

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

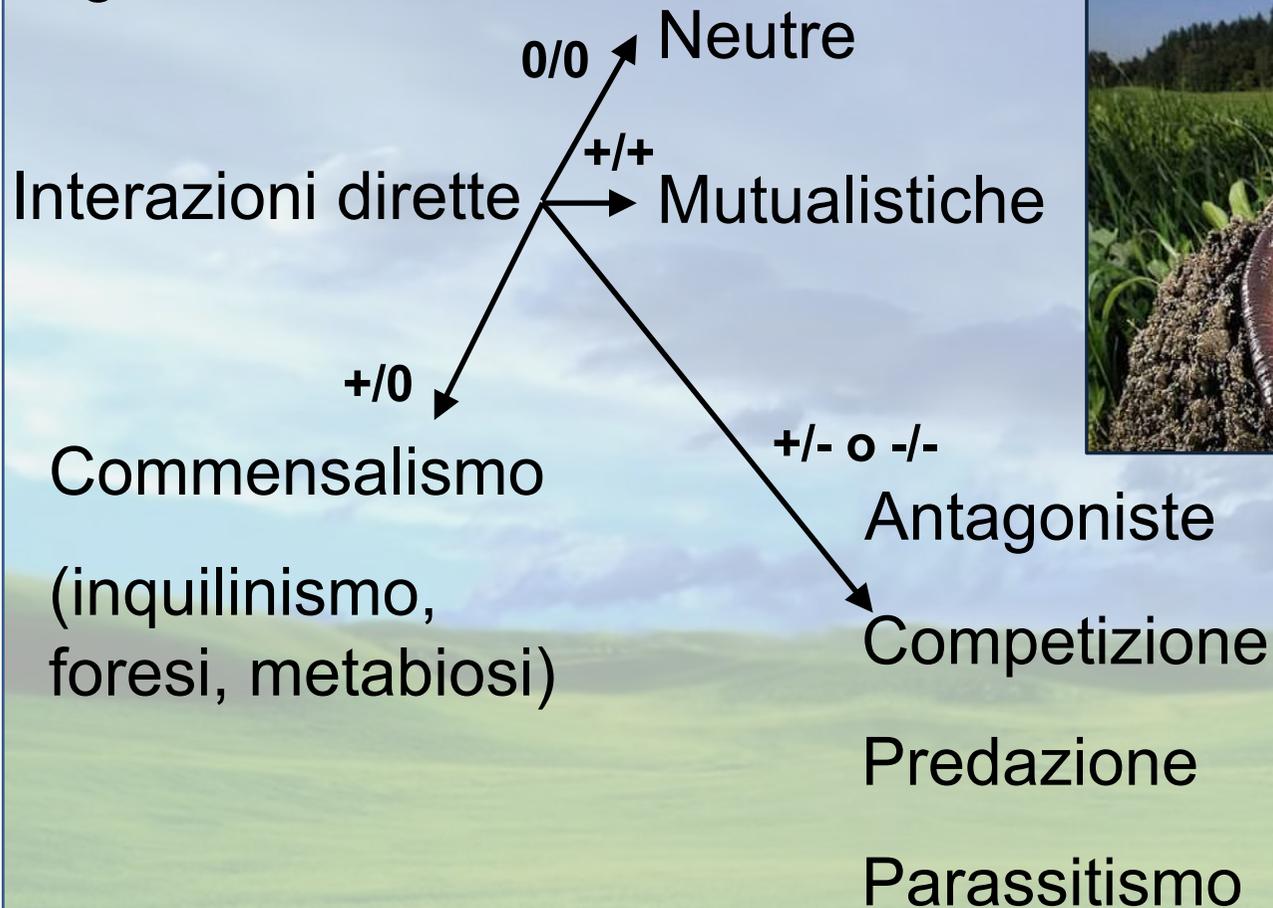
**213SM – Ecologia**  
**213SM-3 – Ecologia Generale**

# **INTERAZIONI INTERSPECIFICHE**

**Prof. Stanislao Bevilacqua ([sbevilacqua@units.it](mailto:sbevilacqua@units.it))**

# Le interazioni interspecifiche

Gli organismi possono interagire in modo diretto o indiretto. Indirettamente, dato che possono modificare le condizioni e le risorse dell'ambiente, che possono a loro volta influenzare gli altri organismi.



# Neutralismo e commensalismo



Neutralismo



Inquilinismo



Metabiosi



Foresi



520866626

# Mutualismo

Il mutualismo definisce quell'interazione tra specie in cui entrambi gli organismi coinvolti traggono beneficio.

L'interazione può essere *obbligatoria* o *facoltativa*. Nel mutualismo facoltativo, le specie possono vivere in associazione o essere indipendenti. Il mutualismo può essere obbligatorio per una specie e facoltativo per l'altra, oppure può essere obbligatorio per entrambe.



en-Photographic

armer

# Esempi

Alcuni gamberetti del genere *Alphaeus* vivono in associazione con alcune specie di pesci gobidi. Il pesce riceve un rifugio sicuro, mentre il crostaceo beneficia della sorveglianza da parte del pesce.



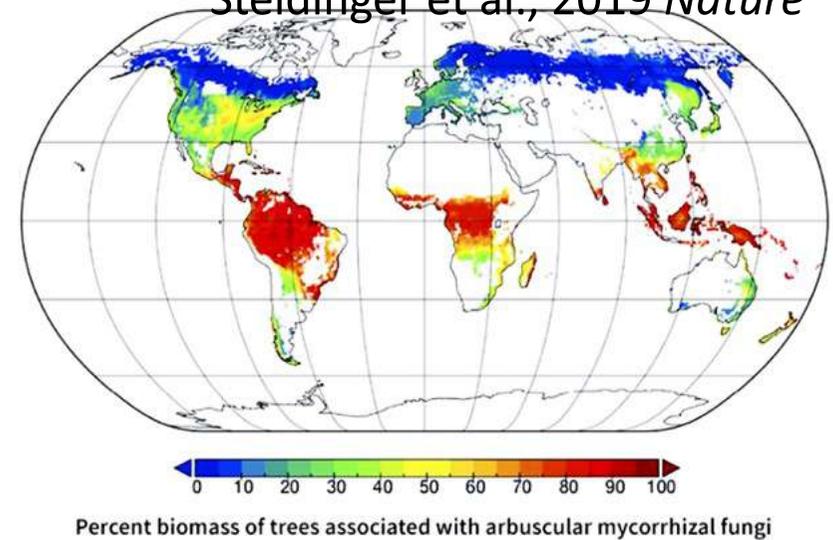
Il pesce pagliaccio (*Amphiprion*) vive in stretta associazione con le attinie, assicurandosi protezione reciproca.

