

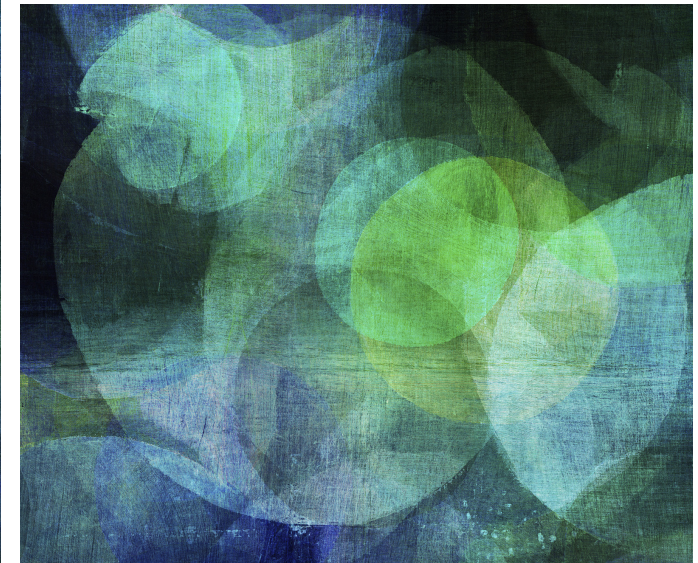
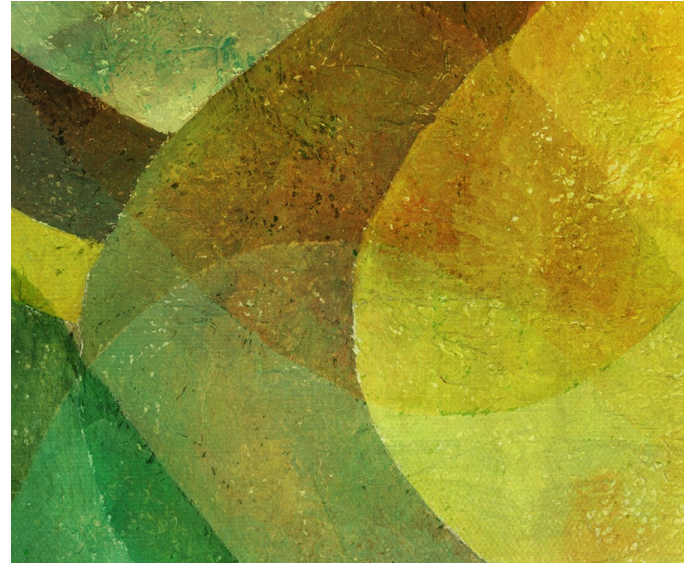


Università degli Studi di Trieste  
A.A. 2021-2022

Corso di Studio in  
Scienze e Tecnologie Biologiche

III anno – I Semestre

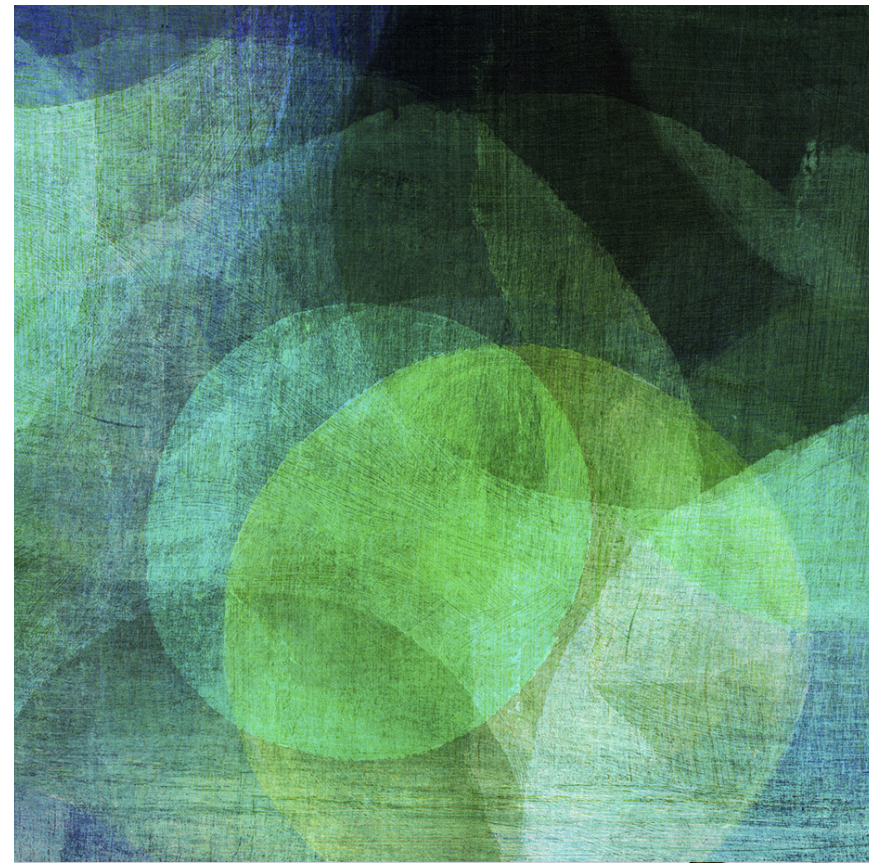
**ECOLOGIA**  
**Prof. Monia Renzi (BIO/07)**  
mrenzi@units.it



(\*) Il materiale didattico fornito dal docente può contenere parti o immagini soggette a copyright, la diffusione e/o riproduzione non è autorizzata.

---

*Effetti della competizione  
intra- ed interspecifica sulla  
dinamica delle popolazioni*





# La storia: L'intrico di vegetazione (un ecosistema)

- Quando guardiamo le piante e i cespugli che formano un intrico di vegetazione, siamo tentati di pensare che i numeri proporzionali e le specie siano dovuti a quello che chiamiamo caso. Ma come è falsa questa visione.
- Quale lotta tra diverse specie di alberi... quale guerra tra insetto e insetto... tra insetti, lumache, e altri animali con uccelli e bestie da preda.. Tutti tesi ad aumentare, tutti che si mangiano l'un l'altro o che mangiano gli alberi e i germogli.



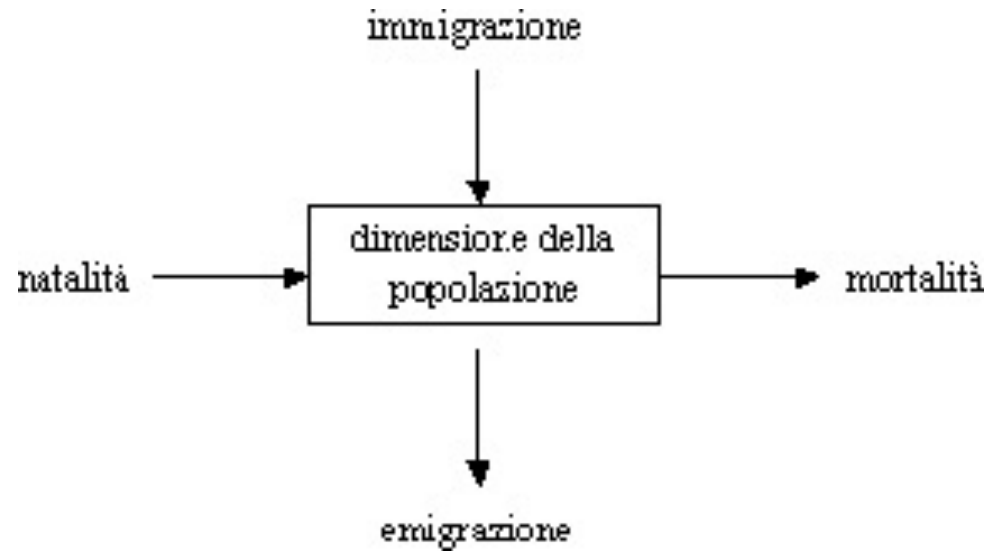
# Limiti alla crescita delle popolazioni



- Sebbene alcune specie stiano ora aumentando di numero, più o meno rapidamente, non tutte possono farlo, altrimenti il mondo non le potrebbe contenere.
- Persino l'uomo, a riproduzione lenta, ha raddoppiato la sua popolazione in 25 anni e, a questo tasso, in poche migliaia di anni non ci sarà più posto, letteralmente, per la sua progenie.



# Il contesto: dinamica di popolazioni

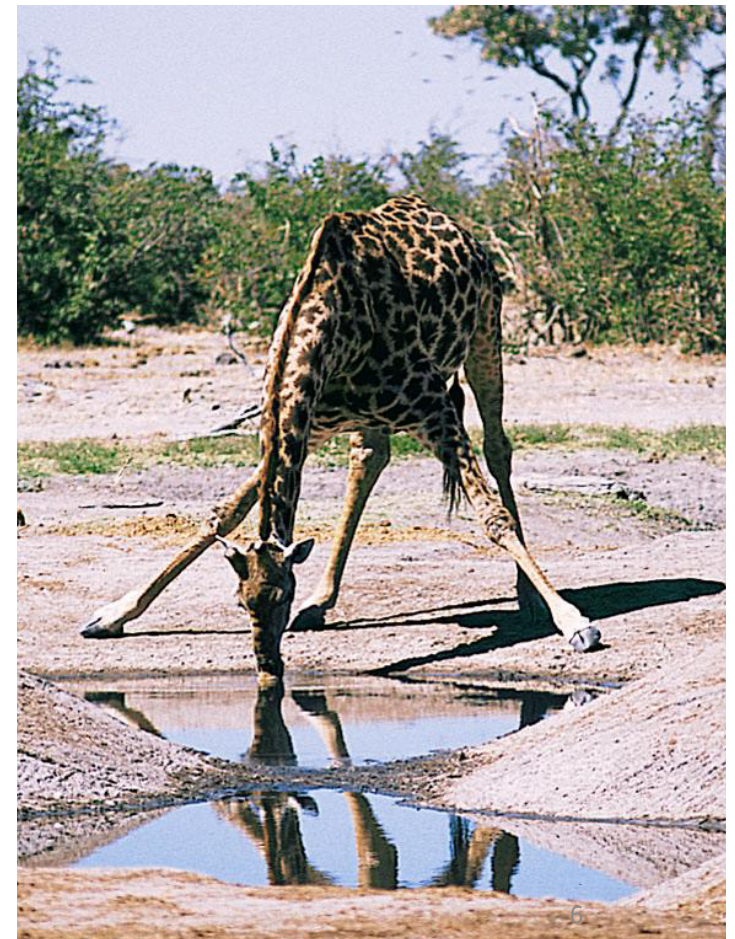


- Studia i cambiamenti a breve e lungo termine nella dimensione e nella composizione delle popolazioni, inclusi i processi che li determinano, influenzando i tassi di natalità e mortalità, di immigrazione ed emigrazione, e il ruolo delle interazioni tra organismi che appartengono alla stessa specie (intraspecifiche)
- Analizza anche gli effetti delle interazioni tra organismi appartenenti a specie diverse: competizione interspecifica, predazione, interazioni positive

# Definizione: la competizione

La competizione è una interazione biotica “negativa” che si verifica quando due o più organismi (della stessa specie o di specie diverse) si danneggiano nel tentativo di utilizzare una risorsa comune che è in quantità limitante.

