per sopravvivere, viene persa come respirazione e trasformata in composti inorganici (CO₂ e

acqua). Una parte è quella che serve all'organismo consumatore per crescere e determina la biomassa dei consumatori. Efficienza di produzione: è la proporzione della biomassa assimilata utilizzata dal consumatore per produrre nuova biomassa.

Tutte le efficienze sono delle proporzioni che vengono definite sulla base della biomassa in entrata rispetto a quello specifico step. Data la quantità di energia disponibile ci sarà una quantità di biomassa che viene utilizzata per produrre biomassa al livello trofico superiore.

Efficienza trofica: rapporto tra la quantità di energia presente in un livello trofico e quella presente nel livello trofico immediatamente precedente.

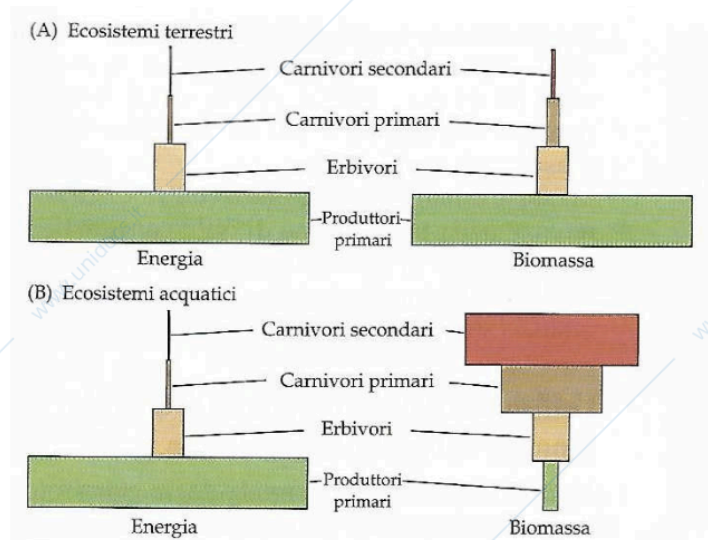


Figura 21.5 Schemi di piramidi trofiche (A) Negli ecosistemi terrestri le piramidi di energia e di biomassa hanno solitamente strutture simili. (B) In molti ecosistemi acquatici le piramidi di biomassa sono invertite rispetto alle piramidi di energia. (C) Negli ecosistemi acquatici le piramidi di biomassa invertite sono comuni principalmente in acque povere di nutrienti e con ridotta biomassa autotrofa. (C da Gasol et al. 1997).

Una volta che si ha la possibilità di calcolare la quantità di energia presente in ciascun livello trofico si osserva che questa diminuisce in maniera molto marcata tra un livello trofico e quello superiore perché l'efficienza trofica può variare a seconda di quanto varia l'ingestione e l'assimilazione degli organismi trofici. Se si fa un'approssimazione si può pensare che mediamente l'efficienza trofica è uguale al 0,1. Ogni livello trofico ha a disposizione un decimo dell'energia del livello trofico immediatamente precedente. Questo pone un limite alla lunghezza delle catene trofiche. Solo in quegli ecosistemi dove c'è molta energia alla base.

Negli ecosistemi terrestri le piramidi trofiche hanno tipicamente una struttura diretta sia che si parli di energia sia che si parli di biomassa.

Negli ecosistemi acquatici le piramidi trofiche hanno struttura diretta in termini di energia e struttura invertita in termini di biomassa.

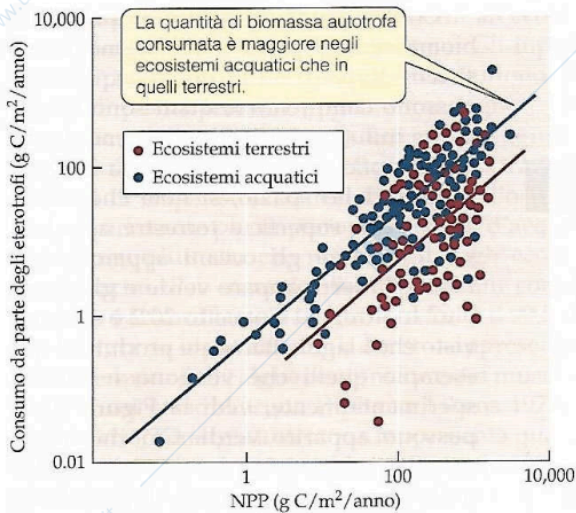


Figura 21.6 Il consumo della biomassa autotrofa è correlato con la NPP La quantità di biomassa autotrofa consumata aumenta con l'aumentare della NPP sia negli ecosistemi terrestri che in quelli acquatici. (Da Cebrian e Lartigue 2004).

