

Università degli Studi di Trieste – a.a. 2022-2023
Corso di Studio in Scienze e Tecnologie per L'ambiente e la Natura

213SM – Ecologia
213SM-3 – Ecologia Generale

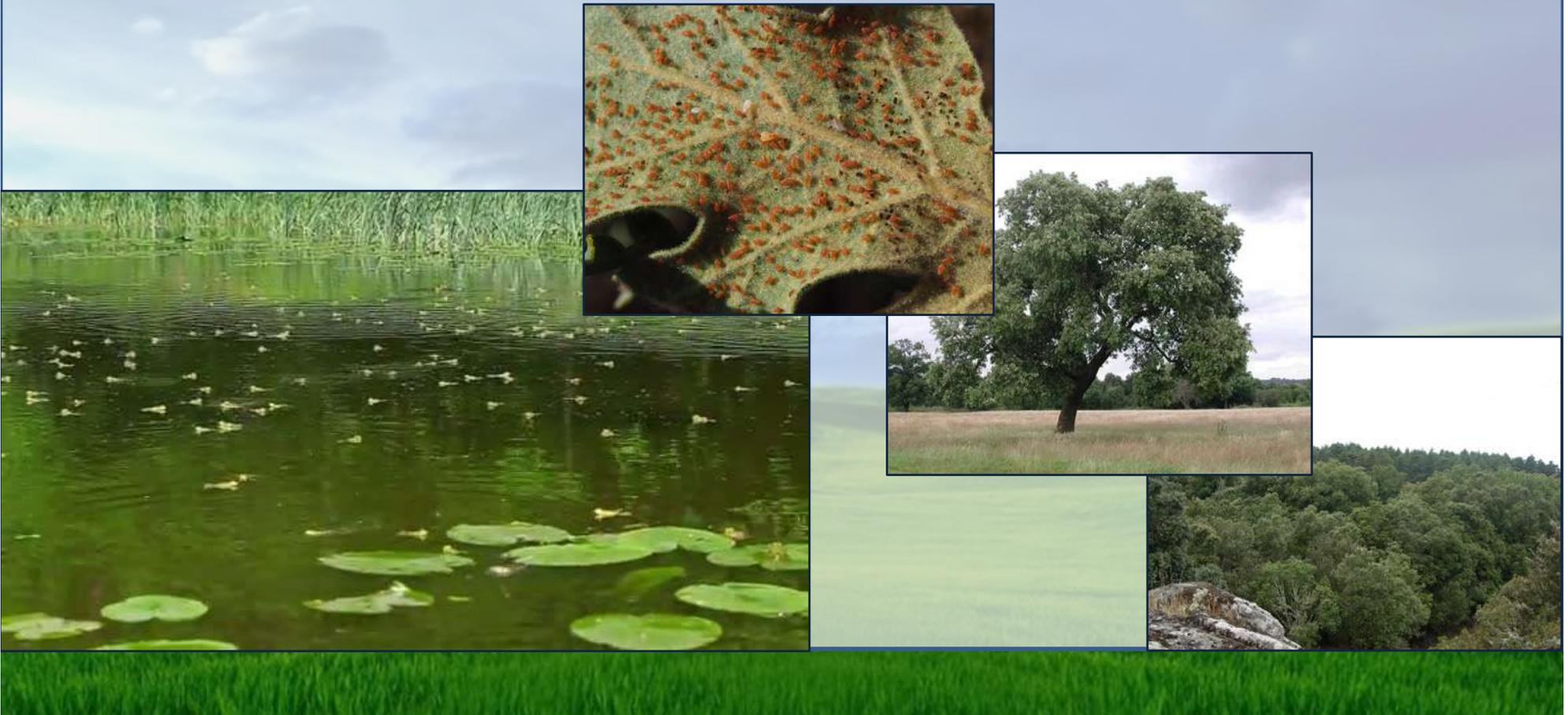
POPOLAZIONI

Prof. Stanislao Bevilacqua (sbevilacqua@units.it)

Cos'è una popolazione

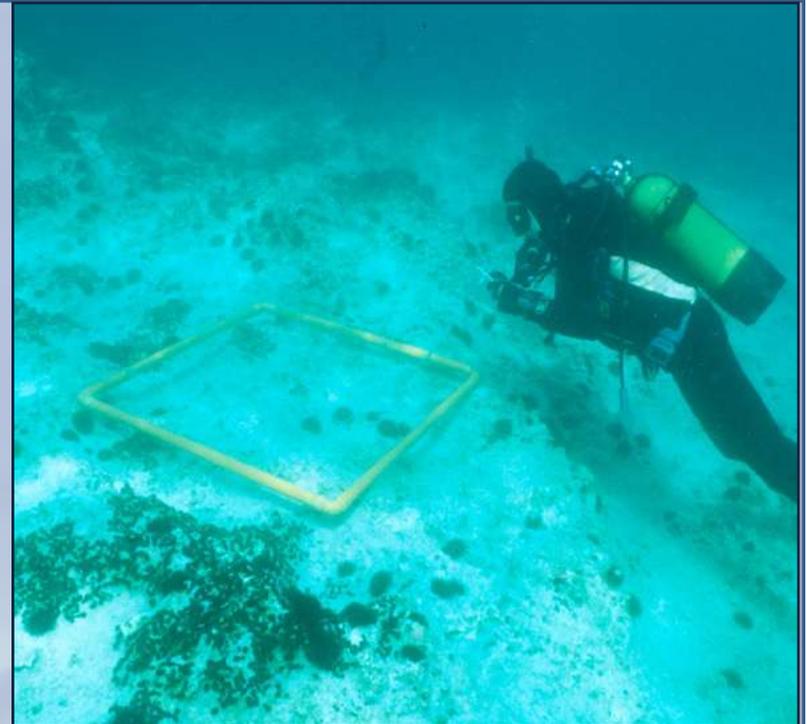
Una popolazione è semplicemente un insieme di individui appartenenti alla stessa specie che vivono in una determinata area in un determinato periodo di tempo.

I riferimenti spazio-temporali che circoscrivono la popolazione sono spesso relativi, dipendendo dalla specie e dal tipo di studio.



Come si misura

Il metodo più intuitivo e completo per misurare la dimensione di una popolazione consiste nel procedere ad una **conta diretta** degli individui. Un'alternativa consiste nel **campionamento** di aree o volumi standard e nella conta degli individui all'interno dei campioni.



Infine, si può procedere al metodo di **cattura-ricattura**.

Cattura-ricattura

- 1) Popolazioni stabili nel periodo che intercorre tra cattura-ricattura (no nascite, morti, o individui che emigrano o entrano a far parte della popolazione con l'immigrazione)
- 2) Tutti gli individui devono avere la stessa probabilità di cattura (cattura non selettiva)
- 3) Metodo di cattura non deve influenzare la ricattura

Campionamento → marcatura → rilascio → campionamento

N = numero di individui della popolazione ???

M = numero di individui catturati e marcati (es. 100)

n = numero di individui catturati nel secondo campionamento (es. 200)

m = numero di individui marcati ricatturati (es. 20)

$$n/N = m/M \rightarrow N = n M / m$$

$$N = 200 \times 100 / 20 = 1000$$

Vantaggi e svantaggi

Conta diretta

Dato reale sulle dimensioni della popolazione

Dispendioso e poco applicabile, richiedendo il riconoscimento di ogni individuo, facilità di individuazione e scarsa mobilità dell'organismo

Campionamento

Semplice e rapido

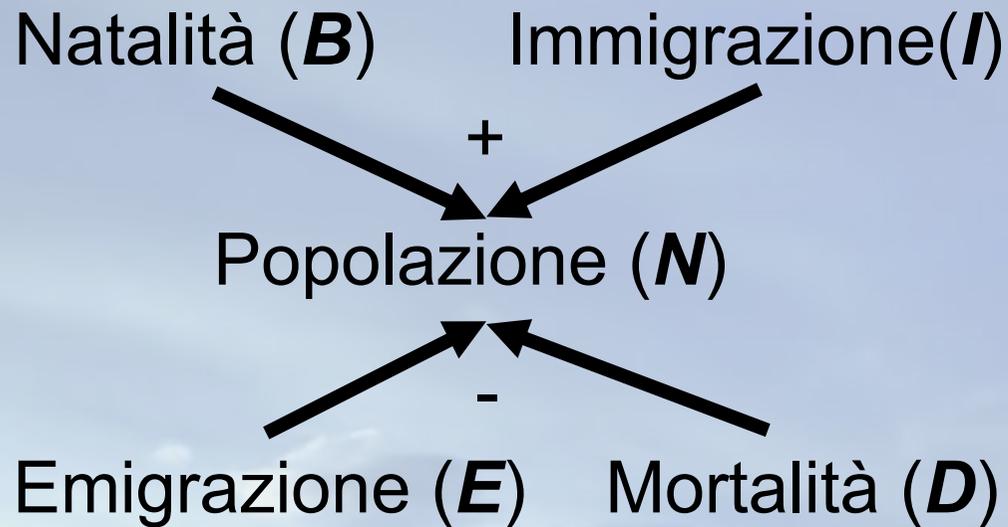
Inadeguato per organismi molto mobili, in grado di spostarsi tra unità di campionamento. Dispendioso per distribuzioni molto eterogenee