Con risorse si intendono i fattori ambientali abiotici (e biotici) che vengono consumati dagli organismi, la cui quantità viene pertanto ridotta e non è più disponibile per altri organismi.



# Le principali risorse per cui competere

## **Negli animali:**

- Cibo
- Spazio
- Partner (per l'accoppiamento)

## **Nei vegetali:**

- Spazio
- Nutrienti
- Luce
- Acqua



# Tipi di competizione

- Competizione intraspecifica: tra individui della stessa specie.
- Competizione interspecifica: tra individui di specie differenti.

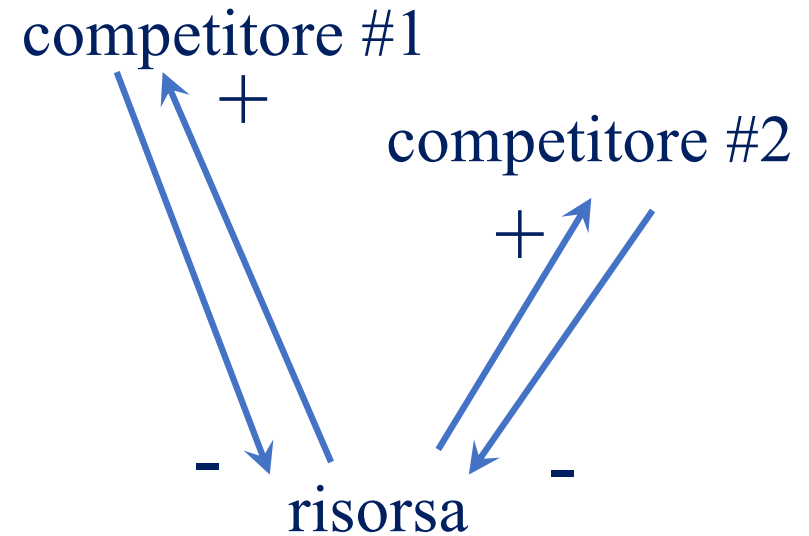




# Meccanismi di competizione

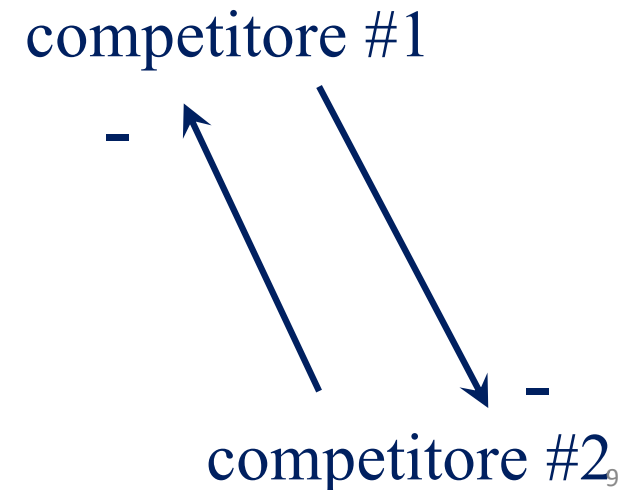
## COMPETIZIONE PER “SFRUTTAMENTO” (O INDIRETTA)

non c'è contatto diretto tra gli organismi che competono, e la competizione è mediata dalla risorsa → una risorsa sfruttata da un organismo non sarà più disponibile per un altro organismo



## COMPETIZIONE PER “INTERFERENZA” (O DIRETTA)

c'è contatto diretto tra gli organismi

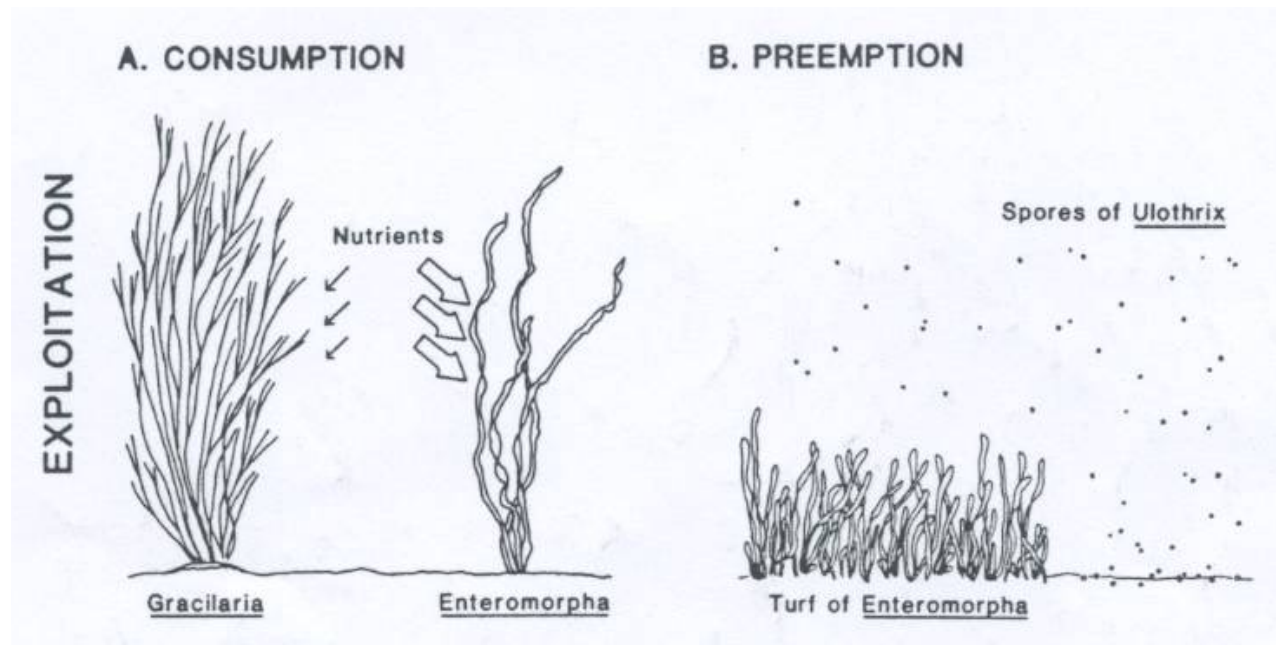


Esempio di contatto diretto tra gli organismi



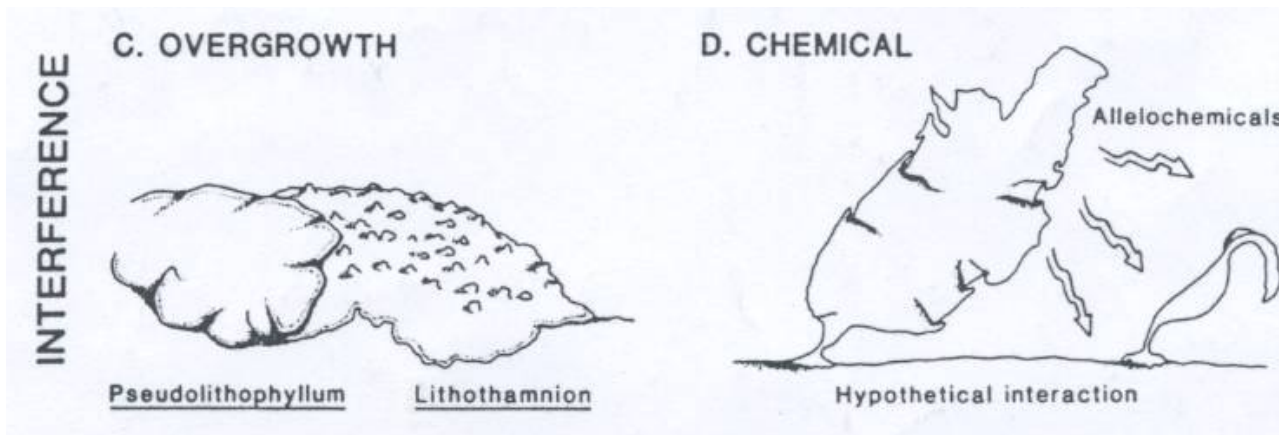
# Competizione per sfruttamento

- Competizione per “consumo” (es. di nutrienti, luce, ecc.)
- Competizione per “prelazione” (riempimento dello spazio ed inibizione del reclutamento)



# Competizione per interferenza

- Competizione per “sovraccrescimento” (competizione per lo spazio)
- Competizione per “allelopatia” (chimica)
- Competizione per “aggressione” (scontro o difesa del territorio)
- Competizione per “danno fisico”



*Semibalanus*

*Chthamalus*



Crushing - stritolamento



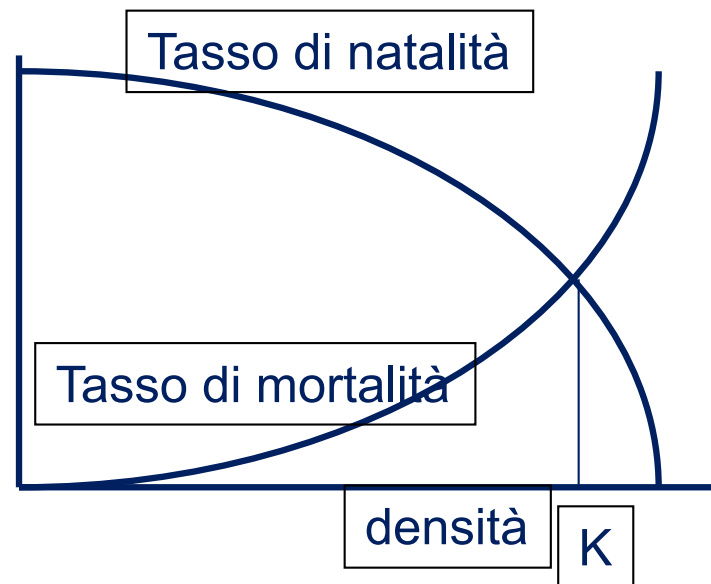
Undercutting - scalzamento

# Natura competizione intraspecifica

- Effetto finale è una diminuzione del contributo alle generazioni successive
- Disponibilità delle risorse deve essere limitata
- Spesso gli organismi non interagiscono direttamente ma attraverso la risorsa
- Competizione per sfruttamento – competizione per interferenza (molto comune negli animali sessili)
- Gli individui coinvolti sono solo apparentemente simili quindi la competizione non influenza sfavorevolmente tutti gli organismi in competizione
- Effetti densità-dipendenti