# Importanza del mutualismo

Le interazioni mutualistiche sono estremamente importanti per gli ecosistemi e per la vita in generale. Molta della biomassa presente sul pianeta dipende dalla presenza di interazioni mutualistiche.



Steidinger et al., 2019 *Nature*



# La competizione interspecifica

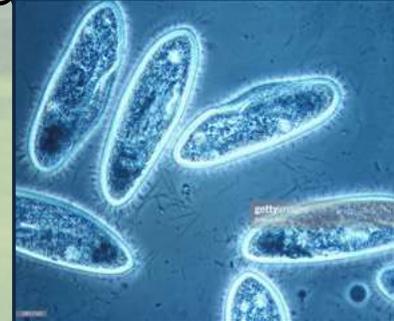
La **competizione** interspecifica è un'interazione tra individui di specie differenti che condividono l'esigenza di una stessa risorsa. La quantità di risorsa consumata da una specie viene sottratta all'altra, e viceversa, con una limitazione per entrambe e conseguente riduzione della sopravvivenza /riproduzione/ accrescimento.

Presupposti:

Condivisione dello spazio e del tempo.

Esigenze molto simili per una o più risorse

Risorse per cui competono in quantità limitata



# Esempi di competizione: erbe di campo



Due specie di *Galium* (*hercynicum* e *pumilum*) sono tipici di differenti terreni. *G. hercynicum* (giallo) privilegia terreni acidi, e *G. pumilum* (celeste) quelli calcarei.

Acido

Calcareo

Acido

Calcareo



Se presenti da sole, entrambe le specie proliferano sia su terreni acidi che su terreni calcarei. In presenza, *G. hercynicum* esclude *G. pumilum* su terreni acidi, e viceversa. In questo caso, l'esito della competizione è mediato dalle caratteristiche dell'habitat.

Tansley 1917

# Esempi di competizione: cirripedi

*Semibalanus balanoides* e *Chthamalus stellatus* vivono nell'intertidale roccioso dell'Europa nordoccidentale. La prima specie si trova ad un'altezza inferiore sulla costa, mentre la seconda una fascia superiore. I piccoli di *Chthamalus* colonizzano anche l'area propria di *Semibalanus*, ma non sopravvivono in molti casi.

Escludendo *Semibalanus*, *Chthamalus* è in grado di accrescersi e colonizzare il substrato nella fascia inferiore. *Semibalanus* frantuma, o scalza *Chthamalus* crescendo.

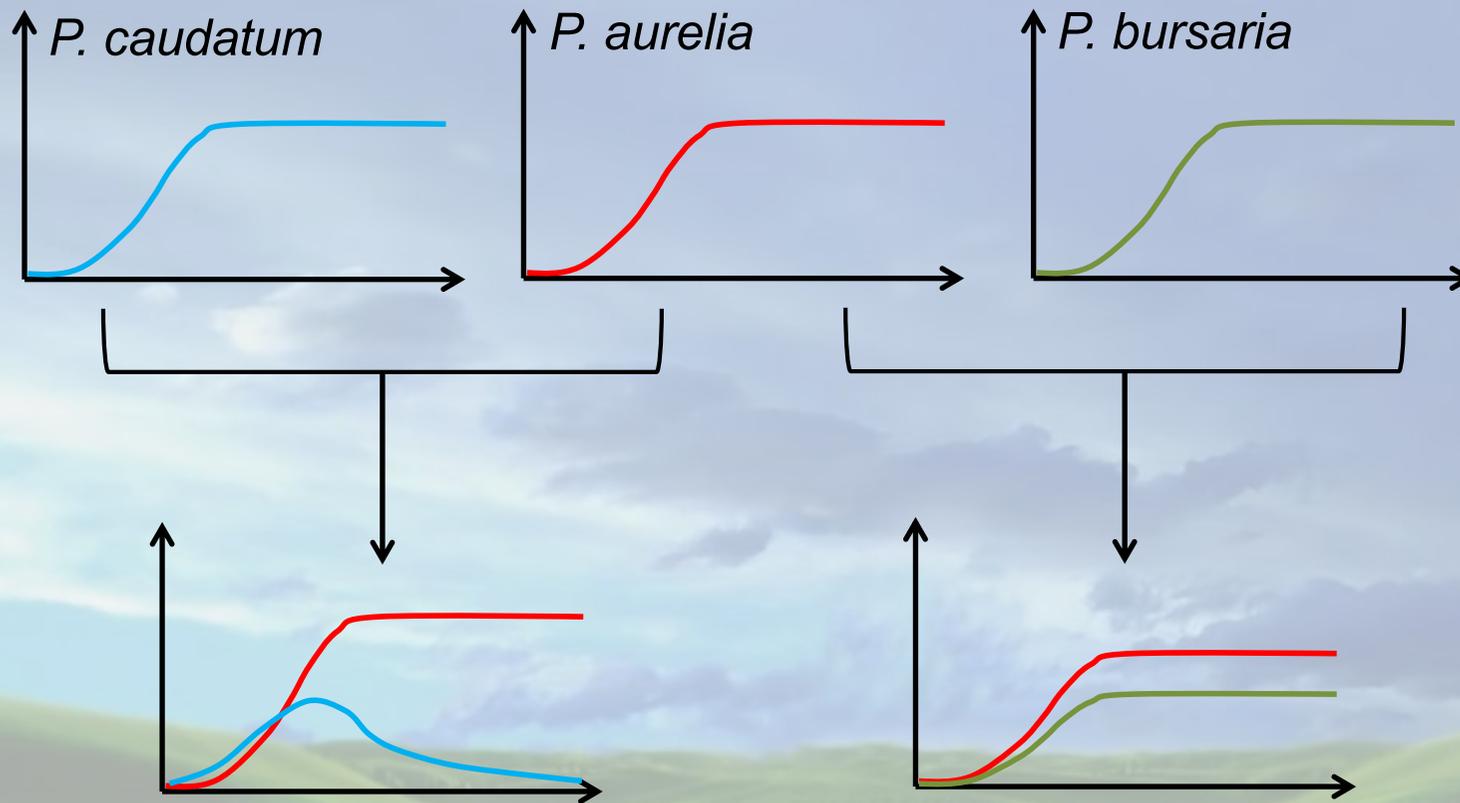
Competendo per lo spazio esclude l'altra specie, che tuttavia è in grado di sopravvivere a tempi di emersione e disseccamento maggiori, rifugiandosi nella parte più alta della costa.