Cattura-ricattura

Relativamente semplice e utile per organismi mobili

Difficoltà nel rispettare le assunzioni del metodo

Variazioni della popolazione



$$N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$$

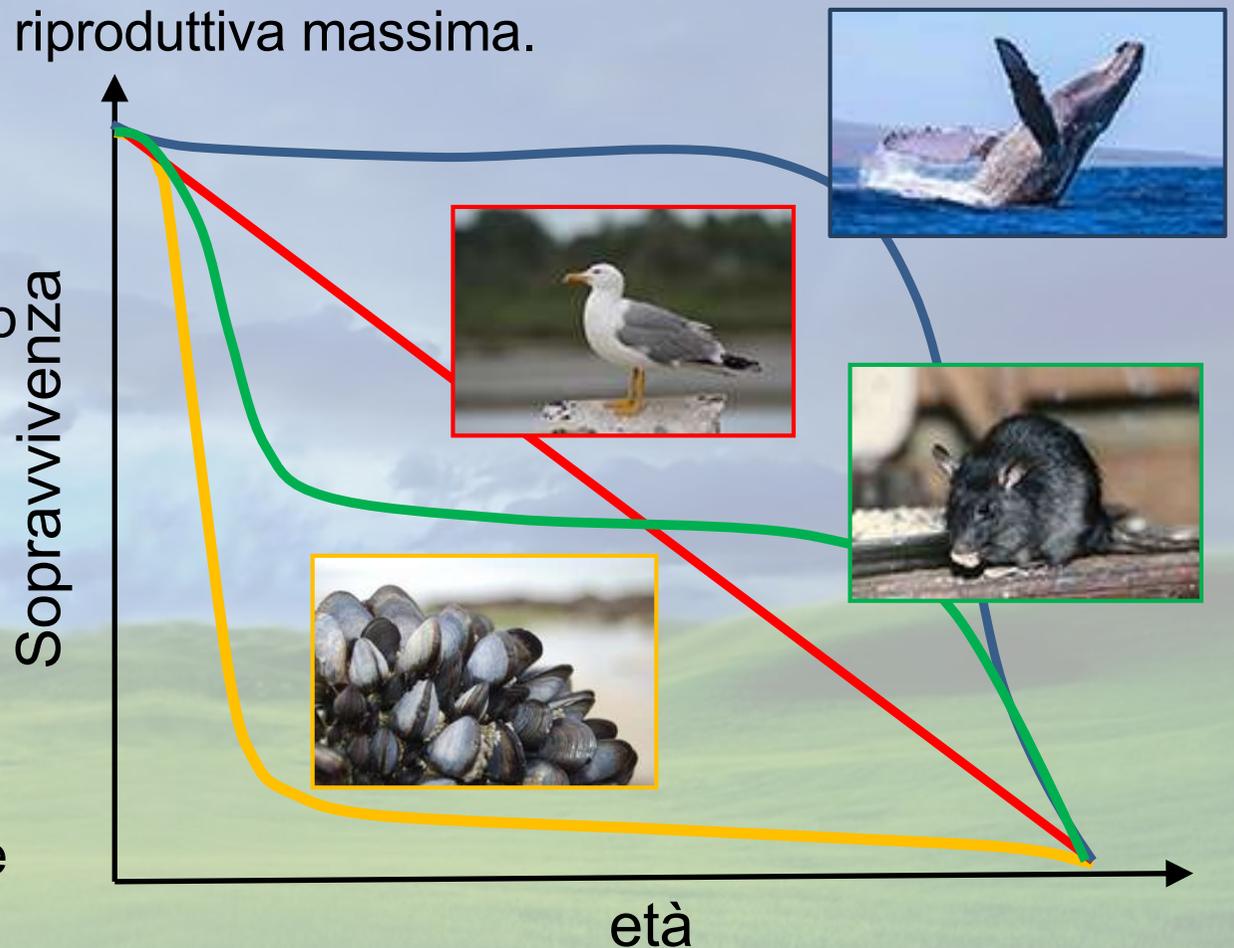
Conoscere l'abbondanza degli organismi, e quindi la dimensione delle loro popolazioni è alla base degli studi ecologici. In moltissime indagine ecologiche, che siano volte a valutare l'effetto di una pressione antropica su una specie, o l'efficacia delle strategie di conservazione, o le relazioni tra organismi, il passo fondamentale è determinare le abbondanze degli organismi implicati.

Natalità e mortalità

La **natalità** rappresenta il numero di nuovi individui che entrano nella popolazione come conseguenza degli eventi riproduttivi. Essa rappresenta generalmente il più importante fattore di aumento della popolazione.

In condizioni ideali, gli organismi tendono ad esprimere il loro **potenziale biotico**, cioè la loro capacità riproduttiva massima.

La **mortalità** rappresenta il numero di individui che escono dalla popolazione come conseguenza della loro morte. Essa rappresenta generalmente il più importante fattore di decremento della popolazione. Spesso la mortalità viene espressa come probabilità di sopravvivenza (% coorte che raggiunge una data età)



Struttura d'età



La struttura in classi di età di una popolazione può fornire informazioni sul suo stato. Nell'esempio in alto, vi sono tre popolazioni con tre strutture di età diverse. Cosa si potrebbe dire in merito al loro stato?

Quale delle tre potrebbe essere in equilibrio? E quali in declino e in espansione rispettivamente?

Frequenza degli eventi riproduttivi

Specie semelpare: si riproducono soltanto una volta nel corso della loro vita.

Gli individui di queste specie nascono, crescono si riproducono e generalmente muoiono subito dopo.

In queste specie può esservi o meno sovrapposizione tra generazioni (annue, 1+)



Chorthippus brunneus



Specie iteropare: si riproducono più volte nel corso della loro vita.

Gli individui di queste specie nascono, crescono e si riproducono più volte prima della morte.

In queste specie le diverse generazioni generalmente si sovrappongono per un certo periodo di tempo. In alcune specie l'iteroparità è continua.



Cervus elaphus

Frequenza degli eventi riproduttivi



Semelpare, annue, senza sovrapposizione



Iteropare, annue, senza sovrapposizione



Iteropare, pluriennali, con sovrapposizione



Semelpare, con sovrapposizione (1 sola riproduzione ma in qualsiasi momento o, come in specie biennali, nuova generazione si sviluppa quando precedente è ancora in vita)



Iteroparità continua, riproduzioni multiple nella vita, in qualsiasi momento

Crescita popolazioni con generazioni sovrapposte

Supponiamo di avere una specie in cui le generazioni si sovrappongano, a prescindere che sia semelpara o iteropara. Supponiamo, inoltre, che le condizioni siano stabili nel tempo, in assenza di altri fattori di disturbo (es. predazione, malattie), e che immigrazione e emigrazione siano trascurabili.

Dato N_0 il numero di individui al tempo 0

Dato N_1 il numero di individui trascorso un certo intervallo di tempo

Il numero di individui della popolazione, trascorso l'intervallo di tempo considerato, sarà uguale a:

$$N_1 = N_0 R$$

R è il tasso netto fondamentale di accrescimento pro capite, e indica il contributo medio di ciascun individuo iniziale alla popolazione dopo che è trascorso l'intervallo di tempo considerato. Esso integra sia la sopravvivenza degli individui, sia la natalità, riferite all'intervallo di tempo

Esempio: $N_0 = 50$, $N_1 = 100 \rightarrow R = N_1 / N_0 = 2$

Crescita popolazioni con generazioni sovrapposte (2)

Se l'insieme delle condizioni restano costanti, i fattori di disturbo biologico assenti, e le risorse non sono limitanti, possiamo assumere che R resti costante nel tempo. Quindi per diversi intervalli di tempo successivi si avrà:

$$N_1 = N_0 R \quad N_2 = N_1 R \quad \dots \quad N_{t+1} = N_t R$$

$$N_1 = N_0 R \quad N_2 = N_0 R R \quad \dots \quad N_t = N_0 R^t$$

Esempio: Popolazione iniziale = 10, popolazione dopo un anno = 30.

Condizioni stabili, risorse non limitanti, tasso di accrescimento costante nel tempo. A quanto ammonterà la popolazione dopo 3 anni?

$$N_0 = 10, N_1 = 30 \Rightarrow R = N_1 / N_0 = 3$$

$$N_t = N_0 R^t \Rightarrow N_3 = N_0 R^3 = 10 \cdot 3^3 = 270$$

Caso tipico: specie iteropara pluriennale che si riproduce annualmente, come il cervo nobile

Crescita popolazioni senza sovrapposizione tra generazioni

Supponiamo di avere una specie in cui le generazioni non si sovrappongano, a prescindere che sia semelpara o iteropara. In questo caso, la popolazione si esaurisce nell'intervallo di tempo relativo ad una generazione, per poi ripresentarsi alla generazione successiva. L'intervallo di tempo a cui ci si riferisce quindi è la durata di una generazione (*tempo di generazione*). Caso tipico: specie semelpara annua, come a cavalletta dei prati.