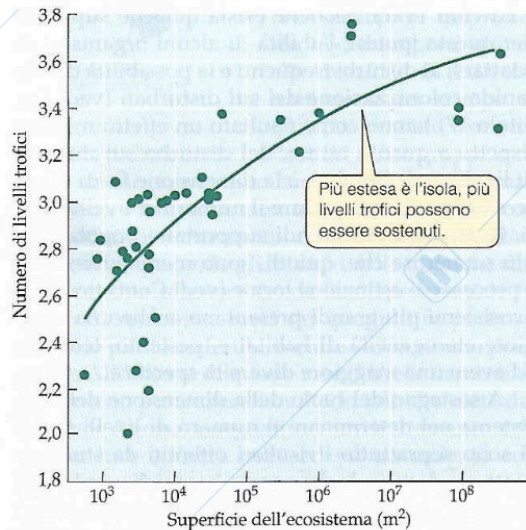


Figura 21.14 La dimensione dell'ecosistema è correlata con il numero di livelli trofici Alle Isole Bahamas, Takimoto e collaboratori trovarono che all'aumentare della dimensione dell'isola aumentava anche il numero di livelli trofici. (Da Takimoto et al. 2008).

Cascata trofica

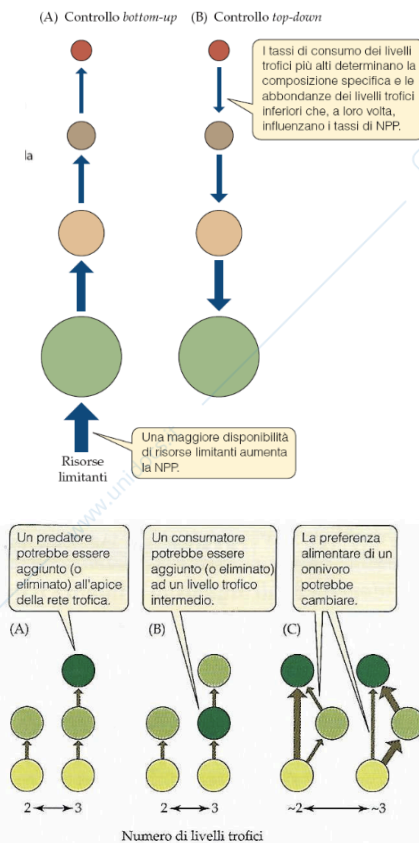


Figura 21.13 Variazioni nel numero di livelli trofici I cerchi rappresentano specie di diversi livelli trofici e lo spessore delle frecce indica la quantità di energia che passa tra coppie di specie. Le differenze tra gli ecosistemi nel numero di livelli trofici si possono determinare a causa di (A) aggiunta o perdita di un consumatore apicale, (B) inserimento o perdita di una consumatore ad un livello intermedio, o (C) variazione nel livello preferenziale di alimentazione di un onnivoro. (Da Post and Takimoto 2007).

Se aumenta la produzione primaria c'è più nutrimento per feed tutta la catena trofica e si può avere anche la possibilità di avere un ulteriore livello trofico. Se aumentano le risorse limitanti che permettono di avere una maggiore produzione primaria si possono avere degli effetti a cascata sui livelli trofici superiori. Meccanismi di questo genere vengono detti livelli di controllo bottom-up.

Esistono anche esempio di effetti opposti effetti top-down, in cui sono i consumatori e i livelli apicali della catena trofica nella quale se variano i loro tassi di consumo vengono implementate delle cascate che arrivano fino ai produttori primari. Es. *foreste di Kelp*: le orche cambiano il loro comportamento e iniziano a predare le lontre, la popolazione di lontre diminuisce, il consumo di ricci di mare diminuisce e aumenta la quantità di kelp.

I cambiamenti che possono avvenire alludono al fatto che i percorsi delle catene trofiche non sono lineari perché gli organismi interagiscono tra di loro.