# Competizione e regolazione delle dimensioni della popolazione

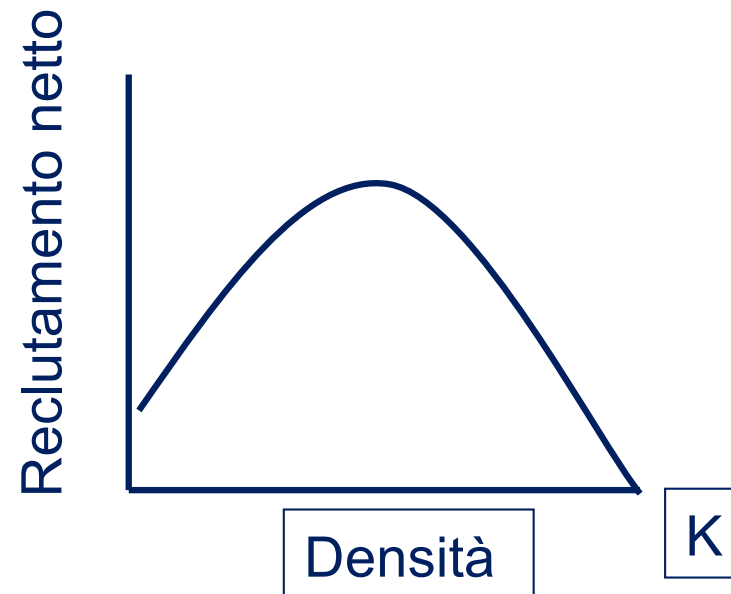
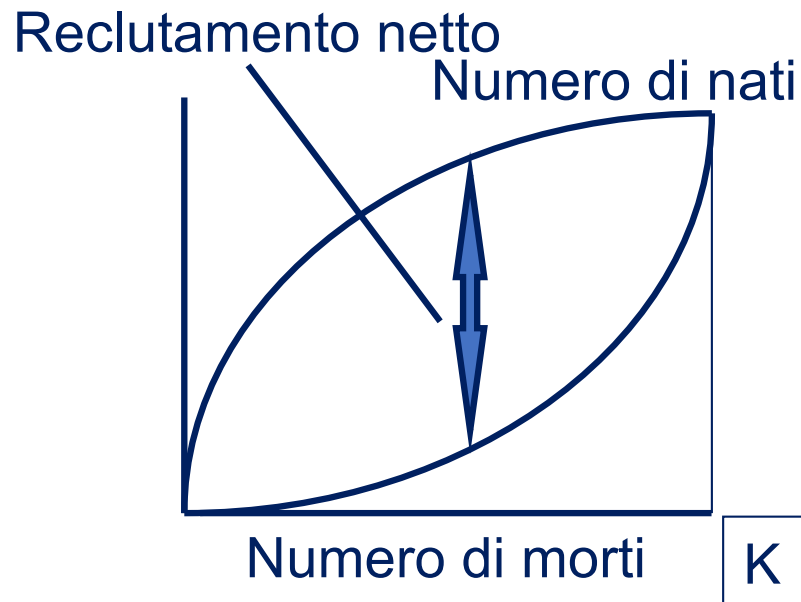
- I tassi di natalità e mortalità dipendenti dalla densità determinano la regolazione dell'ammontare della popolazione
- Al crescere della densità, il tasso di natalità pro-capite finisce col diminuire e il tasso di mortalità pro-capite finisce per aumentare

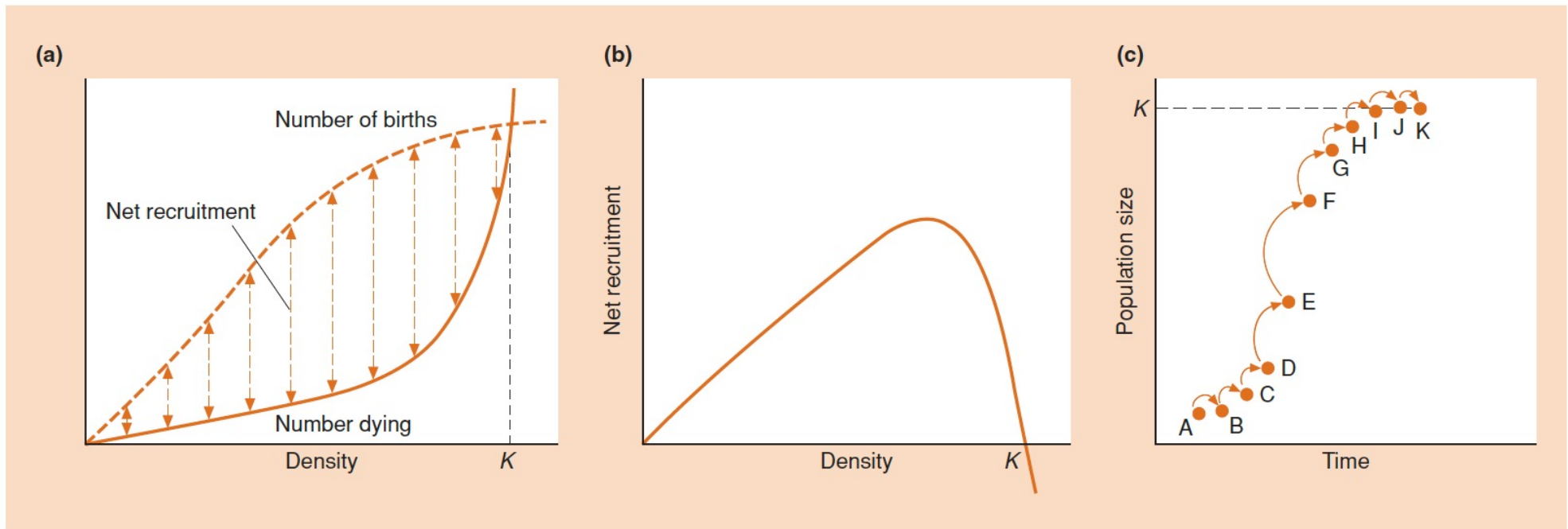


K = capacità portante rappresenta l'ammontare della popolazione che le risorse sono in grado di sostenere

# Competizione e regolazione dimensioni popolazione

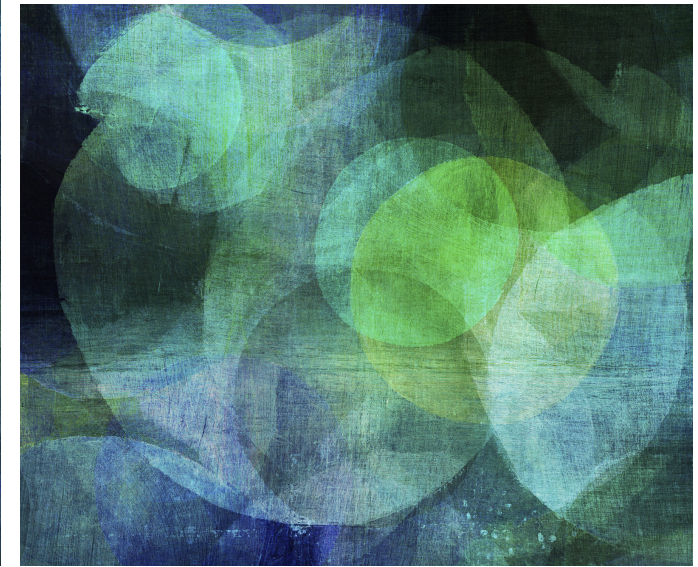
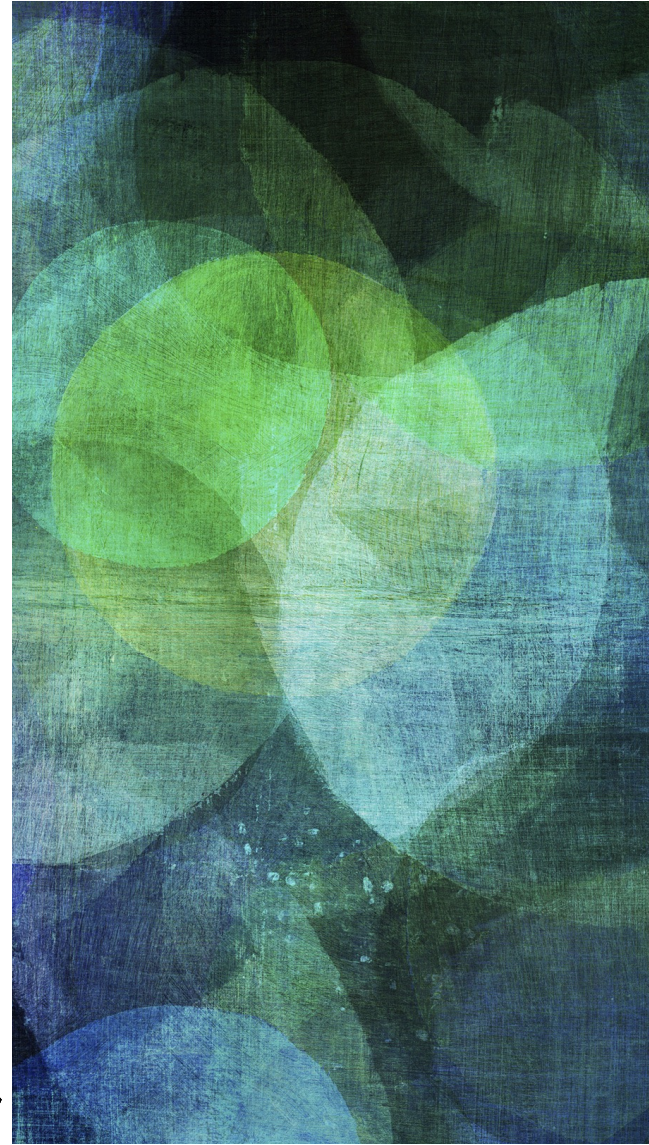
La competizione intraspecifica tende a regolare l'ammontare delle popolazioni con il tasso netto di reclutamento che raggiunge il valore massimo a densità intermedie al di sotto della capacità portante





**Figure 5.8** Some general aspects of intraspecific competition. (a) Density-dependent effects on the numbers dying and the number of births in a population: net recruitment is 'births minus deaths'. Hence, as shown in (b), the density-dependent effect of intraspecific competition on net recruitment is a domed or 'n'-shaped curve. (c) A population increasing in size under the influence of the relationships in (a) and (b). Each arrow represents the change in size of the population over one interval of time. Change (i.e. net recruitment) is small when density is low (i.e. at small population sizes: A to B, B to C) and is small close to the carrying capacity (I to J, J to K), but is large at intermediate densities (E to F). The result is an 'S'-shaped or sigmoidal pattern of population increase, approaching the carrying capacity.