Dato N_0 il numero di individui della generazione esistente, il numero di individui della generazione successiva N_1 sarà, come in precedenza:

$$N_1 = N_0 R = N_0 R_0$$

In questo caso, $R = R_0$, che rappresenta il **tasso fondamentale di riproduzione riferito al tempo di generazione**.

Cioè il contributo procapite in termini di prole prodotto nel corso di una generazione.

Tasso intrinseco di accrescimento della popolazione

Che relazione esiste tra R e R_0 ? Il primo esprime il contributo medio di ciascun individuo alla crescita della popolazione in un dato intervallo di tempo, il secondo il contributo medio di ciascun individuo alla popolazione in un intervallo di tempo pari al tempo di generazione.

Prediamo il caso di una popolazione generica.

Il suo ammontare dopo una generazione sarà:

$$N_1 = N_0 R_0$$

Se il tempo di generazione equivale a T intervalli di tempo, l'ammontare della popolazione sarà anche:

$$N_1 = N_0 R^T$$

Quindi, dall'equivalenza, si avrà: $R_0 = R^T$

$$\ln(R_0) = \ln(R^T) \Rightarrow \ln(R_0) = T \ln(R) \Rightarrow \ln(R) = \ln(R_0)/T$$

r

Tasso intrinseco di accrescimento della popolazione per individuo e per unità di tempo considerata (o potenziale biotico)
(differenza tra le nascite e le morti nell'unità di tempo)

Modello generale di crescita esponenziale

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

$$r = \ln(R) \text{ e } t = T$$

$$N_t = N_0 R^t$$

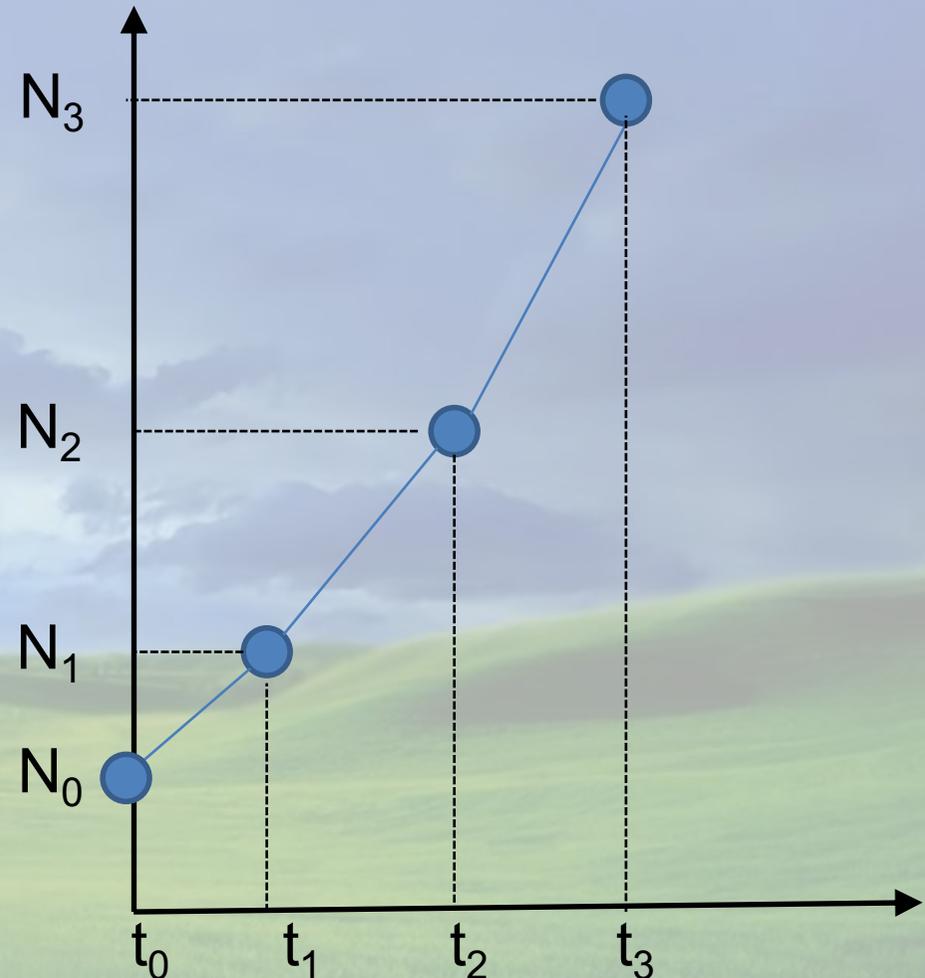
$$r = \ln(R_0)/T \text{ e } t = T$$

$$N_1 = N_0 R_0$$

$G = \text{n. generazioni in } t \text{ (} t=TG \text{)}$

$$N_t = N_0 R_0^G$$

Il modello può essere usato per descrivere la crescita della popolazione nell'intervallo di tempo che va dal tempo 0 al tempo t , in popolazioni con o senza sovrapposizione di generazioni, e intervalli di tempo discreti.



Crescita continua

Nel caso di popolazioni in cui le variazioni non sono prettamente discrete, come per le specie con iteroparità continua queste sono soggette a variazioni del numero di individui in ogni momento. Il modello di accrescimento precedente assume, quindi, una forma *differenziale*.

dN/dt È la variazione istantanea del numero di individui N nell'istante t

$dN/dt \cdot 1/N$ Sarà il tasso intrinseco di accrescimento pro capite riferito ad ogni istante di tempo t .

In sostanza, il rapporto non è altro che il tasso intrinseco di accrescimento pro capite della popolazione, r , riferito ad un intervallo di tempo istantaneo.

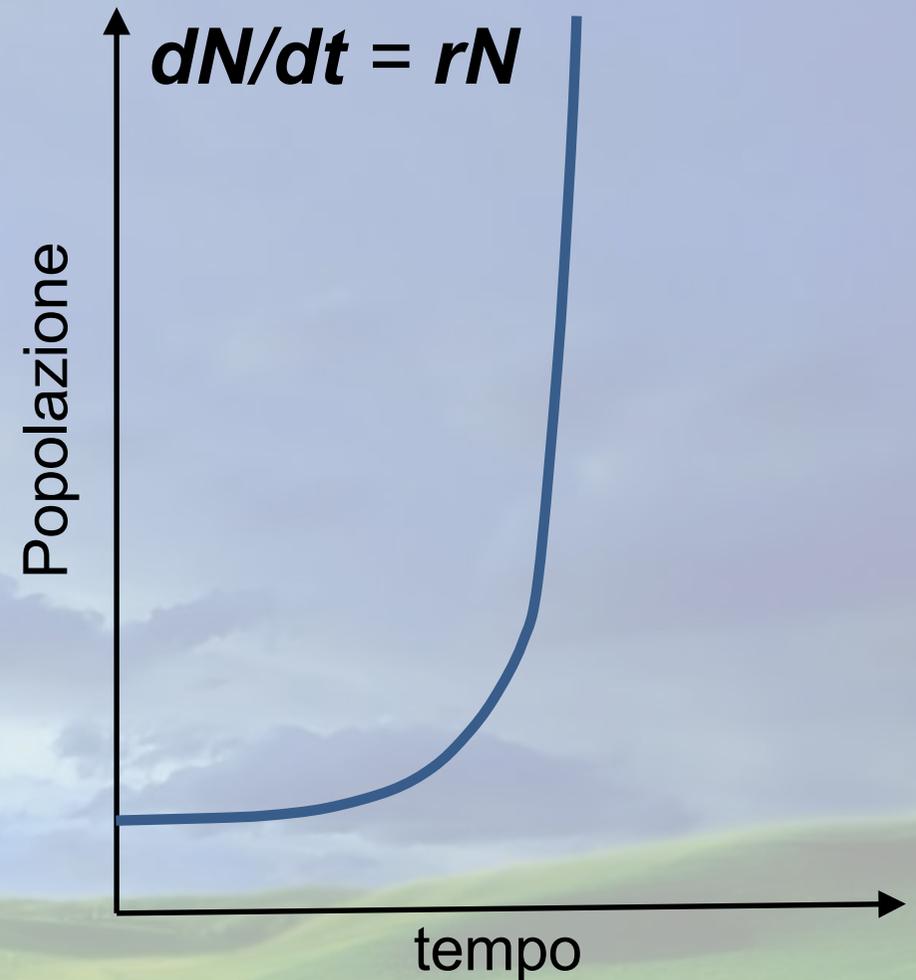
$$dN/dt \cdot 1/N = r \quad \Rightarrow \quad dN/dt = rN$$

Modello malthusiano

Il modello di crescita esponenziale è definito malthusiano, in onore dell'economista Thomas R. Malthus, che lo applicò per primo (1798) descrivendo la crescita della popolazione umana.