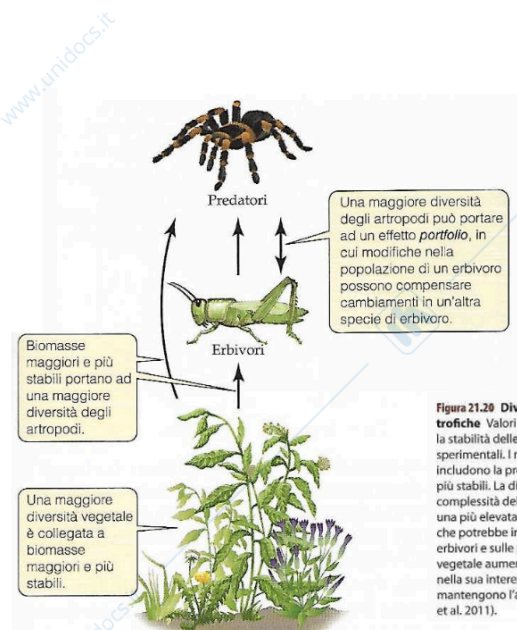


Figura 21.20 Diversità e stabilità vegetale nelle reti trofiche Valori maggiori di diversità vegetale aumentano la stabilità delle comunità di artropodi nei quadrati sperimentali. I meccanismi alla base di questo effetto includono la presenza di biomasse vegetali più abbondanti e più stabili. La diversità vegetale, che comporta una maggiore complessità dell'habitat, potrebbe essere connessa con una più elevata abbondanza e diversità dei predatori il che potrebbe indurre maggiori effetti top-down sugli erbivori e sulle piante (cascate trofiche). Inoltre, la diversità vegetale aumenta la diversità della comunità di artropodi nella sua interezza, incrementando gli effetti portafoglio, che mantengono l'abbondanza complessiva stabile. (Da Haddad et al. 2011).

Si è osservato che spesso maggiore è la biodiversità degli organismi maggiore è la stabilità delle reti trofiche. Più specie sono presenti più c'è interazione e un maggiore flusso di energia tra i vari livelli. Se avviene qualche fenomeno di disturbo ci sarà anche un'interruzione del flusso di energia che va dai produttori primari fino ai predatori. La biodiversità aggiunge stabilità alle reti trofiche che si formano.

Le diverse sostanze circolano all'interno degli ecosistemi passando dalla componente biotica a quella abiotica. Gli organismi sono fatti prevalentemente di carbonio, idrogeno, ossigeno e azoto ma molti altri elementi anche minoritari sono fondamentali.

I processi di decomposizione sono essenziali per far progredire il ciclo, senza le sostanze minerali non tornerebbero ad essere disponibili. Laddove i processi di frammentazione sono più efficienti si può pensare a un più rapido turn over dei nutrienti all'interno dell'ambiente e a una maggiore disponibilità per sostenere la biomassa. Laddove sono limitati si ha un depauperamento degli ecosistemi che faticano a sostenere una produttività maggiore.

Il tasso dei processi decompositivi aumenta all'aumentare della temperatura, tanto più è freddo tanto più la decomposizione è rallentata.

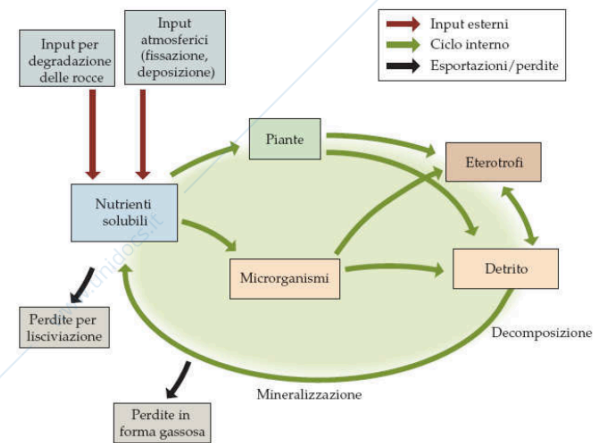


Figura 22.10 Ciclo dei nutrienti Sono mostrati i movimenti di un nutriente tra le componenti di un ecosistema e le vie potenziali di apporto e perdite.

Si può pensare che per ogni nutriente ci sia una sorta di circolo all'interno degli ecosistemi e che per ognuno degli elementi che entrano a comporre il tessuto organico dell'organismo ci sia una strada che porta il nutriente ad entrare nel sistema ed essere organizzato o dalle piante o dai microorganismi, una volta entrato nella componente biotica può spostarsi tra i vari livelli della catena trofica fino a quando non viene riportato nel detrito per poi essere decomposto, mineralizzato e far ritorno nel pool di nutrienti disponibili, oppure, potrebbe essere perso.