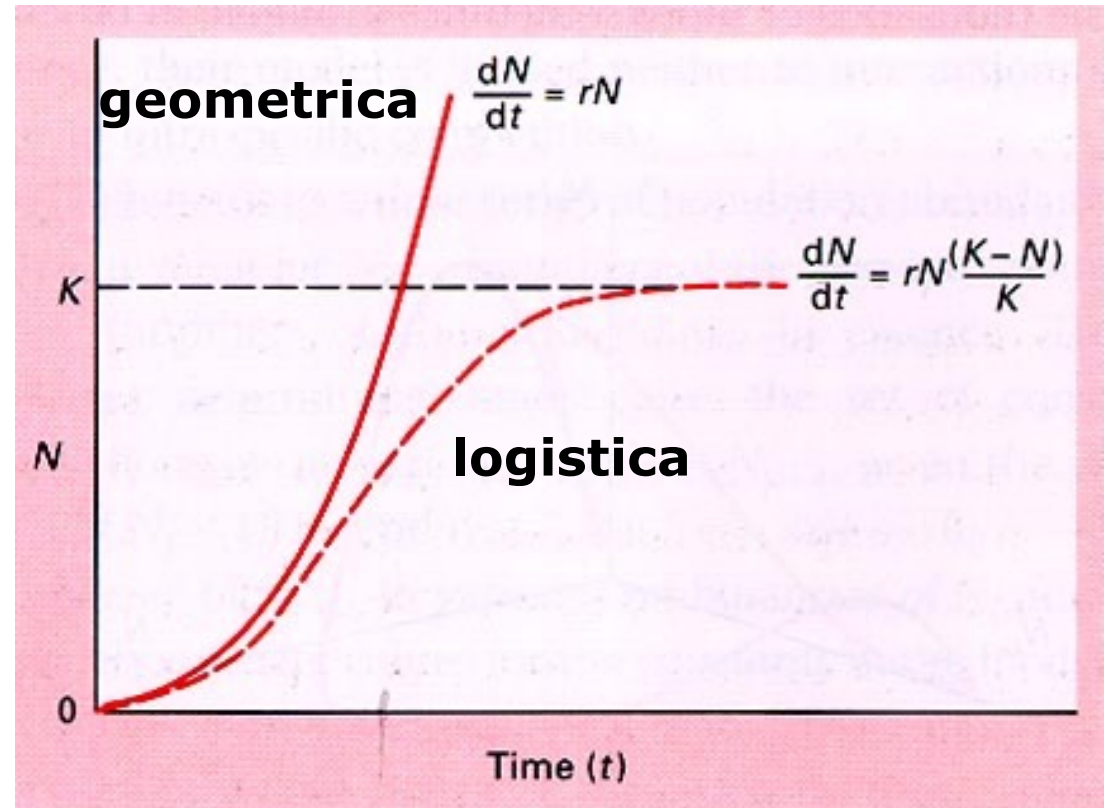
**DOMANDE??**

# Modelli matematici accrescimento popolazione

**Curva geometrica**  
Le popolazioni hanno la potenzialità di riprodursi in modo geometrico (esponenziale; Malthus 1798)



Copyright (c) The Bettmann Archive



Curva logistica

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

dove:

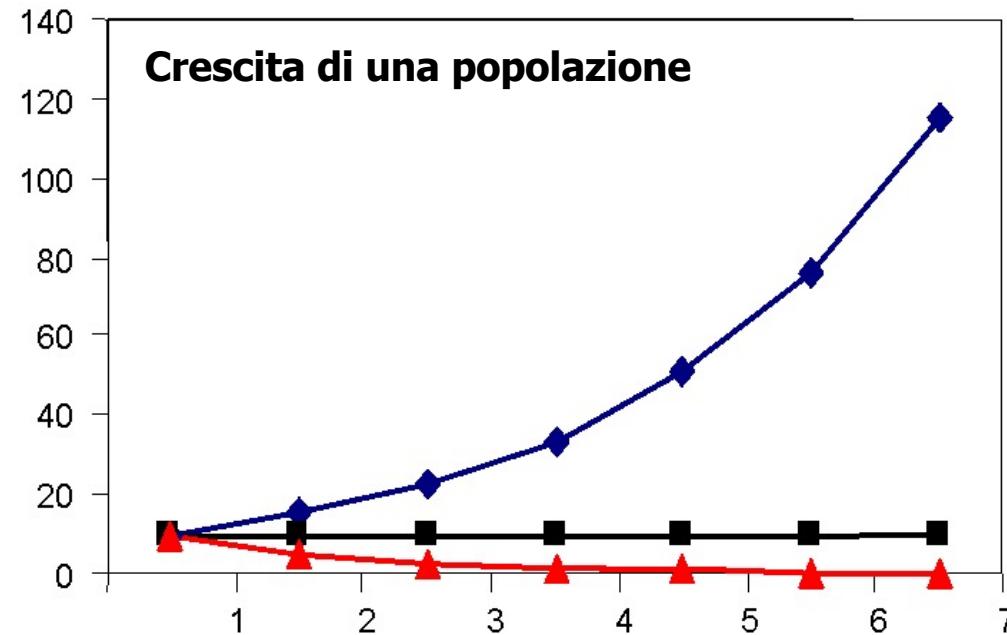
**N** = numero di individui nella popolazione

**t** = tempo,

**r** = tasso intrinseco di crescita,

**K** = limite superiore di crescita di una popolazione o capacità portante (the "carrying capacity").

- Solo alcune popolazioni reali raramente presentano tassi di accrescimento di tipo esponenziale

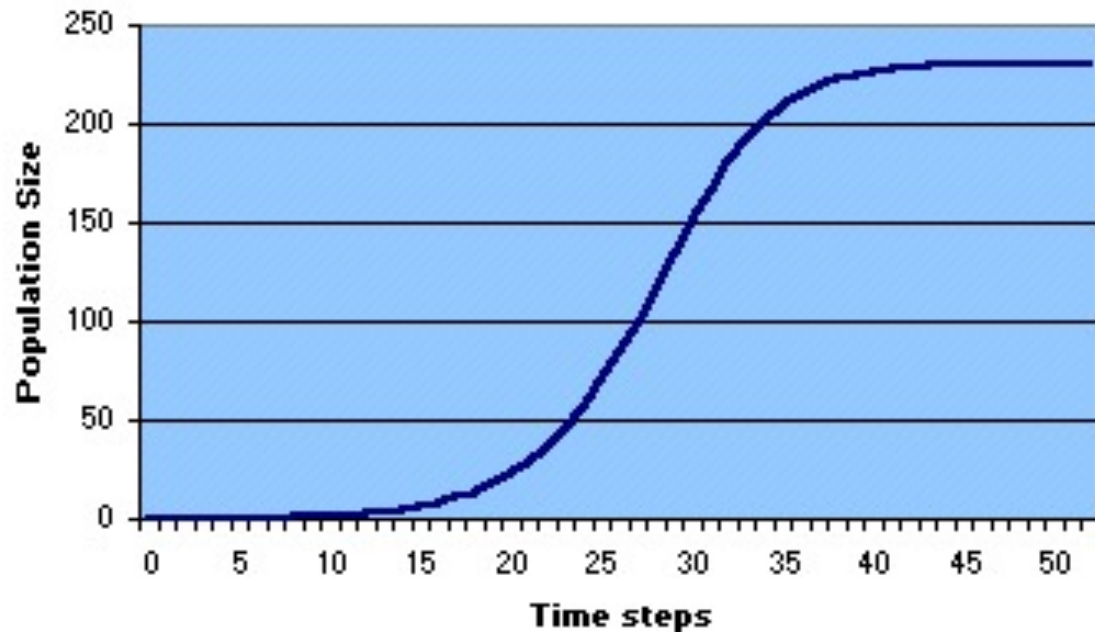


- Una specie introdotta in un'area nuova e favorevole può presentare accrescimento esponenziale per qualche generazione (*alien species*)
- Quando tuttavia i vincoli dell'ambiente intervengono sul tasso di aumento, l'accrescimento tende a diminuire e la popolazione tende a stabilizzarsi [es: *E. coli* in una piastra ricca di nutrienti oppure pesci introdotti in un lago ricco di nutrienti ma senza predatori]

- L'**equazione di crescita esponenziale** può essere utilizzata per prevedere la dimensione di popolazioni a crescita esplosiva, come è tipico di ecosistemi pionieri

- L'**equazione logistica** (P. Verhulst, 1838) descrive in maniera più realistica le dinamiche reali di una popolazione

$$dN/dt = rN[(K-N)/K]$$



curva sigmoide

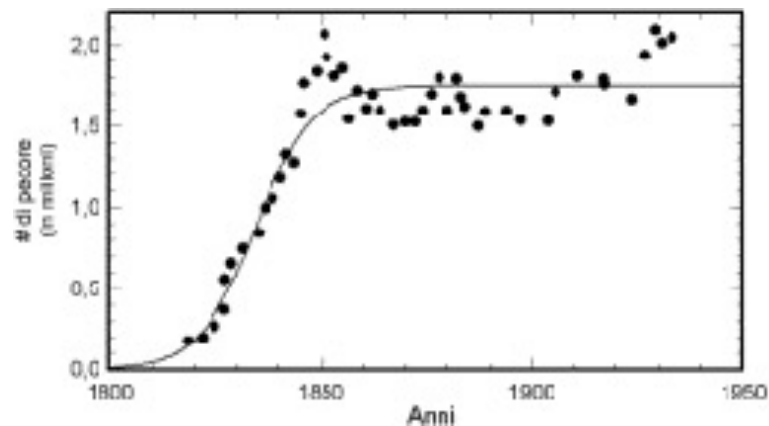
K è l'asintoto superiore della curva sigmoide

L'equazione logistica non è utilizzata solo per singole specie (popolazioni) è anche utile a descrivere le interazioni tra due specie.

La taglia di una popolazione diminuisce all'aumentare della densità

# Esempio modello logistico: pecora della Tasmania

- Dopo l'introduzione della specie all'inizio del 1800 in quest'isola a sud dell'Australia, la popolazione si è accresciuta dapprima in maniera esponenziale rallentando poi la crescita sino a raggiungere un regime stazionario. L'andamento dell'abbondanza è ben approssimato dal modello logistico.



# Classificazione Strategie di Vita

Basata sulle risorse: diverse strategie di vita sono favorite da diverse dimensioni delle popolazioni

- **Se la popolazione è piccola**, la competizione è bassa
  - Le risorse sono abbondanti (illimitate)
  - La crescita della popolazione è al suo massimo (tasso intrinseco di crescita,  $r$ )
- **Se la popolazione è numerosa**, la competizione è elevata
  - Le risorse sono scarse (limitate)
  - La crescita della popolazione si ferma e la popolazione è detta mantenersi alla capacità portante,  $K$

Le strategie di vita varieranno in accordo della disponibilità delle risorse (i.e. dimensione della popolazione rispetto alle risorse disponibili)

# Classificazione risorse-dipendente

- Piccola popolazione/Bassa competizione
  - Adattamenti (i.e. selezione) che favoriranno la crescita rapida della popolazione
    - Riproduzione  $\gg$  Crescita/Sopravvivenza = specie a selezione  $r$ 
      - Crescita di popolazione veloce
      - Ambienti fluttuanti
      - Elevata pressione predatoria
      - Ottimi colonizzatori

# Classificazione risorse-dipendente

- Grande popolazione/Elevata competizione
  - Adattamenti che migliorano abilità competitive
    - Crescita/Sopravvivenza  $\gg$  Riproduzione = specie a selezione  $K$ 
      - Crescita di popolazione lenta
      - Ambienti stabili
      - Bassa pressione predatoria
      - Colonizzatori scadenti



## Specie $r$ versus $K$

	$r$	$K$
Taglia corporea	Piccola	Grande
Età maturità sessuale	Precoce	Tardiva
Numero di eventi riproduttivi	Semelpare	Iteropare
Dimensione prole	Piccola	Grande
Numero di prole/evento riproduttivo	Elevato	Basso
Cure parentali	Poche	Molte

- Iteropare – ripetute riproduzioni durante la vita
- Semelpare – una sola riproduzione → morte

## *r* versus *K*

- Specie a selezione *r*
  - Elevato investimento in riproduzione ma scarso in sopravvivenza
- Specie a selezione *K*
  - Elevato investimento in sopravvivenza ma scarso in riproduzione
- Le possibili strategie di vita ricadono all'interno di un *continuum* tra tratti tipici *r* e tipici *K*