Il modello assume che la densità di popolazione non influenzi la disponibilità di risorse o la mortalità e natalità.



In condizioni stabili e in assenza di altri disturbi, quindi, la popolazione mostra una crescita geometrica e, teoricamente, continua, che assume la caratteristica forma a J.

Riassumendo

Popolazioni con generazioni sovrapposte (semelpare o iteropare), eventi di riproduzione discreti

$$N_t = N_0 R^t$$

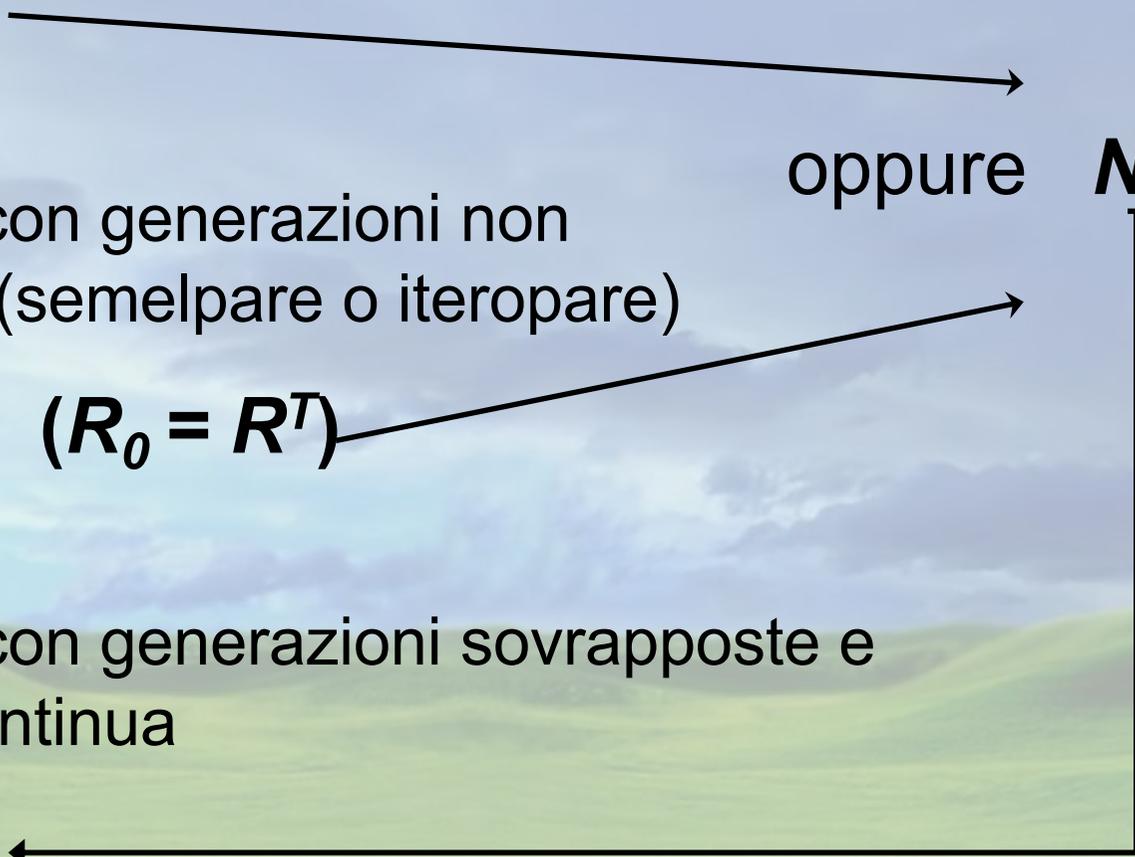
Popolazioni con generazioni non sovrapposte (semelpare o iteropare)

$$N_1 = N_0 R_0 \quad (R_0 = R^T)$$

Popolazioni con generazioni sovrapposte e iteroparità continua

$$dN/dt = rN$$

oppure $N_t = N_0 e^{rt}$



Fattori che regolano la crescita della popolazione

Nel mondo reale, le popolazioni difficilmente possono seguire una crescita geometrica. Questo a causa di fattori che influenzano negativamente la natalità, o positivamente la mortalità.

Tra questi distinguiamo fattori abiotici (riguardanti le condizioni e le risorse abiotiche) e quelli biologici.

I primi sono spesso fattori densità-indipendenti (es. clima)

I secondi sono spesso **dipendenti dalla densità** della popolazione (es. competizione intraspecifica).



Competizione intraspecifica

Ogni individuo necessita, oltre che delle condizioni idonee per sopravvivere, anche di risorse adeguate.

Queste esigenze sono molto simili tra conspecifici, portandoli a *competere* per accaparrarsi le risorse necessarie alla sopravvivenza e riproduzione.

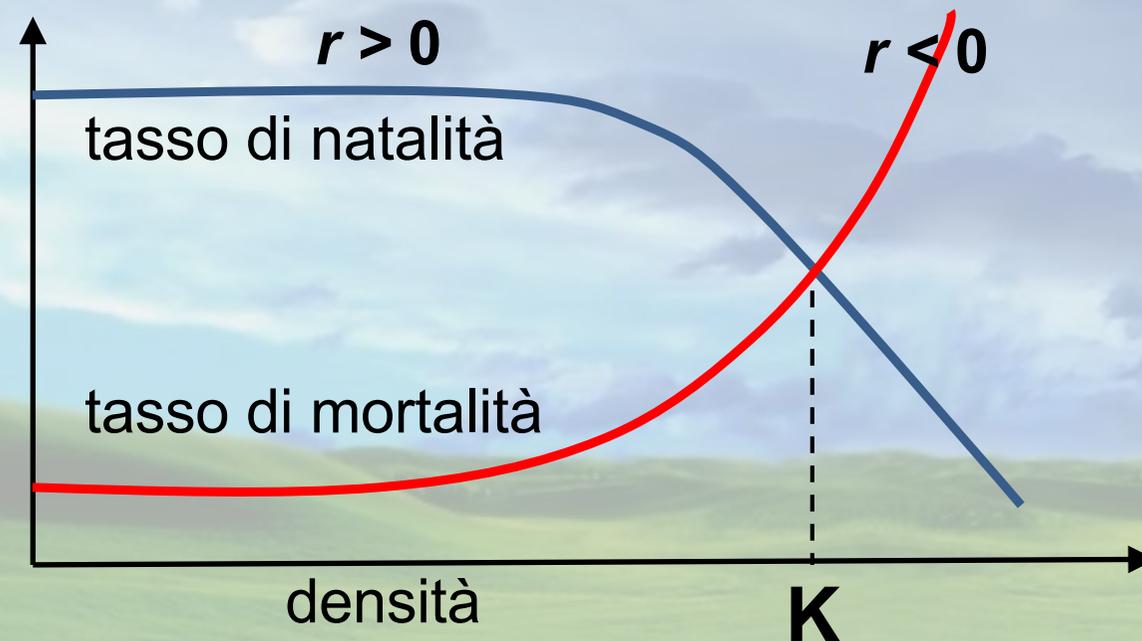
La **competizione**, quindi, è un'interazione tra individui provocata da una comune esigenza per una risorsa che si trova in quantità limitata, che come conseguenza ha la diminuzione della sopravvivenza, dello sviluppo e/o del potenziale riproduttivo degli individui coinvolti.

Quando questa interazione riguarda individui della stessa specie si parla di **competizione intraspecifica**.



Capacità portante

Il concetto di **controllo densità-dipendente** dovuto alla competizione intraspecifica si basa sul fatto che maggiore sarà la densità della popolazione, maggiore sarà la competizione, e quindi questo finirà col diminuire il tasso di natalità ed aumentare quello di mortalità della popolazione. Altri tipi di controllo densità-dipendente riguardano la competizione interspecifica (tra individui di specie diverse, che dipenderà dalla densità dei competitori) e la predazione (che dipenderà dalle densità dei predatori).