Connell 1961



# Esempi di competizione: parameci

Tre specie di parameci: *Paramecium aurelia*, *P. caudatum* e *P. bursaria*, coltivati in provetta con risorse rinnovate periodicamente.



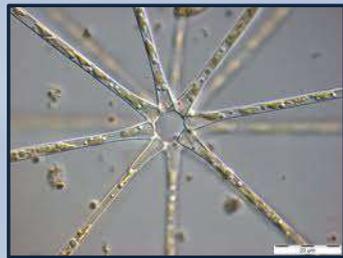
Gause 1934

*P. aurelia* esclude *P. caudatum*, che si estingue dalla coltura. *P. aurelia* e *P. bursaria* coesistono, anche se con numeri inferiori alla monocoltura. Come si spiega?

# Esempi di competizione: diatomee



*Synedra ulna*

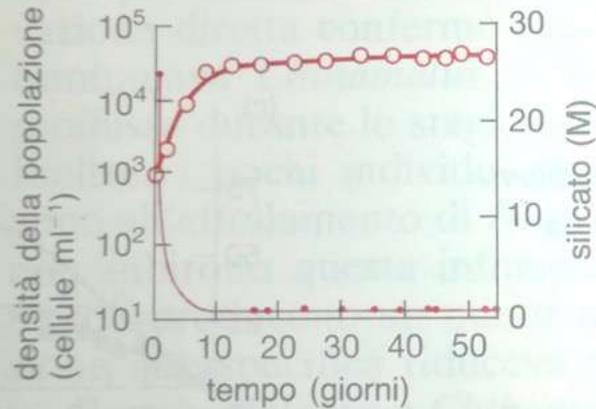


*Asterionella formosa*

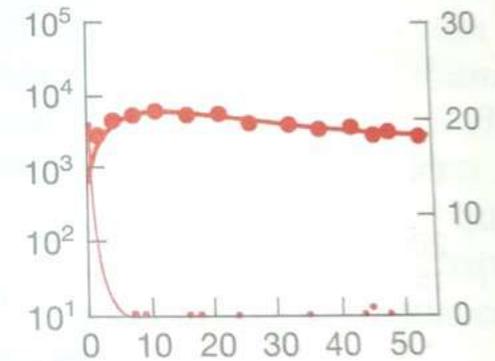
Tilman et al. 1981

Colture con risorse rinnovate periodicamente. Monocolture: la popolazione giunge all'equilibrio. Il livello residuo di silicio nel mezzo di coltura, tuttavia, è molto più basso per *S.* che per *A.* (la prima ne consuma molto di più). Quando coltivate insieme, *S.* esclude *A.*, perché riduce la disponibilità della risorsa essenziale, il silicio, al di sotto del limite necessario a *A.* per poter sopravvivere.