# Competizione intraspecifica: effetto sull'accrescimento: organismi individuali

- La competizione intraspecifica ha un effetto profondo sul numero di individui di una popolazione
- La competizione può avere un effetto profondo sugli individui stessi: tassi di accrescimento e tassi di sviluppo

Es. *Patella cochlear*: le popolazioni con alta densità contengono un gran numero di individui piccoli e un piccolo numero di individui grandi; il contrario nelle popolazioni a bassa densità

Regolazione della biomassa  
(400 individui /m<sup>2</sup>)



# Competizione intraspecifica: effetto sull'accrescimento: organismi modulari

- Semi di trifoglio seminati a densità variabile
- Al primo raccolto, la resa (in termini di peso totale) era in stretta relazione con la densità dei semi seminati. Nel tempo la relazione si perde
- Legge della *resa finale costante*: la resa diventa costante in un ampio range di densità iniziali poichè gli individui subiscono diminuzioni nel tasso di accrescimento dipendente dalla densità e quindi delle dimensioni.
- La riduzione del peso medio compensa esattamente gli aumenti della densità



# Simmetria vs Asimmetria

- Spesso il danno non è omogeneamente ripartito tra le specie → asimmetria
- Lawton & Hassell (1981): la competizione è frequentemente altamente asimmetrica (51 casi su 85 analizzati)

# Modalità di interazione demografica interspecifica

		Effetti della specie A sulla B		
		+	-	0
Effetti della specie B sulla A	+	++ mutualismo	+ - predazione	+ 0 commensalismo
	-	- + predazione	-- competizione	- 0 amensalismo
	0	0 + commensalismo	0 - amensalismo	

Marice di interazione “Neutre” vs “positive” vs “negative”  
 “Simmetriche” vs “asimmetriche”

# Definizioni

- **Amensalismo:** può verificarsi quando un organismo produce il suo effetto negativo (ad esempio una tossina) indipendentemente dalla presenza dell'organismo potenzialmente interessato.
- **Commensalismo:** è riservato ai casi in cui un organismo (l'ospite) fornisce risorse o una casa per un altro organismo, ma in cui l'ospite stesso non subisce effetti tangibili.
- **ESEMPIO Commensalismo:** I balani, noti anche come “denti di cane”, sono dei Crostacei sessili (vivono aderendo ad un substrato) altamente modificati dalla forma conica. Sono animali che è spesso possibile ritrovare anche sulle chiglie delle barche e sulle scogliere. Numerosi esemplari però, come dimostrato addirittura da testimonianze fossili, possono aderire sul guscio di molluschi quali i pettini di mare e altri bivalvi o addirittura Cetacei. Da questa relazione, i balani ottengono un supporto vitale dove aderire e l'ospite non mostra alcun vantaggio ne danno.

## SIMBIOSI

Associazione interspecifiche più o meno intima, talvolta specie-specifica che può essere

OBBLIGATA O FACOLTATIVA (simmetrica o asimmetrica)

Si possono distinguere vari tipi di SIMBIOSI:

**Hanno diversi nomi, a seconda che le specie ricevano dal rapporto**

**vantaggio (+)**

**svantaggio (-)**

**non vengano per niente influenzate (0)**



# Mutualismo

Una relazione mutualistica è una relazione in cui organismi di specie diverse interagiscono a loro vantaggio reciproco.

Di solito comporta lo scambio diretto di beni o servizi (ad es. cibo, difesa o trasporto) e di solito comporta l'acquisizione di nuove capacità da parte di almeno un partner.

Il mutualismo, quindi, non deve necessariamente implicare una stretta associazione fisica: i mutualisti non devono essere simbiotici.

Ad esempio, molte piante ottengono la dispersione dei loro semi offrendo una ricompensa agli uccelli o ai mammiferi sotto forma di frutti carnos commestibili e molte piante assicurano un'impollinazione efficace offrendo una risorsa di nettare nei loro fiori agli insetti in visita. Queste sono interazioni mutualistiche ma non sono simbiosi.

# Simbiosi

- Simbiosi (letteralmente "convivere") è il termine che è stato coniato per associazioni fisiche così strette tra le specie, in cui un "simbionte" occupa un habitat fornito da un "ospite".

# Competizione interspecifica

- L'impostazione mantenuta sino ad ora considera un sostanziale isolamento fra specie
- Una relazione nella quale le popolazioni di due o più specie sono influenzate negativamente (--)
- L'analisi delle relazioni interspecifiche deve utilizzare due strumenti di indagine
- 1-metodi empirici
- 2-metodi di modellizzazione per organizzare formalmente le informazioni empiriche

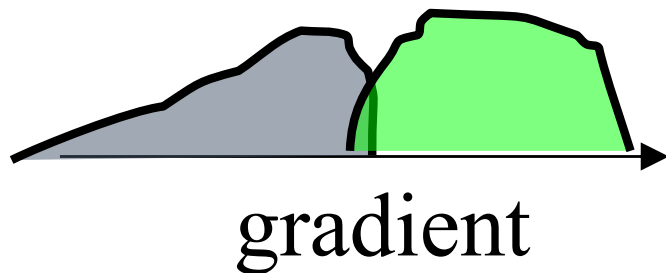
## Analisi effetti demografici della competizione interspecifica

### • Osservazioni

- Distribuzioni spaziale parapatrica
- Confronto tra popolazioni simpatriche e allopatriche

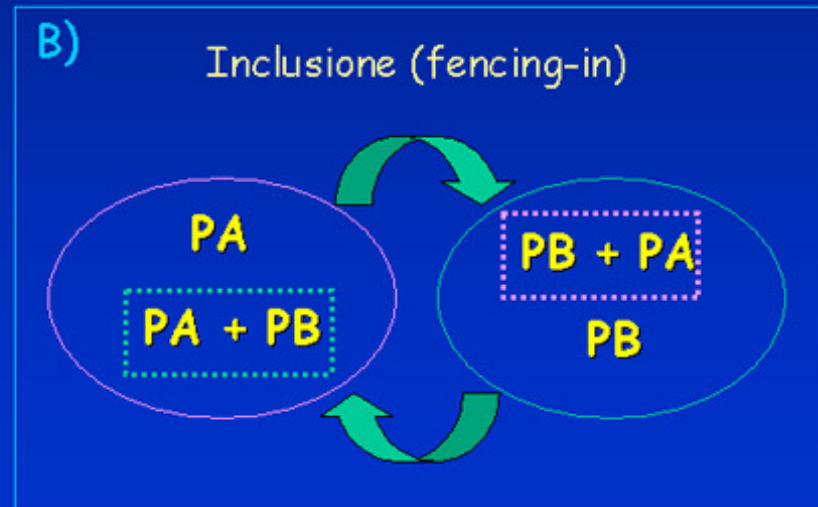
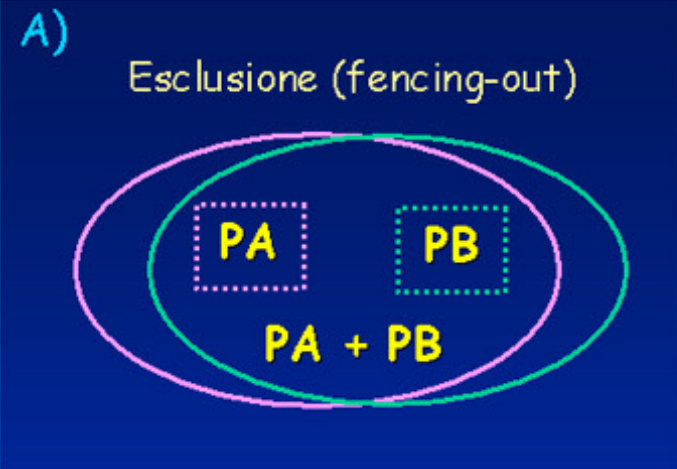
### • Esperimenti manipolativi

- Esclusione (rimozione)
- Inclusione (trapianto)

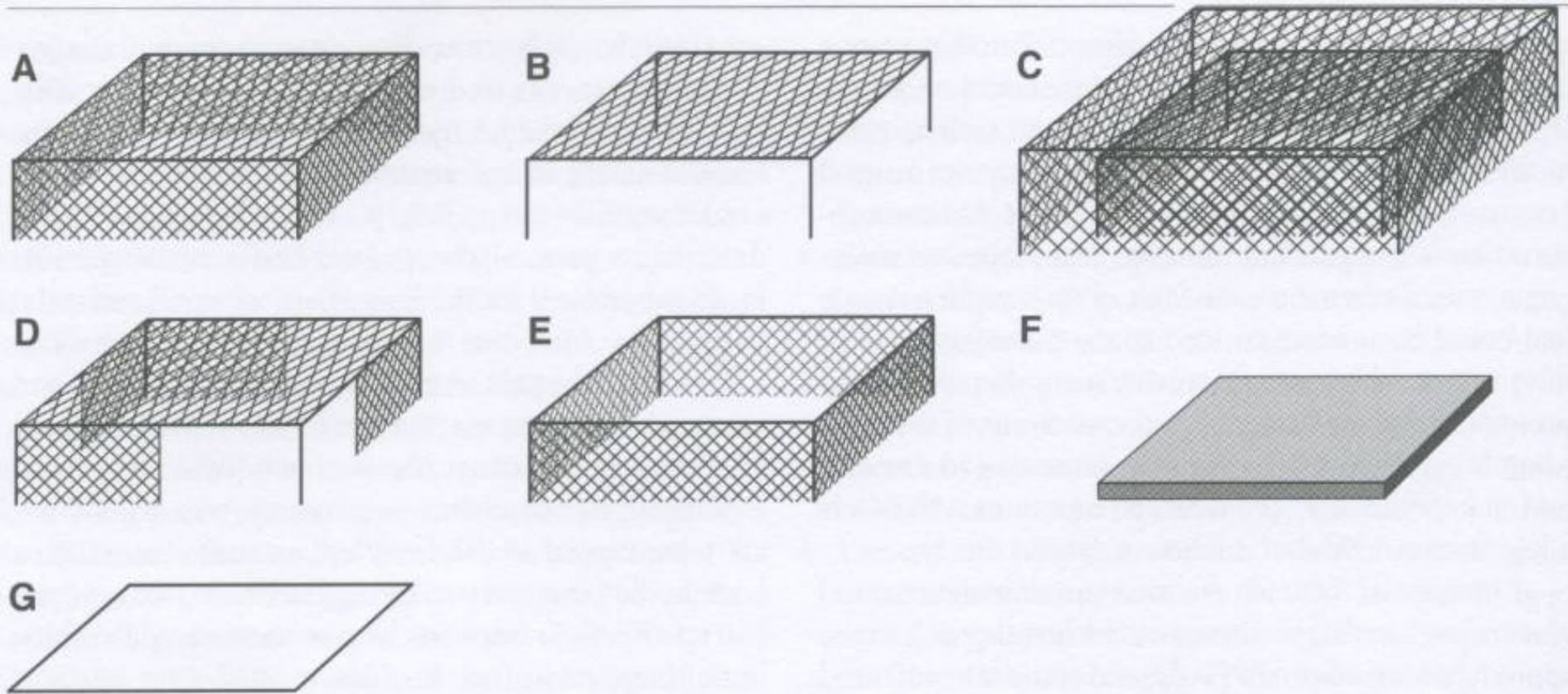


Unità sperimentali adeguatamente replicate e distribuite nello spazio  
Necessità per controllo artefatto