Vi sarà quindi un intervallo di densità alle quale il tasso di natalità supera quello di mortalità, portando la popolazione a crescere. Nel caso contrario la popolazione diminuirà. La densità alla quale i due tassi si equilibrano è detta **capacità portante (K)**, alla quale la popolazione si manterrà più o meno costante nel numero di individui

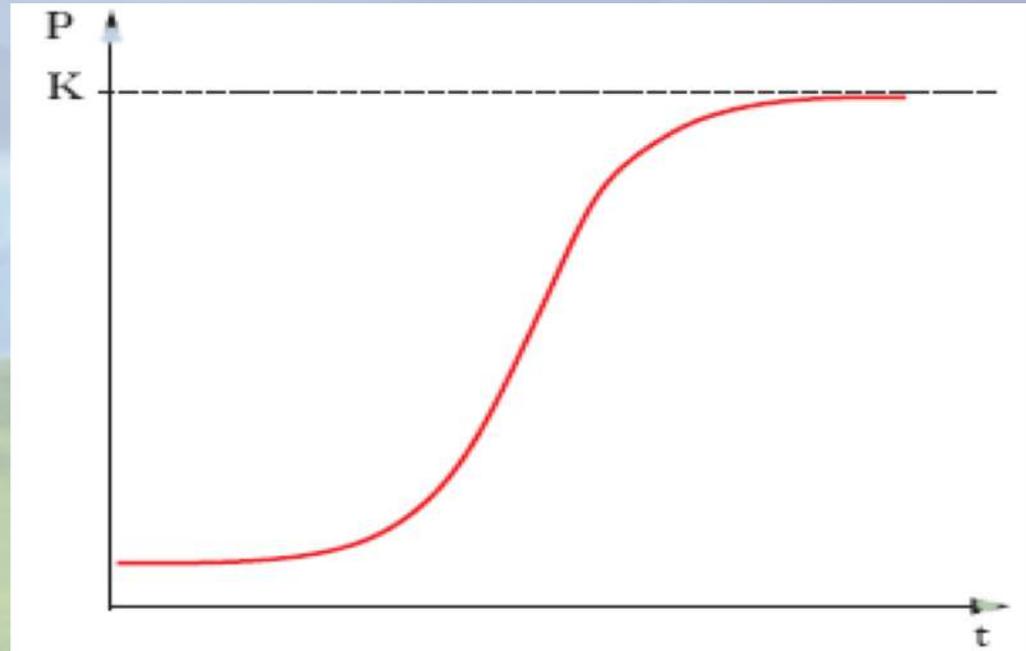
Modello di crescita logistica

In natura, le popolazioni difficilmente riescono ad esprimere il loro potenziale biotico essendo limitate dai diversi fattori ambientali sia abiotici che biologici.

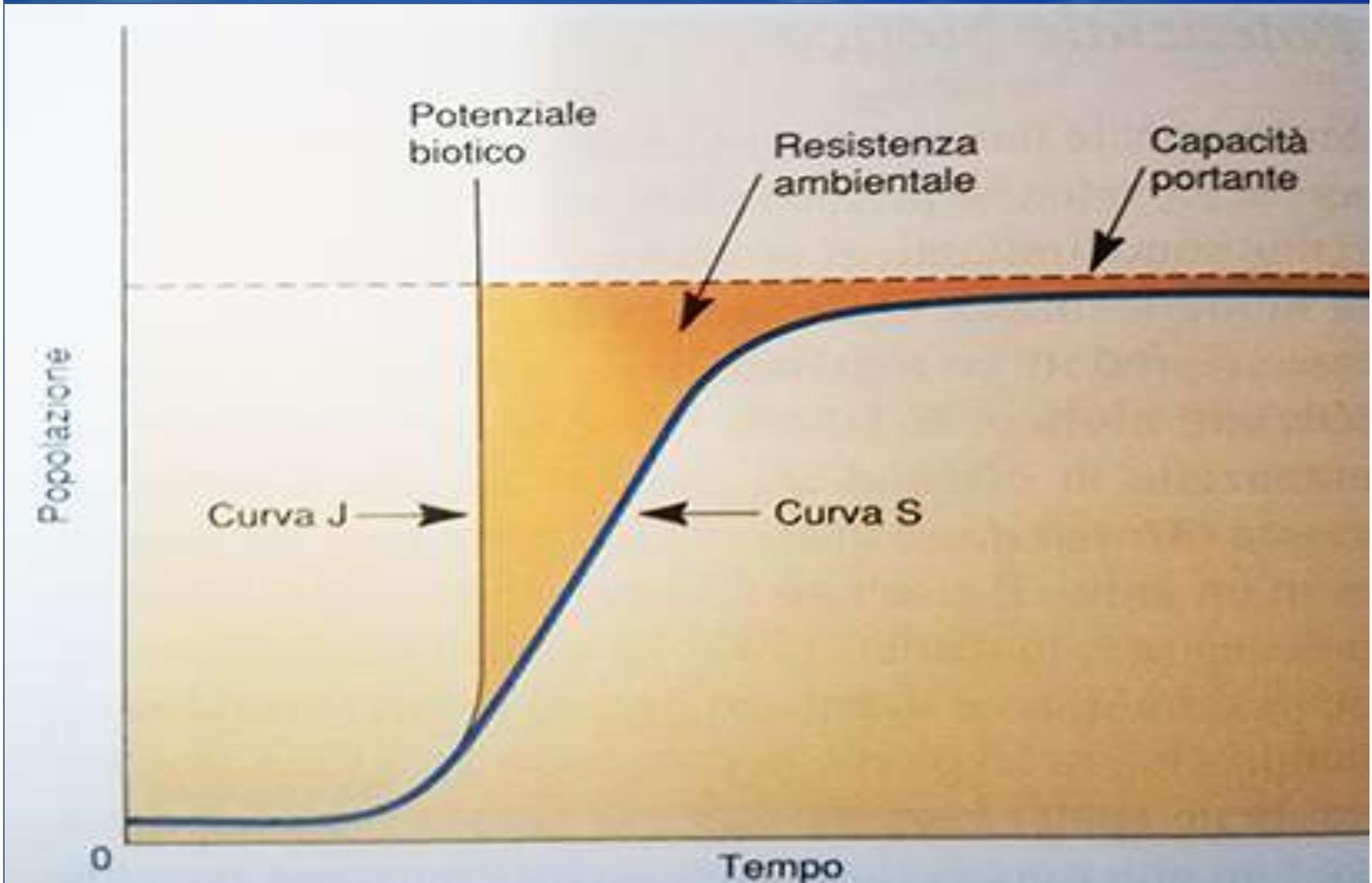
La crescita delle popolazioni naturali molto spesso non segue un andamento esponenziale, o almeno non in continuo. Il modello esponenziale può essere corretto per integrare le limitazioni alla crescita delle popolazioni.

$$dN/dt = r N \quad \Rightarrow \quad dN/dt = r N (1 - N/K)$$

Dove K è la capacità portante. L'introduzione del termine implica che, per densità di popolazione basse la crescita sarà assimilabile a quella esponenziale ($N \ll K$), mentre per $N \geq K$ la densità di popolazione diminuirà o sarà pressoché costante. L'andamento è descritto dalla **curva logistica**.



Modello di crescita logistica



Strategia r e K

Le specie che mostrano un andamento della crescita di popolazione di tipo malthusiano sono dette a strategia r . Quelle che, al contrario, mostrano un andamento logistico vengono definite a strategia K .

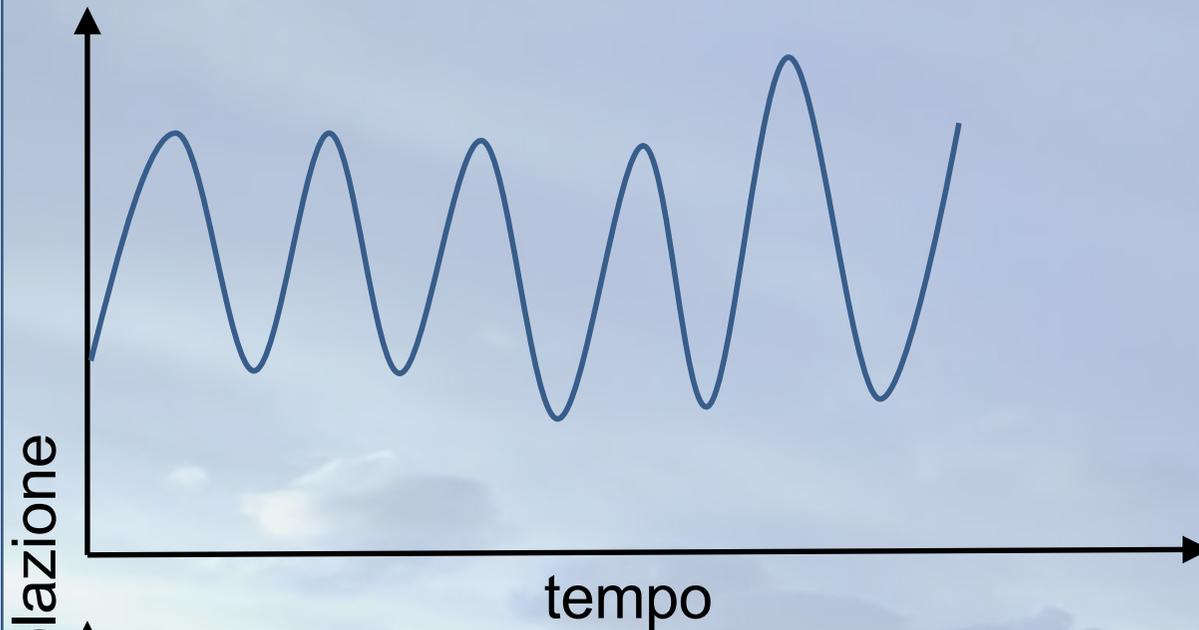
1. Vita breve
2. Crescita rapida
3. Maturità precoce
4. Molti figli di piccole dimensioni, e piccolo investimento energetico per figlio
5. Cure parentali limitate o assenti
6. Adattati ad situazioni ambientali instabili
7. Opportunisti, pionieri, effimeri
8. Generalisti
9. Livelli trofici bassi
10. Dipendenza da fattori estrinseci