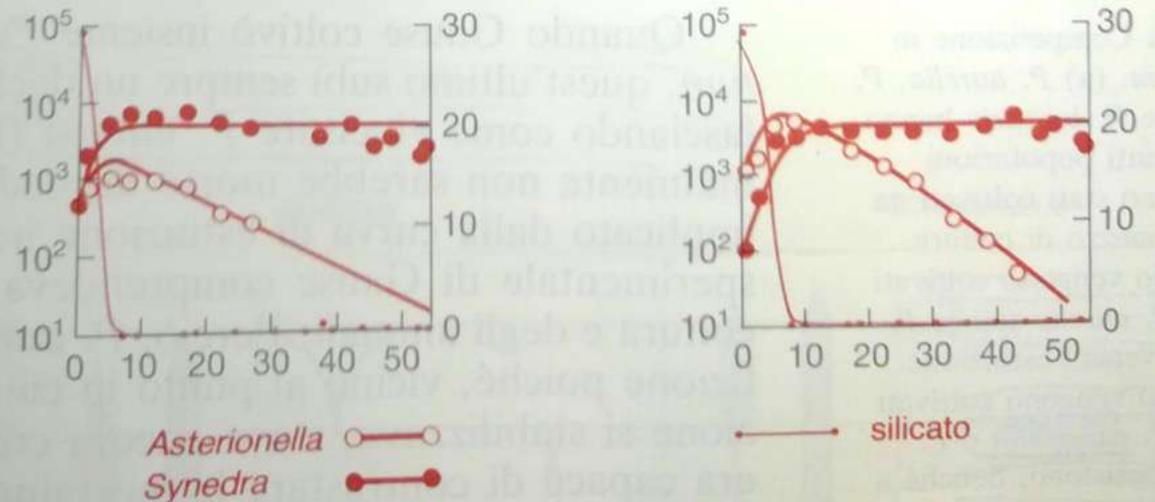
(a) *Asterionella* sola



(b) *Synedra* sola



(c) competizione interspecifica

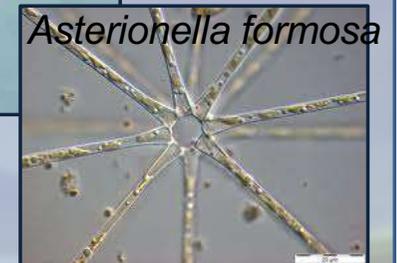


# Sfruttamento e interferenza

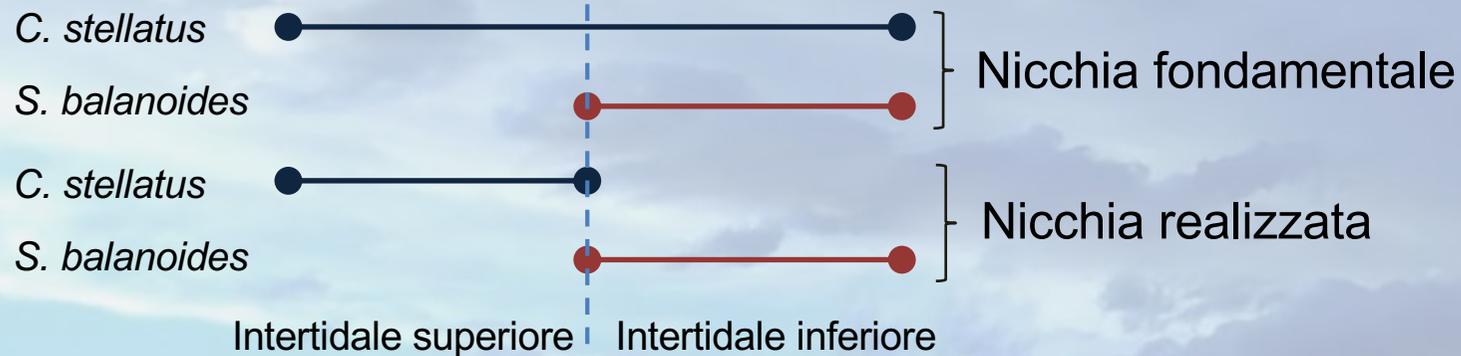
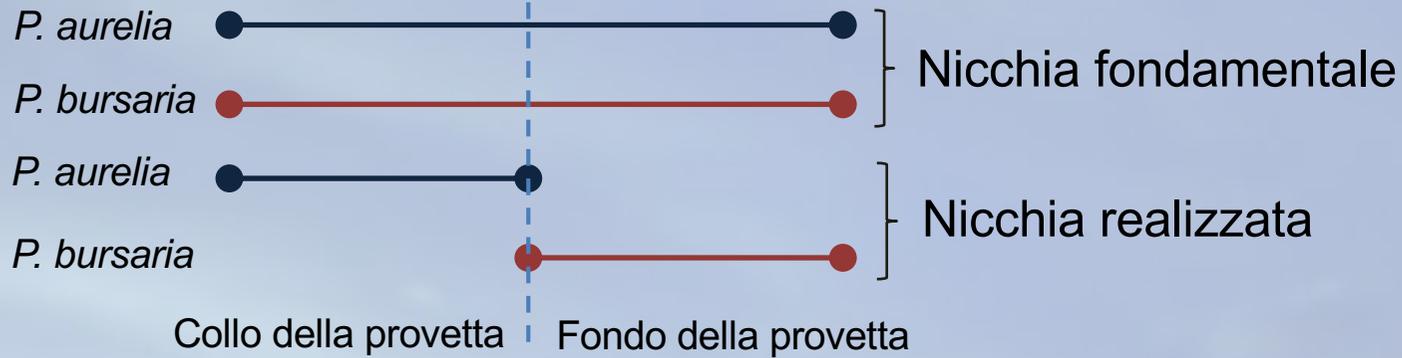
Nella competizione per **sfruttamento**, una specie consuma una risorsa limitante e, quindi, ne riduce la sua disponibilità per un'altra specie. La riduzione nella disponibilità della risorsa si traduce con una minore sopravvivenza, riproduzione o accrescimento della specie in competizione.

Nella competizione per **interferenza**, una specie interagisce in maniera diretta, fisica, pregiudicando l'approvvigionamento di una risorsa per un'altra specie.

In molti casi, l'esito della competizione è **asimmetrico**, cioè le conseguenze sono a carico di una sola specie, mentre l'altra viene scarsamente influenzata.

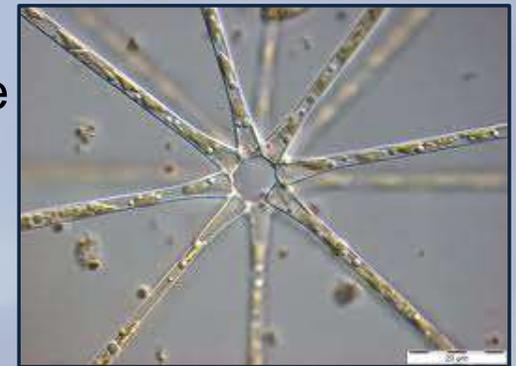
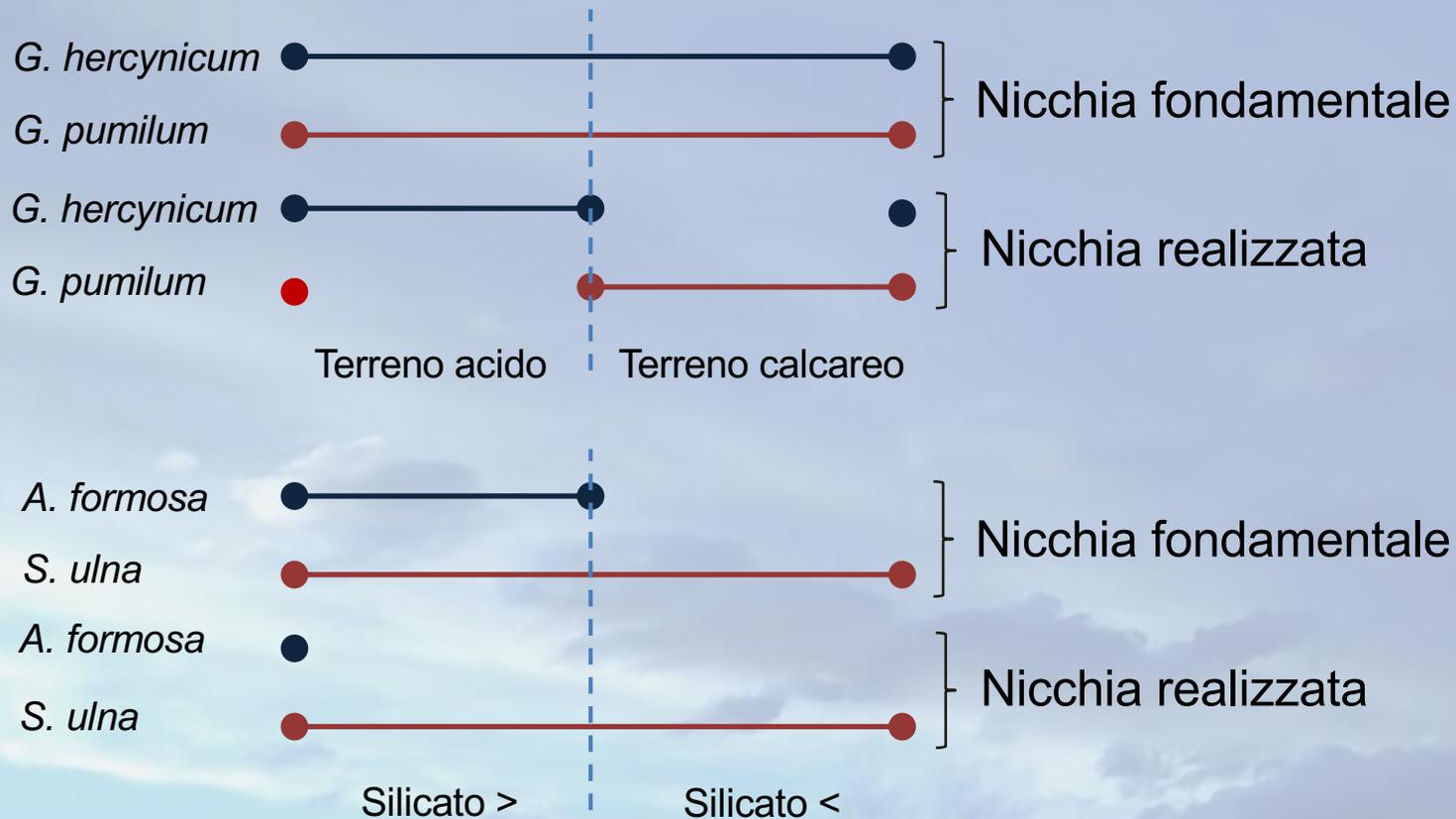