## Esperimenti di esclusione o inclusione sul campo



## STUDYING MARINE TEMPERATE ENVIRONMENTS

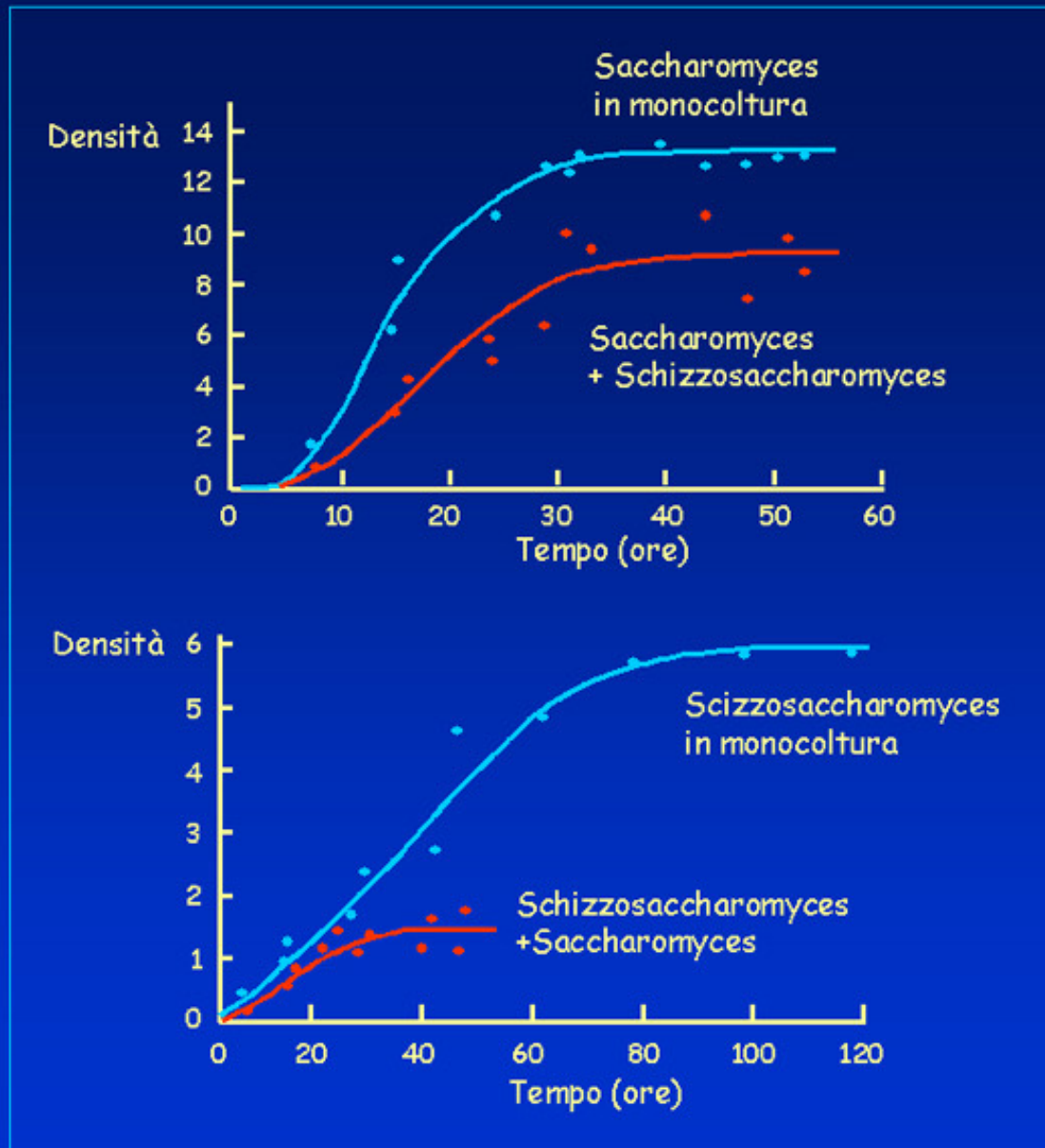


**Figure 2.8** Design of cages for exclusion/inclusion with appropriate controls.

**A:** Total exclusion. **B:** Roof only – this design has been used as a treatment to exclude certain categories of fish (e.g. Choat & Kingett 1982) or control for the structure of cages (Bustamente *et al.* 1995). **C:** Cage within a cage, to assess cage artefacts – the assumption is that there will be an additive effect if

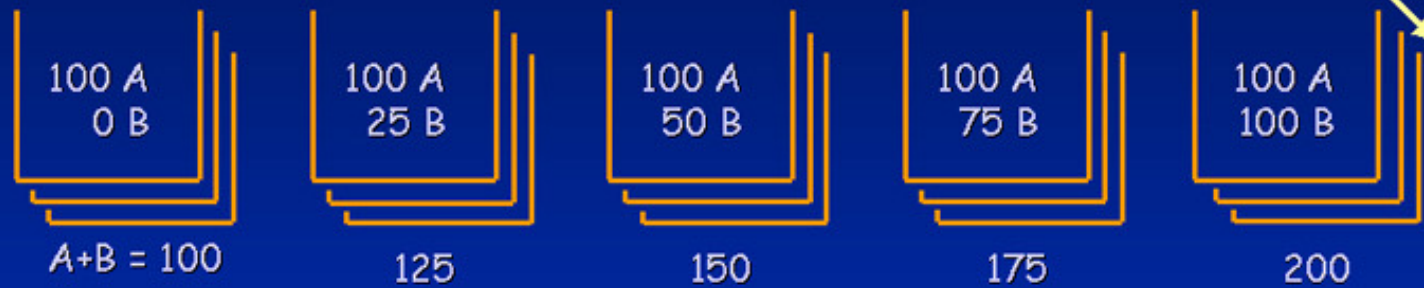
artefacts are a problem (Kennelly 1991). **D:** Cage to assess cage artefacts – e.g. half of the walls and a roof to control for potential shade effects (Connell 1997). **E:** Wall to allow access to fish, but exclude grazing gastropods – a hooked edge can increase the efficiency of this control. **F:** A control for artificial substrata (e.g. Caffey 1985) or the topographic anomaly of a plate. **G:** An open control of natural substrata.

# Esperimenti a crescita libera in laboratorio

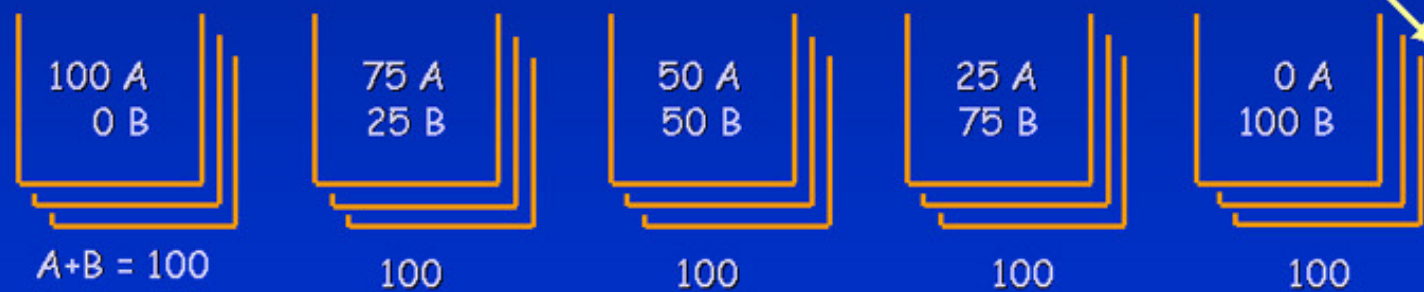


Confronto tra monoculture e colture miste di specie (e.g. lieviti, da Gause 1934)

### Esperimenti additivi



### Esperimenti sostitutivi

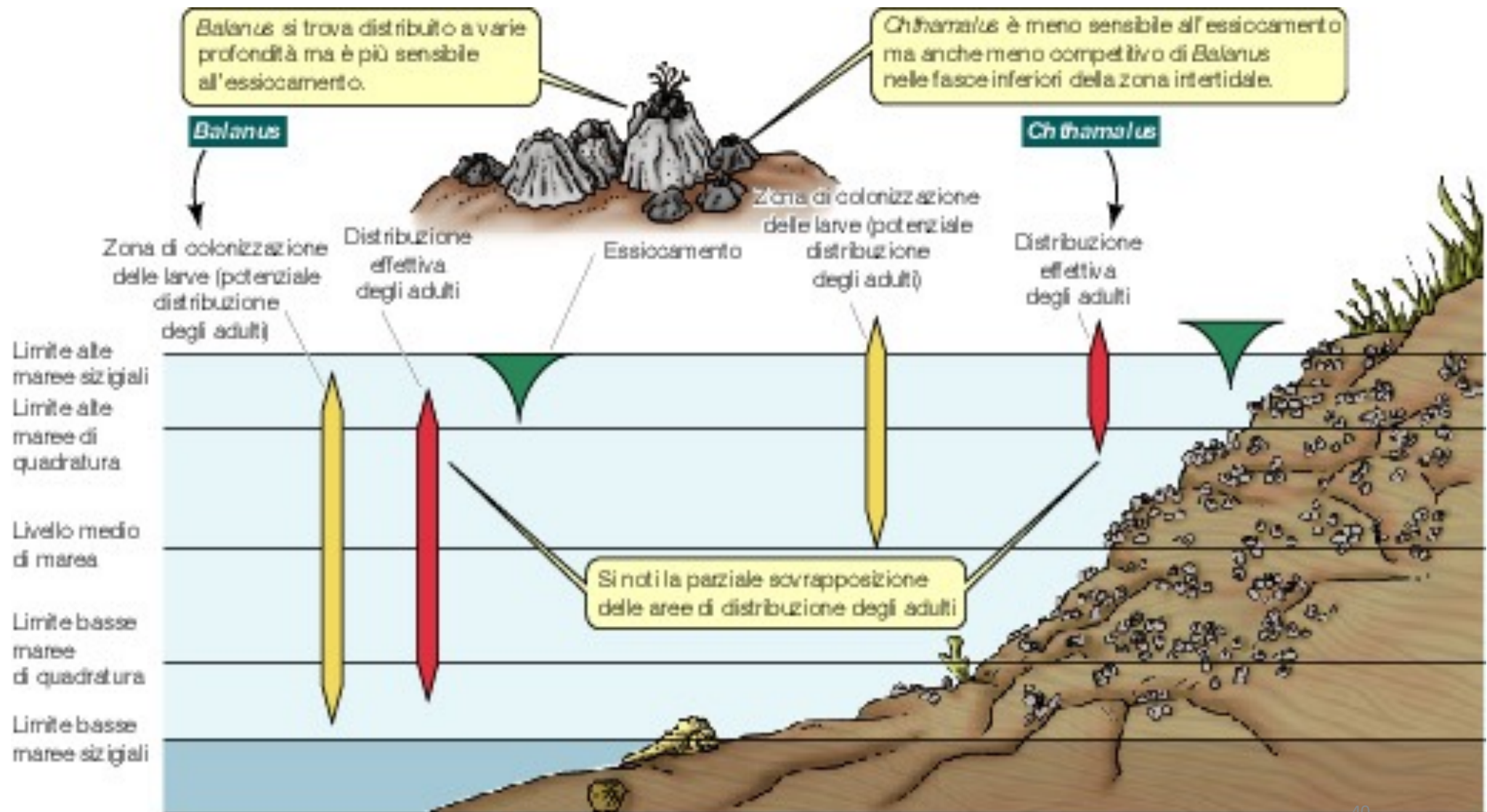


# Competizione interspecifica: acquisizione dei dati e costruzione di una teoria

- 4 esempi classici
- 1- Tansley (1917): primi esperimenti di competizione *Galium saxatile* (suoli calcarei) e *G. sylvestre* (suoli acidi). Da soli crescono in entrambi i tipi di terreno; in competizione uno elimina l'altro a seconda del terreno.
- 2- Connell (1961) esperimenti con *Balanus* e *Chthamalus*