1. Vita lunga
2. Crescita lenta
3. Maturità tardiva
4. Pochi figli e grande investimento energetico per figlio
5. Cure parentali intense
6. Adattati ad situazioni ambientali stabili
7. Tipici di comunità strutturate
8. Specialisti
9. Livelli trofici alti
10. Dipendenza da fattori intrinseci

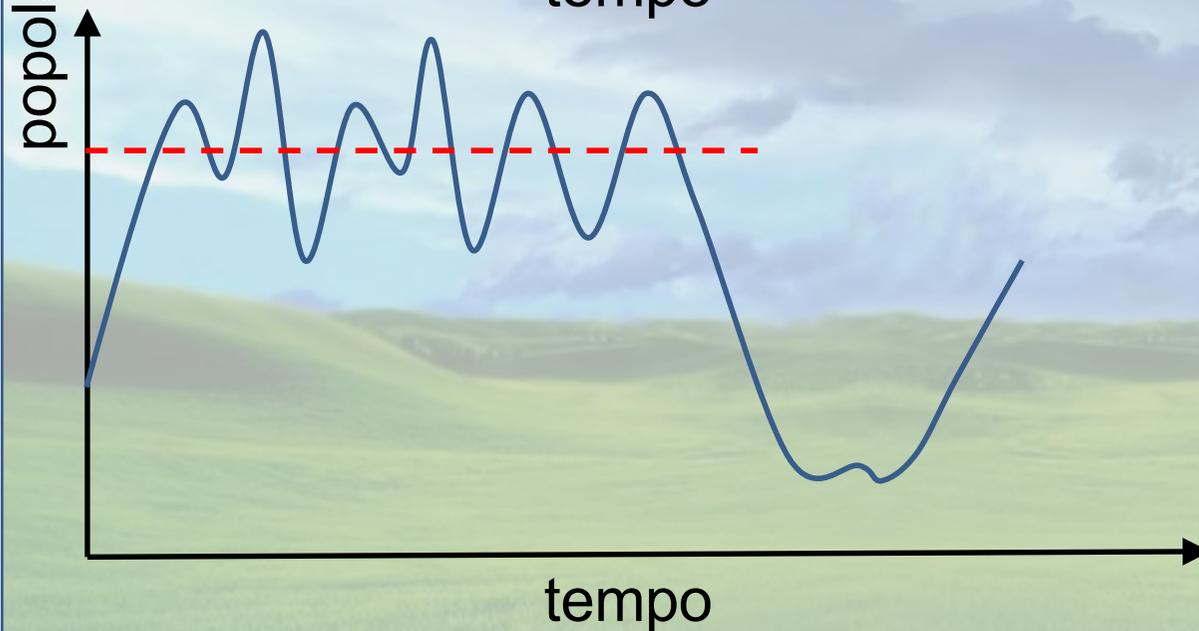


Fluttuazioni e dinamiche caotiche



Le popolazioni in natura generalmente non esibiscono andamenti che riflettono pedissequamente i modelli matematici.

Esistono andamenti **ciclici**, tipici di popolazioni *r-strategie*, andamenti con **fluttuazioni** attorno alla capacità portante, tipiche di popolazioni *k-strategie*.



Gli andamenti sono influenzati da numerosi fattori (ciclo biologico, condizioni, risorse, densità, fattori biologici) che spesso conferiscono alle popolazioni **dinamiche caotiche**.

Popolazione minima vitale

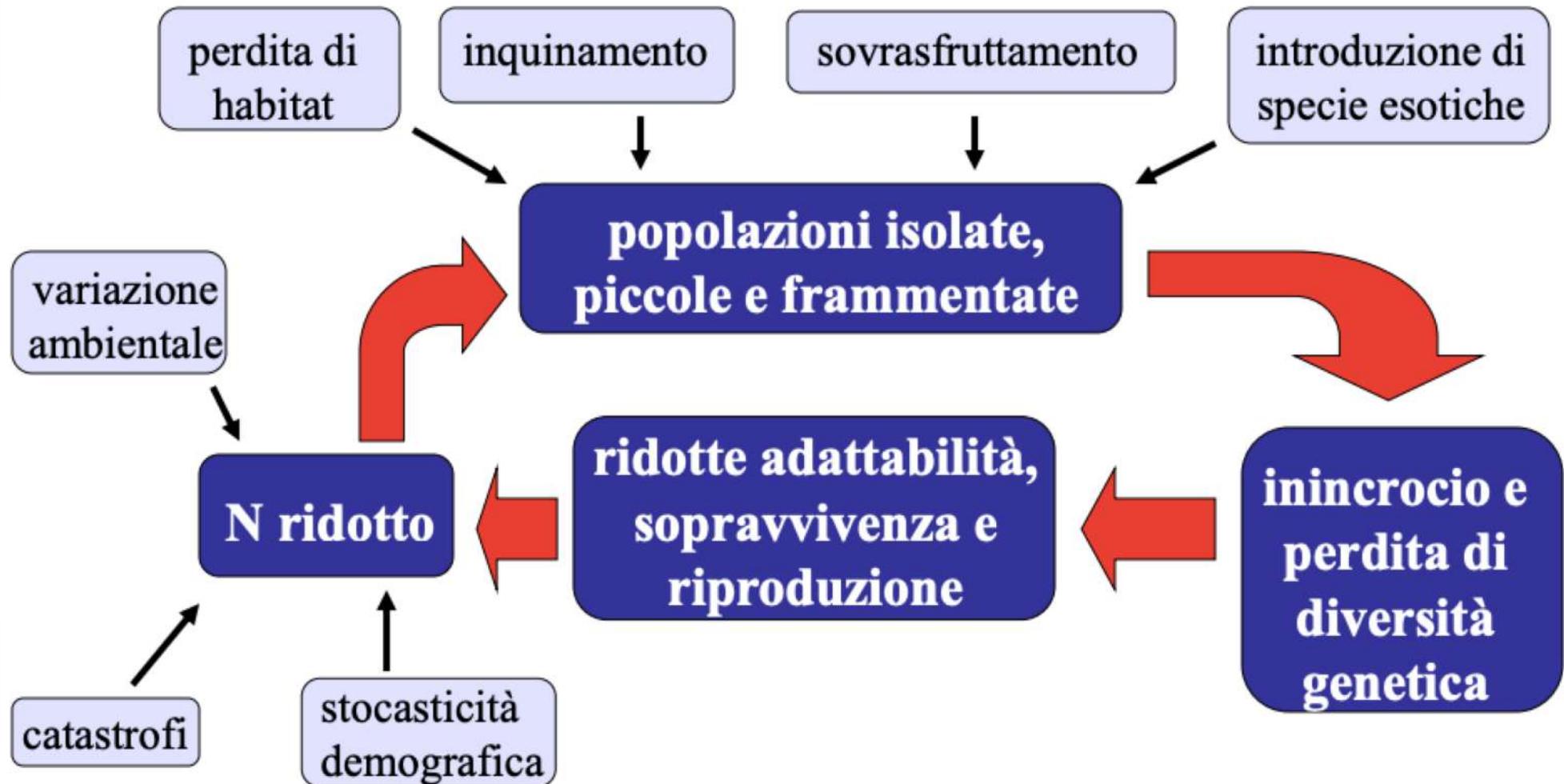
Quando il numero di individui di una popolazione diventa molto basso si innescano fenomeni che possono determinare una diminuzione della fitness che possono portare all'estinzione di quella popolazione.

Questo perché la **diversità genetica** della popolazione si riduce, e gli effetti **dell'inincrocio** aumentano. Le conseguenze sono, da un lato, la diminuzione del successo riproduttivo, e dall'altro la minore capacità di adattamento alle variazioni dell'ambiente.

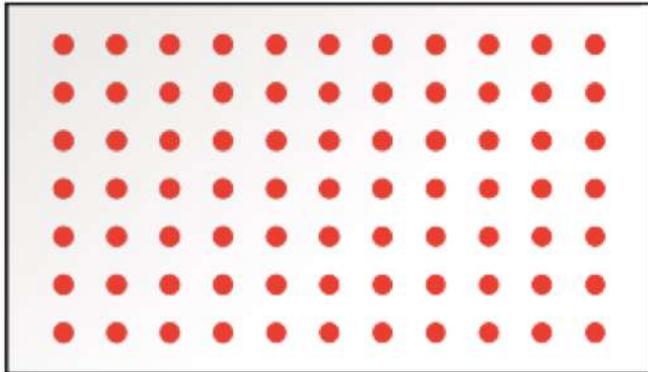


In genere, una popolazione (*reale*) sotto un numero di 500 individui difficilmente potrà sopravvivere in natura.