# Coesistenza



La coesistenza tra competitori può rendersi possibile attraverso il **differenziamento delle nicchie realizzate**, ossia attraverso una **ripartizione delle risorse o dell'habitat**.

# Esclusione



In condizioni stabili, la coesistenza tra competitori nell'habitat avviene attraverso un differenziamento delle nicchie realizzate. In assenza di ripartizione, o se questa è impedita dall'habitat, una specie (competitore superiore) escluderà l'altra (competitore debole). **Principio di esclusione competitiva di Gause.**

# Coesistenza mediata dall'eterogeneità

Le interazioni competitive possono avere esiti prevedibili in ambienti stabili. Tuttavia, variazioni nelle condizioni ambientali possono cambiare le regole del gioco.



Stagionalità, disturbo, prelievo, possono permettere la coesistenza di specie che altrimenti si escluderebbero competitivamente, nello spazio e nel tempo.

# Il paradosso del plancton

Un esempio emblematico è il cosiddetto *paradosso del plancton* descritto da Hutchinson (1961).

Come possono coesistere così tante specie fitoplanctoniche, in un ambiente non strutturato (come la colonna d'acqua) e che fondamentalmente necessitano delle stesse risorse?



Molte spiegazioni sono state fornite (predazione, ripartizione della risorsa luce, turbolenza), ma in definitiva, la risposta è che l'ambiente per quanto semplice, è soggetto a continue fluttuazioni. Quindi non viene mai raggiunto un equilibrio, e l'esclusione competitiva non avviene

# Il fantasma della competizione passata

Non tutte le specie simili che mostrano un differenziamento della nicchia sono necessariamente in competizione. Nicchie leggermente differenziate possono semplicemente essere il risultato di processi evolutivi indipendenti dalla competizione.

Esperimenti di esclusione e sovrapposizione possono chiarire se la competizione è reale e esistente.

In caso di competizione assente, tuttavia, non è possibile determinare se il differenziamento origina dall'evoluzione, a prescindere dalla competizione o, se invece, è il risultato di una selezione naturale che ha favorito l'evitamento della competizione.

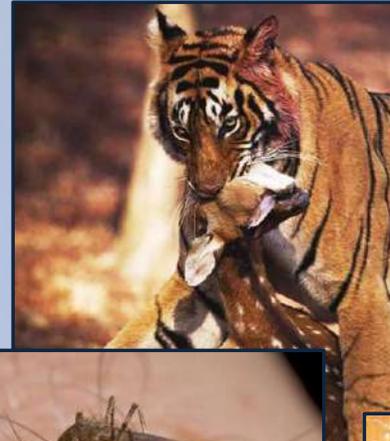
Il differenziamento, quindi, potrebbe essere il “fantasma della competizione nel passato” (Connell, 1980).

# La predazione

La predazione consiste nel consumo di un organismo vivente (preda), o di parte di esso, da parte di un altro organismo (predatore).

## Predatori veri

Uccidono molte prede nella vita, consumano spesso le prede intere



## Pascolatori

Attaccano molte prede nella vita, consumano spesso solo una porzione della preda, effetto nocivo ma non sempre letale nell'immediato



## Parassiti

Attaccano una (o pochissime) prede nella vita, consumano solo una porzione della preda, effetto nocivo ma non sempre letale nell'immediato. Spesso legame forte con preda.

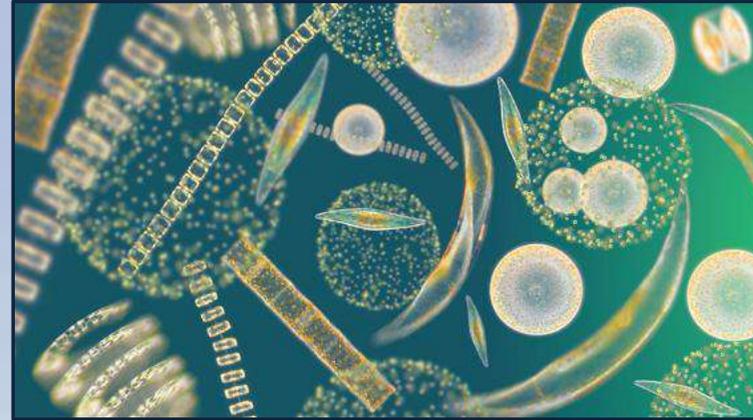


## Parassitoidi

Attaccano una preda nella vita, effetto nocivo o neutro nell'immediato, ma letale alla fine. Spesso legame forte con preda (stadi larvali).

# Erbivoria

Nel caso in cui la preda sia un produttore primario, si può parlare di erbivoria. Gli **erbivori** possono essere sia predatori veri che pascolatori.



Gli effetti dell'erbivoria sulle popolazioni predate può variare a secondo della struttura consumata, della densità degli erbivori e dello stadio del ciclo vitale su cui si concentra o avviene il consumo.



# Compensazione

Le piante sottoposte all'azione degli erbivori possono mettere in atto misure compensative per contrastare i danni subiti.