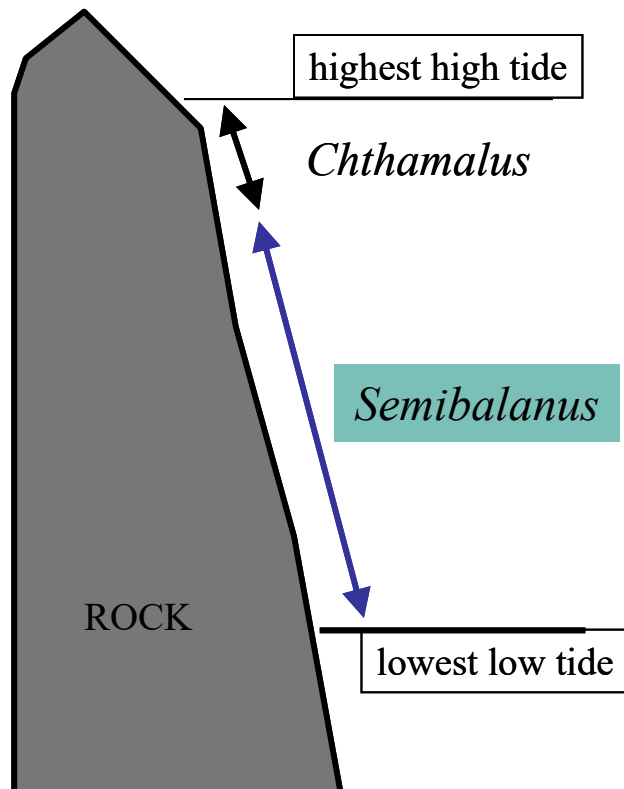


## 2- Esperimento di Connell 1961





## 2- Esperimento di Connell 1961



### Fattori abiotici

Ipotesi: *Chthamalus* è escluso dalle zone più basse perchè non tollera lunghi periodi di immersione

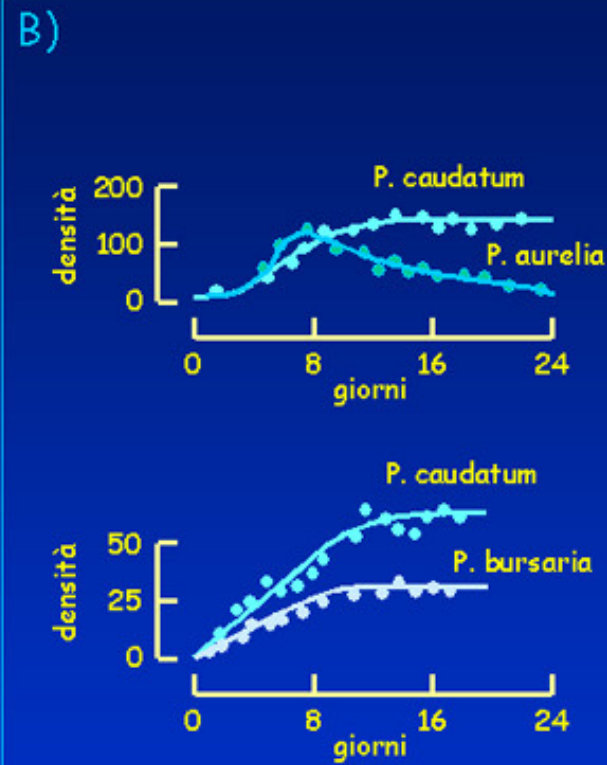
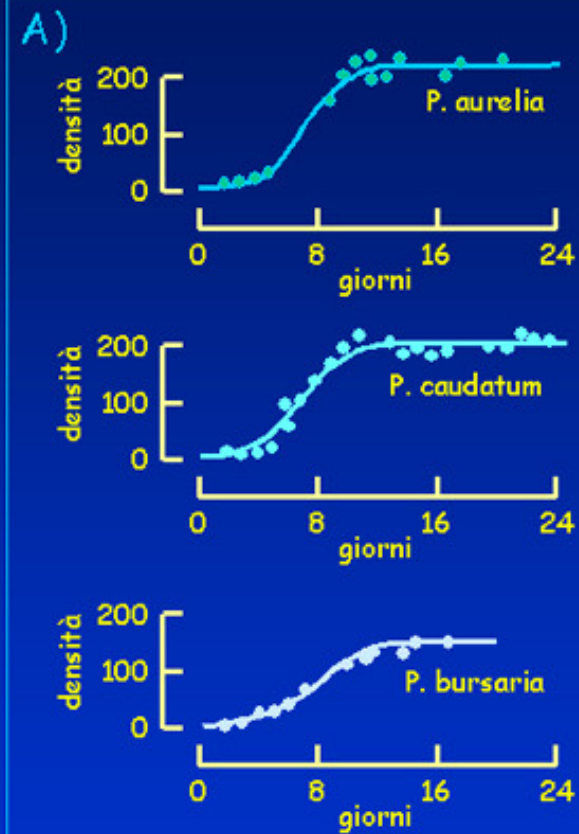
Ipotesi: *Semibalanus* è escluso dalle zone più alte perchè non tollera essiccamento

### Fattori biotici

Ipotesi: *Semibalanus* esclude *Chthamalus* nella competizione

Ipotesi: differente azione di organismi predatori tra zone alte e basse della scogliera

# 3- Esperimenti di Gause sui Parameci (1934, 1935)



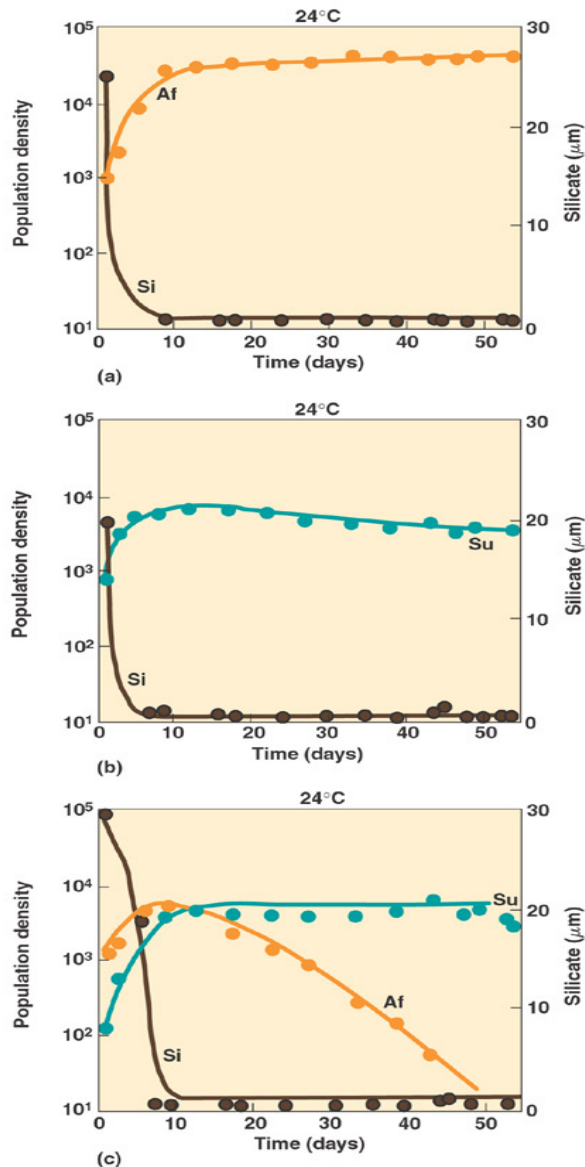
# 4- Esperimento di Tilman sulle diatomee

David Tilman, University of Minnesota

*Asterinella formosa* (Af) e *Synedra ulna* (Su) competono per il silicio per la formazione della parete cellulare

Se il silicio è adeguato coesistono

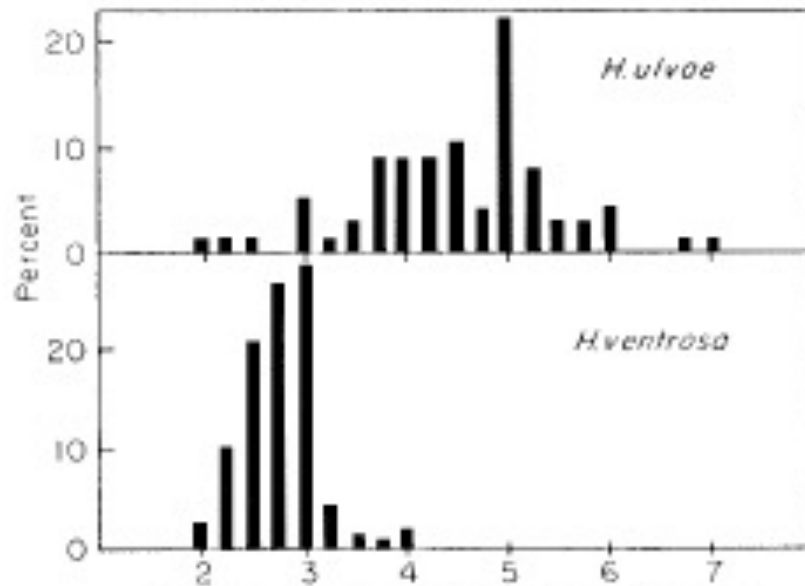
Se è insufficiente, Su porta Af all'estinzione