Per ognuno degli step sopra elencati si può pensare a un tempo medio di resistenza. Il **tempo medio di residenza** è il tempo in cui un atomo di un elemento rimane in media in un pool prima di allontanarsi.

$$\text{tempo medio di residenza} = \frac{\text{pool totale dell'elemento}}{\text{velocità di input o di output}}$$

Cicli biogeochimici: descrivono la circolazione degli elementi dall'ambiente agli organismi viventi e viceversa. Solitamente un ciclo parte da un input (serbatoio biologico), viene organizzato, entra nei tessuti dei produttori, circola all'interno dove può andare nei livelli trofico superiori, a un certo punto entra a far parte della catena di detrito, può venire riportato in circolo dai detritivori oppure può venire rimineralizzato e tornare disponibile per i produttori primari. Esistono possibilità di uscita dal circolo.

Ciclo del carbonio

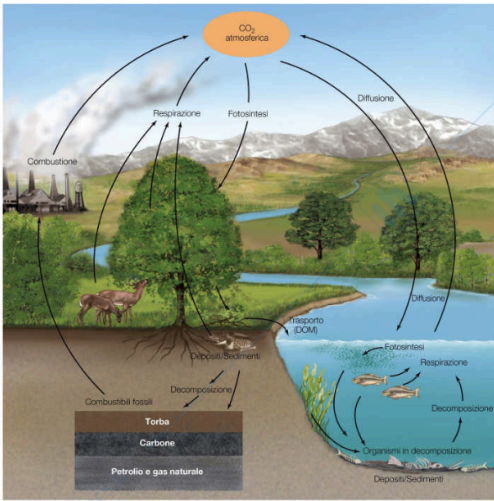


Figura 22.2 Il ciclo del carbonio in un ecosistema terrestre e in uno acquatico.

Ciclo dell'azoto



Figura 22.6 Il ciclo dell'azoto negli ecosistemi terrestri e acquatici.

Ciclo del fosforo

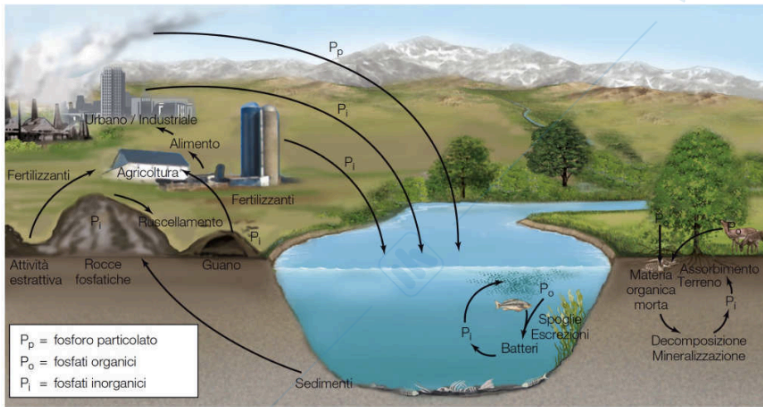


Figura 22.9 Il ciclo del fosforo negli ecosistemi acquatici e terrestri.

Gli ecosistemi hanno una capacità di ritenzione dei composti e questa capacità allude alla capacità di mineralizzare i composti stessi. Nel caso dell'azoto di attivano dei processi di denitrificazione che riducono l'esportazione dai bacini di drenaggio. Molti dei processi di denitrificazione avvengono all'interno del fiume stesso che agisce come un depuratore naturale. I corsi d'acqua hanno una capacità autodepurante a condizione che funzioni a dovere. È necessario avere dei fiumi in buona salute per attutire gli impatti negativi a valle delle attività antropiche che avvengono nel bacino.

I nutrienti immessi nel bacino arrivano all'interno del fiume dove circolano tra le varie componenti che comprendono dei processi di accumulo sul fondo (ritenzione) e denitrificazione che fanno aumentare la quantità che esce dal bacino stesso.

Gli ecosistemi fluviali possono essere pensati come una serie di filtri che fanno sì che un nutriente che arriva all'interno di un fiume non rimanga sospeso in acqua e venga portato via dalla corrente ma viene trattenuto dagli organismi all'interno del fiume. Tutti gli organismi detritivori assimilano i nutrienti che arrivano e li bloccano in un particolare tratto del corso fluviale, con determinati comportamenti potrebbero addirittura riportarli a monte.