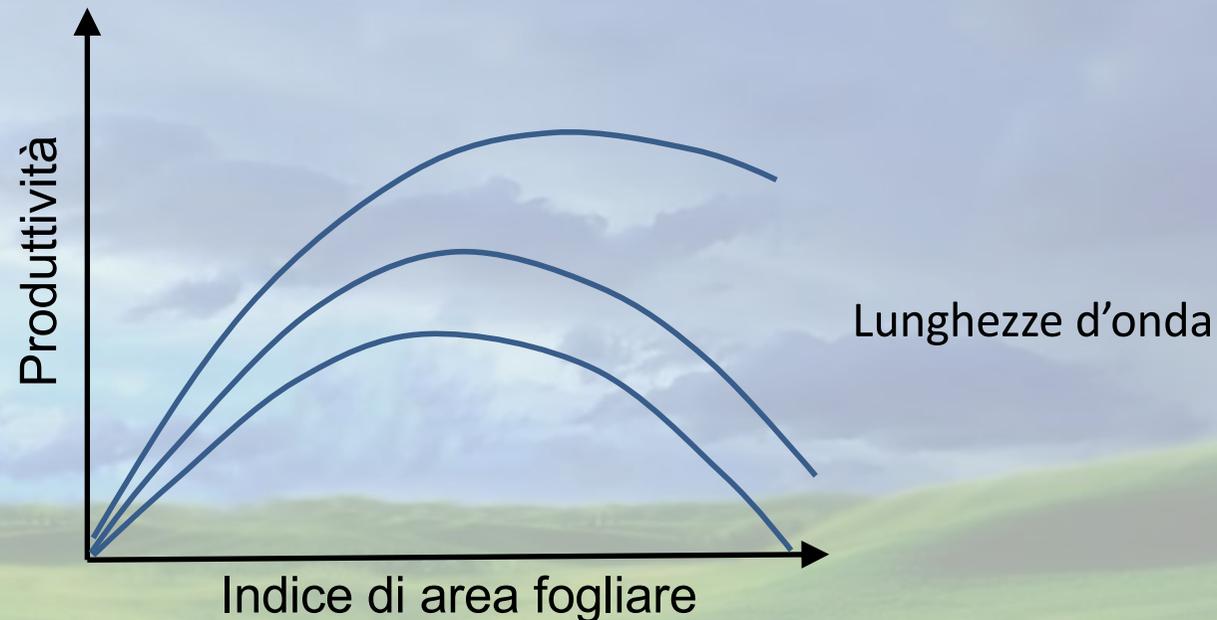
- Utilizzo di riserve di carboidrati
- Modifica nella distribuzione dei prodotti della fotosintesi
- Aumento della velocità di fotosintesi

In molti casi, nonostante queste misure compensative, o incremento delle difese, l'erbivoria ha un effetto dannoso sulle piante, aumentando il tasso di mortalità, in special modo ad alte densità di erbivori, o sugli stadi giovanili.



# Predazione ed effetti

L'effetto della predazione su una determinata popolazione può essere anche positivo. L'effetto dell'erbivoria su una popolazione di piante può stimolare il reclutamento di nuovi individui, o aumentare la produttività degli individui presenti, se interviene in determinate circostanze.



Ad esempio riducendo il l'auto-ombreggiamento, e la competizione intraspecifica

# Predazione ed effetti

L'effetto della predazione su una determinata popolazione è generalmente negativo. Tuttavia l'esito scontato non è, dato che gli effetti della predazione su una popolazione possono essere notevolmente attenuati e dipendere dal tasso di predazione

- (1) Gli individui eliminati spesso non sono un campione casuale della popolazione di prede.
- (2) La risposta dei sopravvissuti può controbilanciare le perdite subite.

La predazione può contribuire a diminuire la competizione sia intraspecifica sia interspecifica, stimolando la crescita della popolazione che può recuperare velocemente, favorire il ricambio di individui, mantenendo la popolazione sana. La predazione ha un ruolo fondamentale nell'ecosistema.



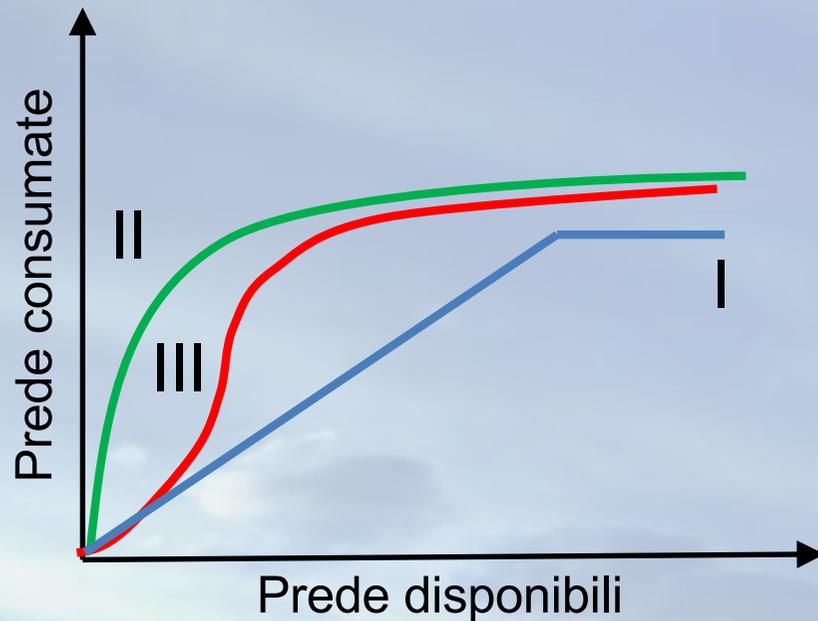
# Predazione ed effetti

In generale, **crescendo** la disponibilità di **prede**, **crescono** le popolazioni di **predatori**, in seguito all'aumento del tasso di accrescimento/sviluppo e natalità e diminuzione della mortalità.

Questo avviene se le risorse a cui il predatore riesce ad attingere superano il **quantitativo minimo** necessario a soddisfare le esigenze di mantenimento.

L'effetto dei predatori sulle prede, ad ogni modo, ha un limite dipendente dal numero dei predatori. Inoltre, vi è un limite alla quantità di cibo che può essere manipolato (inseguito, catturato, mangiato, digerito), e un limite alla crescita delle popolazioni di predatori, indipendentemente dalla disponibilità di prede (es. tempi di generazione).