Vortice di estinzione

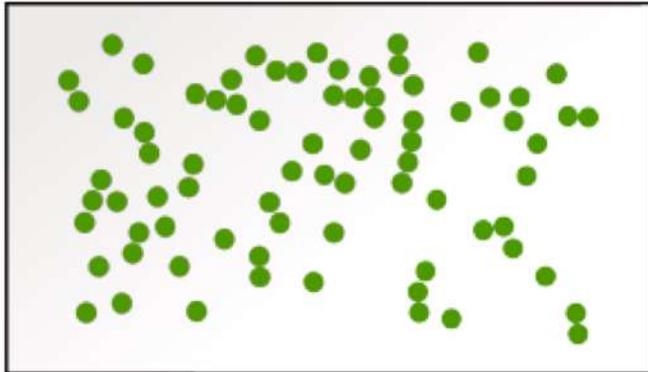


Distribuzione degli individui



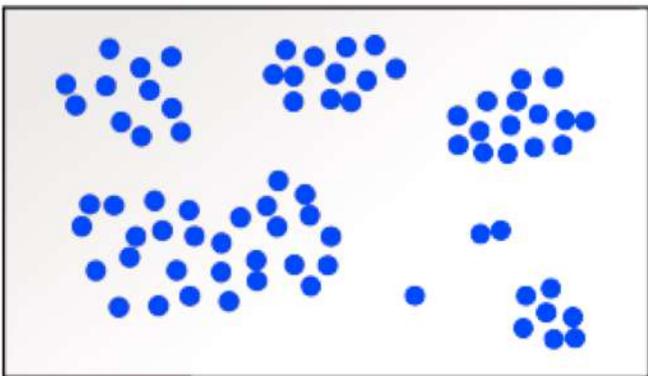
Distribuzione regolare.

Gli individui occupano uniformemente lo spazio ma tendono a mantenere una determinata distanza tra loro



Distribuzione casuale.

Gli individui hanno la stessa probabilità di occupare un punto qualsiasi dello spazio, non influenzandosi reciprocamente.



Distribuzione aggregata.

Gli individui tendono a occupare determinate regioni dello spazio (attrazione verso conspecifici o risorsa).



Aggregazioni di individui

Spesso gli individui di una popolazione si aggregano formando branchi, banchi, stormi, sciami, ecc.



I motivi sono svariati, e dipendono dalla biologia ed ecologia della specie e dalle condizioni e risorse dell'ambiente

Aggregazioni di individui

Ad esempio, l'aggregazione può essere determinata da esigenze riproduttive.

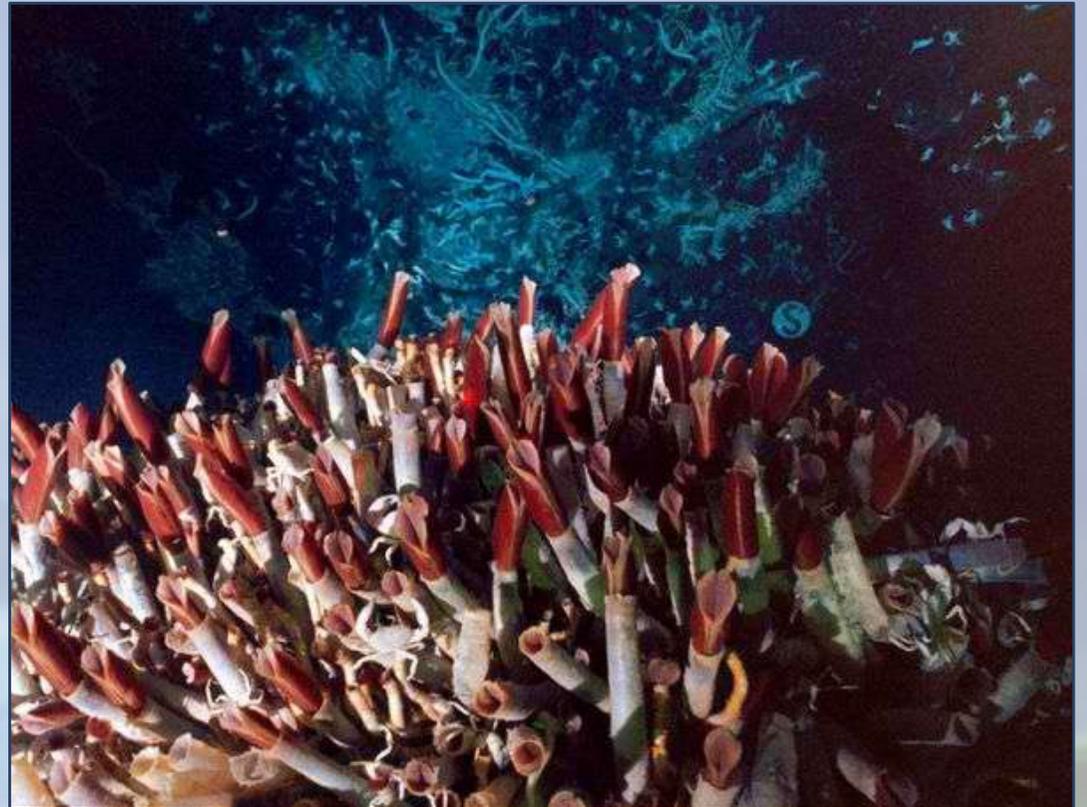


Molti anfibi trascorrono la maggior parte del tempo in modo solitario. Durante la stagione riproduttiva si aggregano in prossimità di zone umide

Aggregazioni di individui

Oppure può essere una conseguenza della distribuzione delle risorse, o utile al superamento di condizioni avverse

Riftia in corrispondenza di una sorgente idrotermale sottomarina



Isopodi terrestri (*Porcellio scaber*) all'interno di una cavità del legno

Aggregazioni di individui

L'aggregazione può migliorare l'approvvigionamento alle risorse. Ad esempio, molti animali possono riunirsi in branchi per cacciare più prede o prede di maggiori dimensioni, fuori dalla portata di singoli individui.



Suricata suricatta

L'aggregazione può essere un comportamento sviluppato per aumentare le probabilità di sopravvivenza nei confronti dei predatori.



Ovibos moschatus

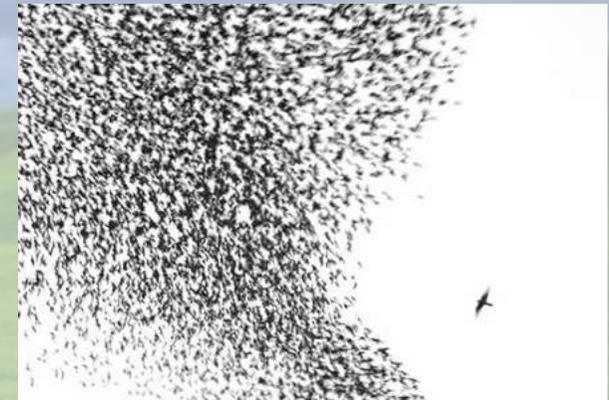
Aggregazioni di individui

L'aggregazione, tuttavia, ha dei costi (es. maggiore competizione, attrazione predatori) e viene favorita solo se il bilancio costi-benefici è favorevole.

Teoria del branco egoista



Nelle aggregazioni, non tutti gli individui sono uguali. La loro posizione nel gruppo può dipendere dalla gerarchia interna. Per cui individui deboli, neo-aggregati, malati sono posizionati ai margini del gruppo.



Migrazione diurne e marea

La **migrazione** indica uno spostamento direzionale di un grande numero di individui di una specie da un posto ad un altro.

Le migrazioni possono avvenire anche localmente, nell'arco dello stesso giorno (es. migrazioni nictemerali dello zooplancton), o in base ad altri fenomeni ambientali ciclici (es. maree).

Migrazioni verticali durante l'alta marea per nutrirsi nell'intertidale, ritorno al subtidale durante la bassa marea.



Carcinus maenas

Migrazione tra habitat

Le migrazioni possono riguardare veri e propri cambiamenti di habitat.



Migrazione a grande distanza

La sterna artica (*Sterna paradisaea*) compie la migrazione più lunga tra gli uccelli, migrando dalle aree di riproduzione nelle aree polari e subpolari settentrionali fino all'emisfero sud, nelle aree subantartiche e antartiche, dove sverna, compiendo un viaggio di circa 40000 km.



Le megattere (*Megaptera novaeangliae*) dell'Atlantico, trascorrono l'estate nutrendosi nel Nord Atlantico. In inverno migrano a sud, fino alle coste dell'Africa settentrionale, dove partoriscono e, in primavera si accoppiano. Prima dell'estate migrano nuovamente verso nord per sfruttare le risorse disponibili in grandi quantità nei mari artici.