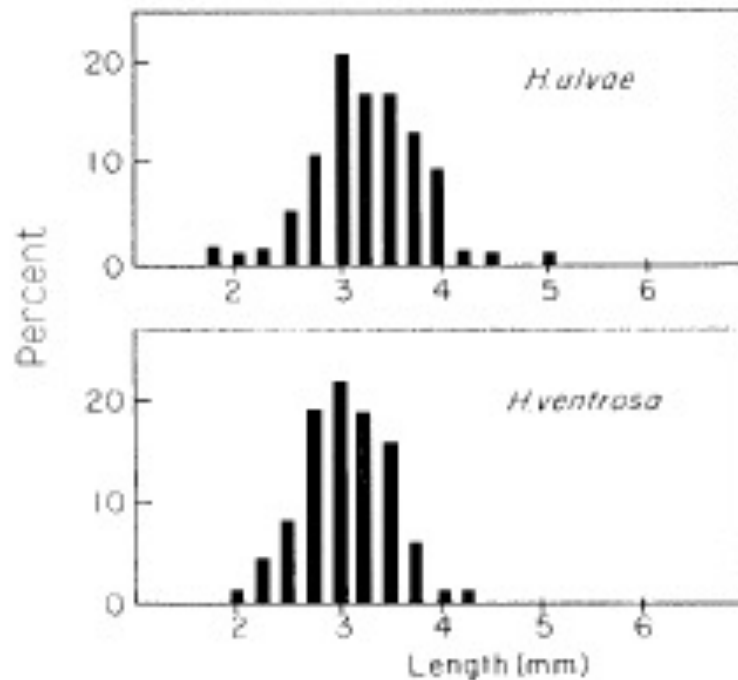
# Conclusioni

- La competizione è una interazione biotica “negativa” che si verifica quando due o più organismi (della stessa specie o di specie diverse) si danneggiano nel tentativo di utilizzare una risorsa comune che è in quantità limitante
- Esistono vari meccanismi di competizione diretta ed indiretta
- Effetti densità dipendenti in grado di influenzare la crescita delle popolazioni
- Le interazioni all’interno di una specie o tra coppie di specie possono avere esiti diversi: esclusione di una delle due dipendentemente o no dalla densità iniziale delle specie, dalle condizioni ambientali
- Modelli matematici fanno riferimento implicito (Lotka e Volterra) o esplicito (Tilman) alla dinamica delle risorse e riproducono lo spettro di possibili esiti della competizione interspecifica

# Spostamento dei caratteri



Esempio di risposta diversificata (spostamento dei caratteri) che suggerisce l'esistenza di fenomeni di competizione

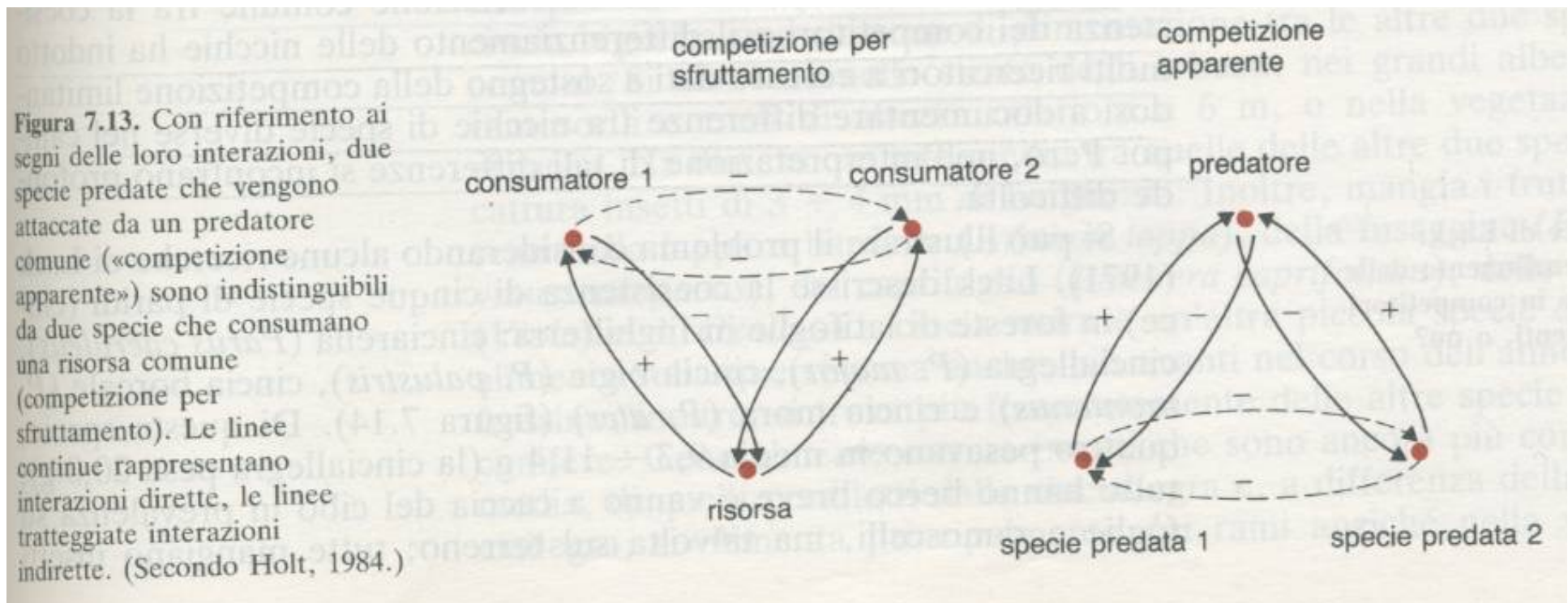


Distribuzioni percentuali delle lunghezze delle conchiglie di *Hydrobia ulvae* and *H. ventrosa* da una località dove le due specie convivono e da due località dove esistono da sole.

(Fonte: Fenchel. 1975).

# Competizione apparente

Due specie predate da un predatore comune sono, in sostanza, indistinguibili da due specie consumatrici che competono per una risorsa



## PRINCIPIO DI ESCLUSIONE COMPETITIVA (PRINCIPIO DI GAUSE)

Due specie non possono occupare la stessa nicchia e competere per le medesime risorse nello stesso habitat per molto tempo

- se due specie in competizione coesistono in un ambiente stabile, esse lo fanno in conseguenza del differenziamento delle nicchie, cioè del differenziamento delle loro nicchie realizzate (competizione simmetrica)

però se tale differenziamento è assente, o se è precluso dall'habitat,

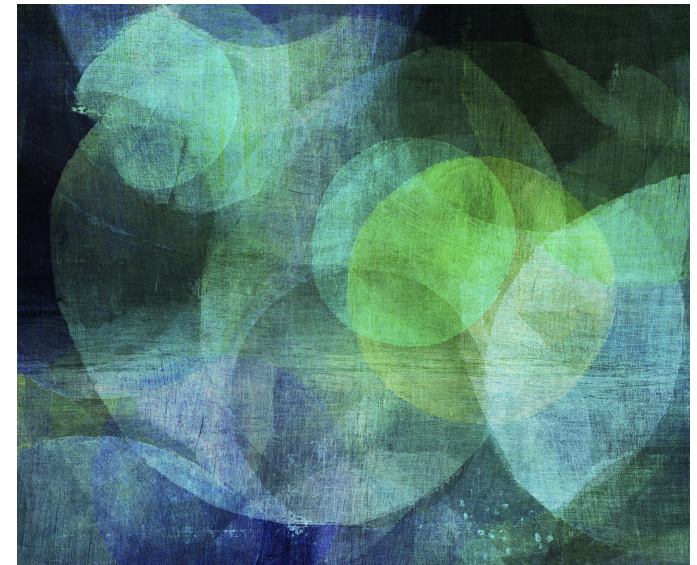
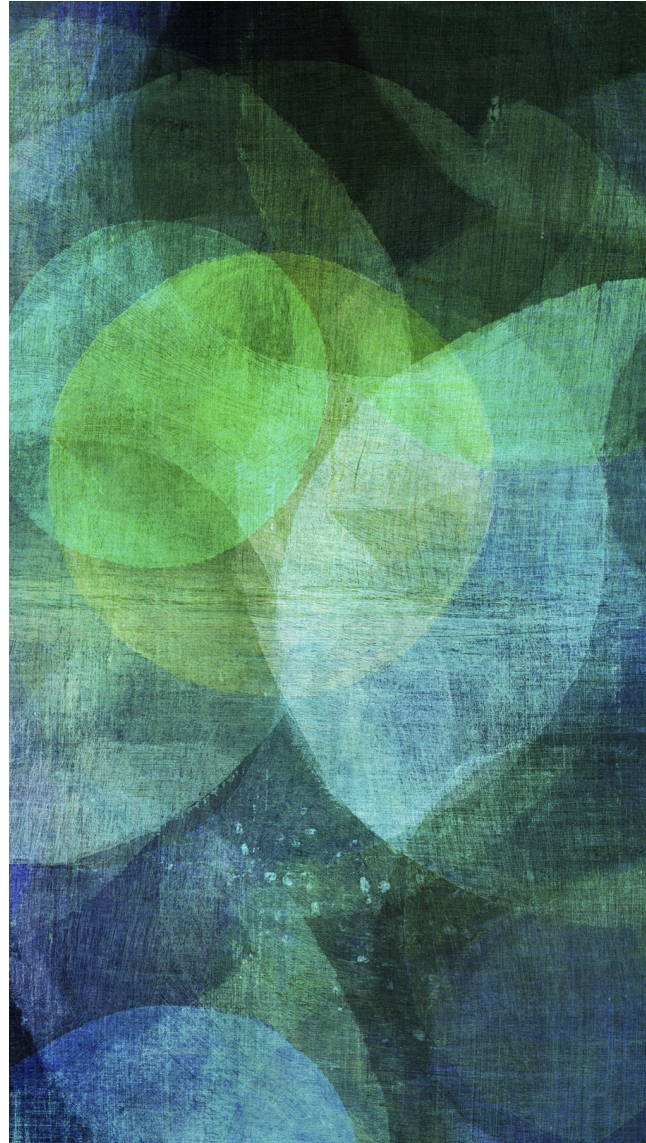
- una specie in competizione eliminerà o escluderà l'altra (competizione asimmetrica). L'esclusione avviene quando la nicchia realizzata del competitore superiore occupa quelle parti della nicchia fondamentale del competitore inferiore che sono fornite dall'habitat.

## DIFFERENZIAMENTO DELLE NICCHIE ECOLOGICHE REALIZZATE

Costituisce spesso la base per la coesistenza dei competitori. Una o entrambe le specie in competizione occupano soltanto una parte del loro habitat potenziale, quella che offre condizioni ottimali ed in cui la competizione risulta ridotta.

- Utilizzazione differenziale delle risorse. Una o entrambe le specie in competizione modificano l'uso delle risorse, spartendosi, pertanto, le risorse disponibili. (Es. esperimento sul campo di Connell tra *Chthamalus* e *Balanus*)
- Separazione spaziale e temporale delle risorse. In molti casi le risorse utilizzate da specie ecologicamente simili sono separate nello spazio o si rendono disponibili in diversi tempi. L'utilizzazione differenziale delle risorse si esprimerà sotto forma di un differenziamento dei microhabitat o sotto forma di una separazione spaziale o temporale delle specie. (Es dell'esperimento in laboratorio di Gause con i protozoi cigliati del genere *Paramecium*)
- Differenziamento delle nicchie basato sulle condizioni. Due specie possono utilizzare esattamente le stesse risorse, ma se la capacità di farlo è influenzata dalle condizioni ambientali (come è molto probabile) e se le specie rispondono in modo diverso a queste condizioni ciascuna può essere competitivamente superiore in differenti ambienti (Es. esperimento sul campo di Tansley con specie di *Gallium*).





**DOMANDE??**