# Risposte funzionali dei predatori



**Risposta di tipo III:** come due, ma a bassi numeri di prede l'efficienza di ricerca è scarsa, e aumenta al crescere del numero di prede. Il predatore modifica i tempi di ricerca in base alla densità delle prede

L'effetto del numero di prede sul consumo da parte dei loro predatori:

**Risposta di tipo I:** aumento lineare del tasso di consumo (manipolazione breve o nulla). Limite nel numero di prede (plateau) che possono essere ingerite nell'unità di tempo (es. filtratori)

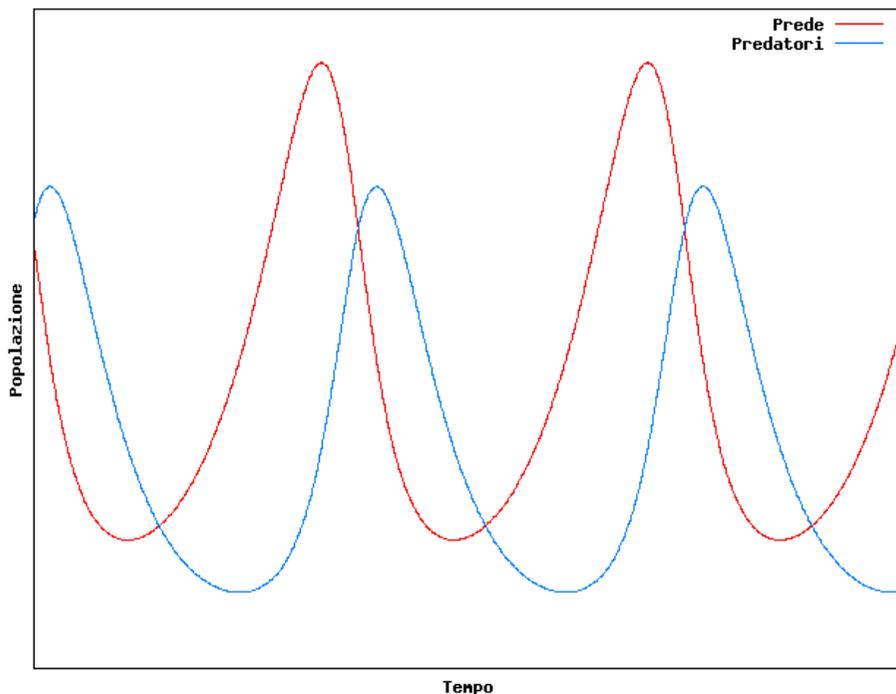
**Risposta di tipo II:** aumento del tasso di consumo con successivo rallentamento fino a plateau. Tempo di ricerca decresce, ma tempo di manipolazione richiesto è fisso e limita il numero di prede che possono essere consumate nel tempo

# Modello di Lotka-Volterra

Il modello fu proposto indipendentemente da A. Lotka e Vito Volterra nel 1925 e '26 rispettivamente. Il modello assume un'interazione tra una coppia di specie (la preda e il predatore).

$$\begin{cases} dp/dt = (A - Bq)p \\ dq/dt = (Cp - D)q \end{cases}$$

In pratica è un sistema di equazioni differenziali che descrivono l'andamento associato delle popolazioni della preda ( $p$ ) e del predatore ( $q$ ).  $A$  è la crescita della popolazione di prede,  $B$  il tasso di predazione,  $C$  il tasso di interazioni preda-predatore,  $D$  la mortalità dei predatori.  $B/C$  è l'**efficienza di predazione**, cioè gli incontri a buon fine (per il predatore) tra prede e predatori



L'equilibrio si raggiunge o quando le popolazioni sono entrambe nulle oppure quando, per ogni istante di tempo, il predatore uccide esattamente il numero di individui che si aggiungono alla popolazione di prede, e questo quantitativo è esattamente uguale a quello necessario per mantenere stabile la popolazione dei predatori.

L'andamento tipico è un susseguirsi di incrementi e decrescite più o meno accoppiati delle rispettive popolazioni

# Tipologie di consumatori

I predatori possono distinguersi in carnivori, erbivori e onnivori.



In base alla loro selettività nella dieta, possono essere divisi in specialisti e generalisti.



Entrambe le strategie possono essere vantaggiose. Stretta dipendenza dal rapporto preda-predatore. Popolazioni stabili e abbondanti di prede può favorire l'evoluzione della specializzazione. Polifagia invece riduce tempi di ricerca, maggiori risorse da cui attingere.

# Sintesi

Parassiti

Predatori veri

Erbivori

Specialisti

Parassitoidi

Pascolatori

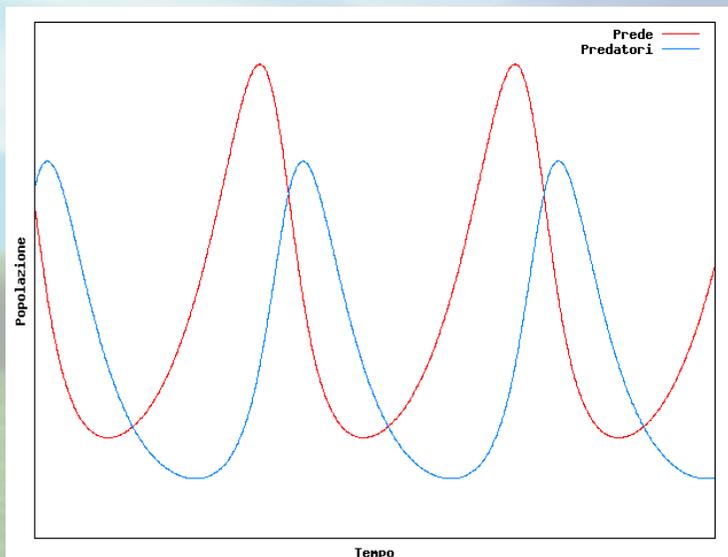
Carnivori

Generalisti

Onnivori

modello L-V

$$\begin{cases} dp/dt = (A - Bq)p \\ dq/dt = (Cp - D)q \end{cases}$$



Effetto della predazione sulle popolazioni di prede in genere negativo. Dipendente dal numero di predatori, dalla loro efficienza (ma anche dal target della predazione, cioè intero individuo o parte di esso). Limiti intrinseci al tasso di predazione legati alla manipolazione e tempi di generazione.

Attutito da compensazione. Inoltre, entro certi limiti, può avere risvolti positivi (riduzione comp. intra- e intersp., eliminazione individui deboli, controllo delle densità specie competitivamente dominanti).