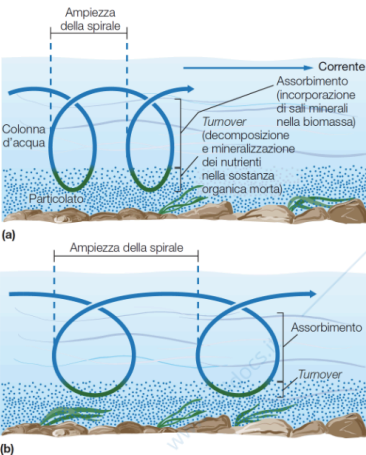


Figura 21.25 La spirale dei nutrienti che si crea tra la sostanza organica e la colonna d'acqua in un ecosistema lotico. L'assorbimento e il turnover avvengono durante il trasporto verso valle: più stretta è la spirale più lungo sarà il periodo di permanenza dei nutrienti nell'ecosistema. (a) Spirale stretta; (b) spirale ampia. (Adattata da Newbold et al., 1992)

I laghi sono strutturalmente diversi, funzionalmente possono essere associati a un bosco. Nel bosco la zona di produzione primaria è la volta delle chiome e la parte sotto è povera di luce per cui c'è poca produzione ed è la zona della decomposizione, vi è una divisione spaziale tra le due zone ma sono unite dalla deposizione della materia organica sul suolo. Anche nel lago la zona di produzione primaria è la zona fotica superficiale e una zona bentonica in cui prevalgono i processi di decomposizione. Il legame tra le due zone è dovuto ai movimenti delle masse d'acqua.

Questi movimenti non sempre avvengono, in estate le masse d'acqua sono separate ed è come se ci fosse un lago sopra l'altro, c'è circolazione solamente nello strato superficiale. La produzione primaria è limitata dal depauperamento delle acque profonde.

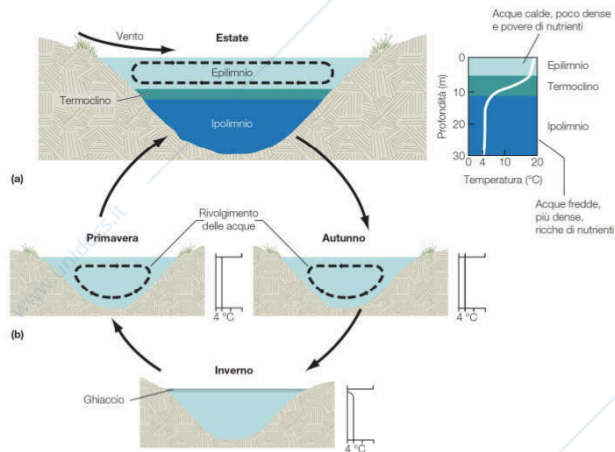


Figura 21.23 Variazioni stagionali della struttura verticale di ecosistemi di acque aperte in zone temperate. Le frecce continue indicano il cambiamento di stagione, mentre le tratteggiate rappresentano la circolazione delle acque. In estate il vento rimescola soltanto le acque dell'epilimnio (a), in quanto il termoclineo limita il rimescolamento (turnover) agli strati superficiali. Con la rottura del termoclineo durante i mesi autunnali e primaverili ha luogo il rimescolamento, che rimescola l'intera colonna d'acqua (b) permettendo ai nutrienti di risalire in superficie.

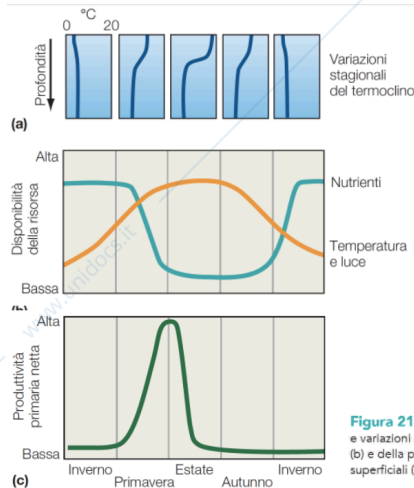


Figura 21.24 Dinamica stagionale del termoclineo (a) e variazioni associate della disponibilità di luce e nutrienti (b) e della produttività primaria netta delle acque superficiali (c).