Dispersione nello spazio

La **dispersione** indica un allontanamento nello spazio degli individui (o dei **propaguli**) da i loro genitori o dalla popolazione di origine.

Attiva: quando l'allontanamento viene effettuato con movimenti propri / **Passiva:** quando l'allontanamento è dovuto a cause indipendenti.



La spinta alla dispersione è motivata dalla ricerca di nuovi ambienti idonei, nuove risorse, o per ridurre competizione, aumenta la variabilità genetica della specie

Dispersione nello spazio

La dispersione per le specie modulari può avvenire anche per mezzo di propaguli a sessuali.

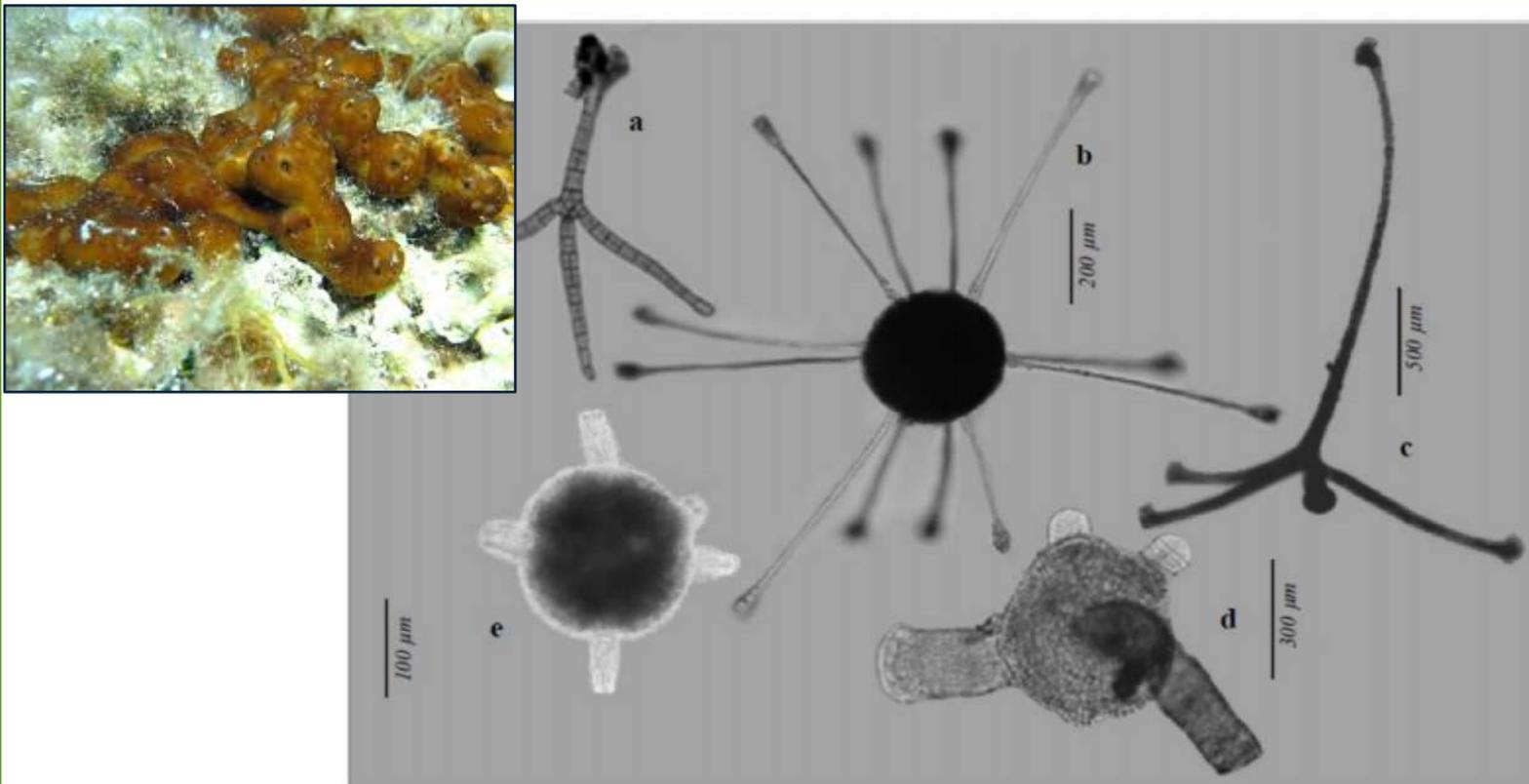


Figure 2: Asexual specialised planktonic propagules with convergent architectures: spherical with appendages: a) *Sphacelaria fusca* and *S. cirrhosa*, (Phaeophyta); b) *Alectona millari* (Porifera); c) *Halecium pusillum* (Cnidaria); d) undetermined Rhodophyta ;- flattened with appendages: e) *Jania cfr adhaerens* (Rhodophyta).

Dispersione nel tempo

Gli organismi viventi possono, in un certo senso, disperdersi nel tempo, riferendosi a vari meccanismi che consentono di sfuggire alle condizioni sfavorevoli fino al ripresentarsi di condizioni idonee. Questi meccanismi implicano varie forme di quiescenza in cui le attività vitali vengono sospese (anabiosi o vita latente).

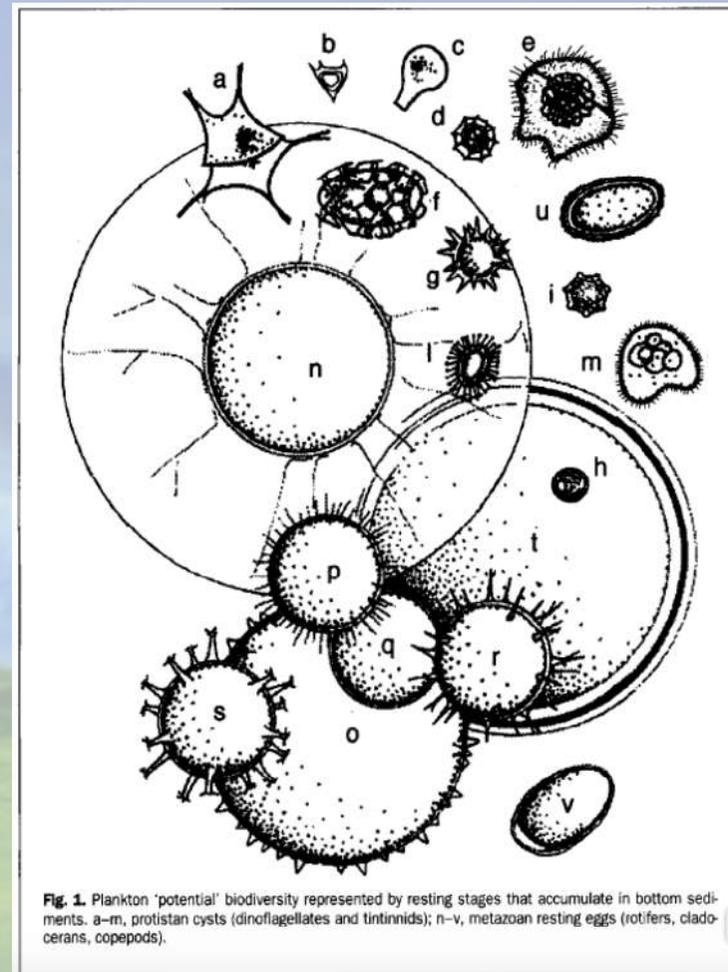
Ibernazione (o anche estivazione) e letargo sono gli esempi più intuitivi di questo fenomeno.



Dispersione nel tempo

Altri esempi sono la diapausa, in cui lo sviluppo embrionale rimane in fase di stasi fino al presentarsi delle condizioni idonee (stagione opportuna) per la crescita degli individui.

In molti animali marini o dulciacquicoli, gli organismi possono modificare la loro morfologia e fisiologia trasformandosi in stadi di resistenza che possono restare nel sedimento per lungo tempo sotto forma di cisti (cladoceri, rotiferi, copepodi, molti protisti, batteri).



Metapopolazioni

Le metapopolazioni sono gruppi di popolazioni tra le quali vi sono una o più popolazioni centrali (core populations) che sono stabili nel tempo, e popolazioni satellite che sono sottoposte a fluttuazioni nel tempo (Levins, 1969).

L'habitat può essere considerato come un insieme di chiazze, alcune delle quali più produttive, per una maggiore o più stabile quantità di risorse e condizioni idonee alla specie, altre meno produttive o più instabili. Le *patch* migliori hanno un bilancio positivo di popolazione, producendo emigranti che possono colonizzare le patch meno idonee. La popolazione in queste ultime dipende fortemente dall'immigrazione dalle patch produttive. Le prime sono dette *source* e le seconde *sink*.