# Cenni sul foraggiamento ottimale

MacArthur e Pianka 1966

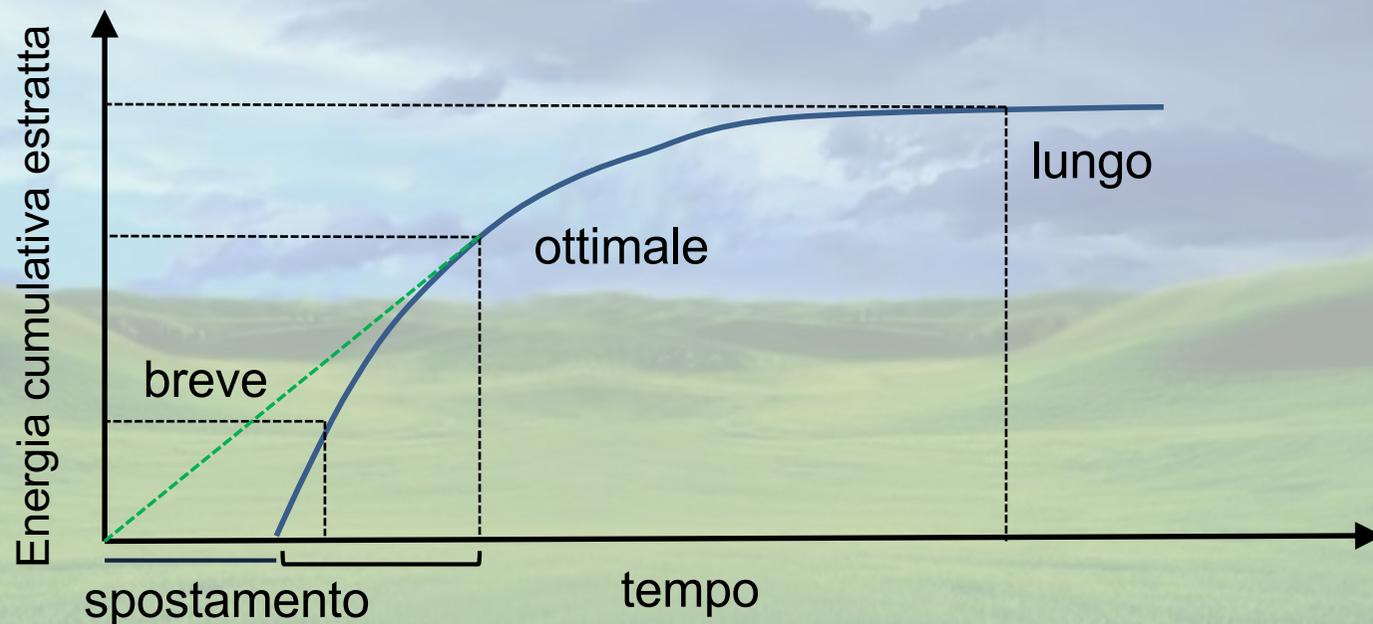
$$E_i / t_{m,i} \geq \bar{E} / (\bar{t}_r + \bar{t}_m)$$

Quando un predatore incontra una preda, la scelta di includerla nella sua dieta dipenderà dal fatto che l'energia che ne ricava in rapporto al tempo di manipolazione è maggiore uguale della media delle prede di cui si nutre generalmente.

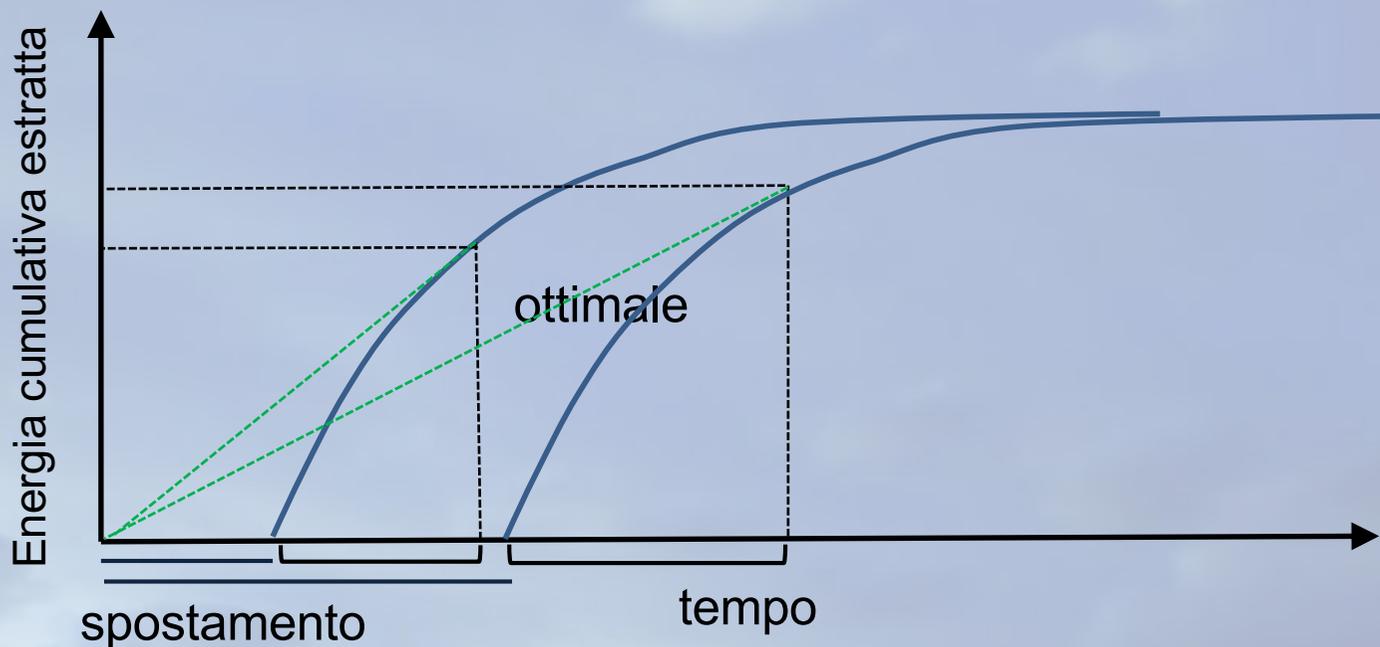
- (1) Predatori con tempi di manipolazione brevi tendono ad essere generalisti
- (2) Predatori con tempi di manipolazione lunghi tendono ad essere specialisti
- (3) In ambienti poco produttivi (scarsità di prede) i predatori dovrebbero avere diete più ampie rispetto ad ambienti produttivi
- (4) I predatori dovrebbero specializzarsi quando le prede energeticamente convenienti sono comuni o le differenze nella qualità delle prede sono molto grandi. Per contro, dovrebbe essere generalisti quando le prede proficue sono rare o non ci sono grosse differenze nell'apporto energetico

# Teorema del valore marginale

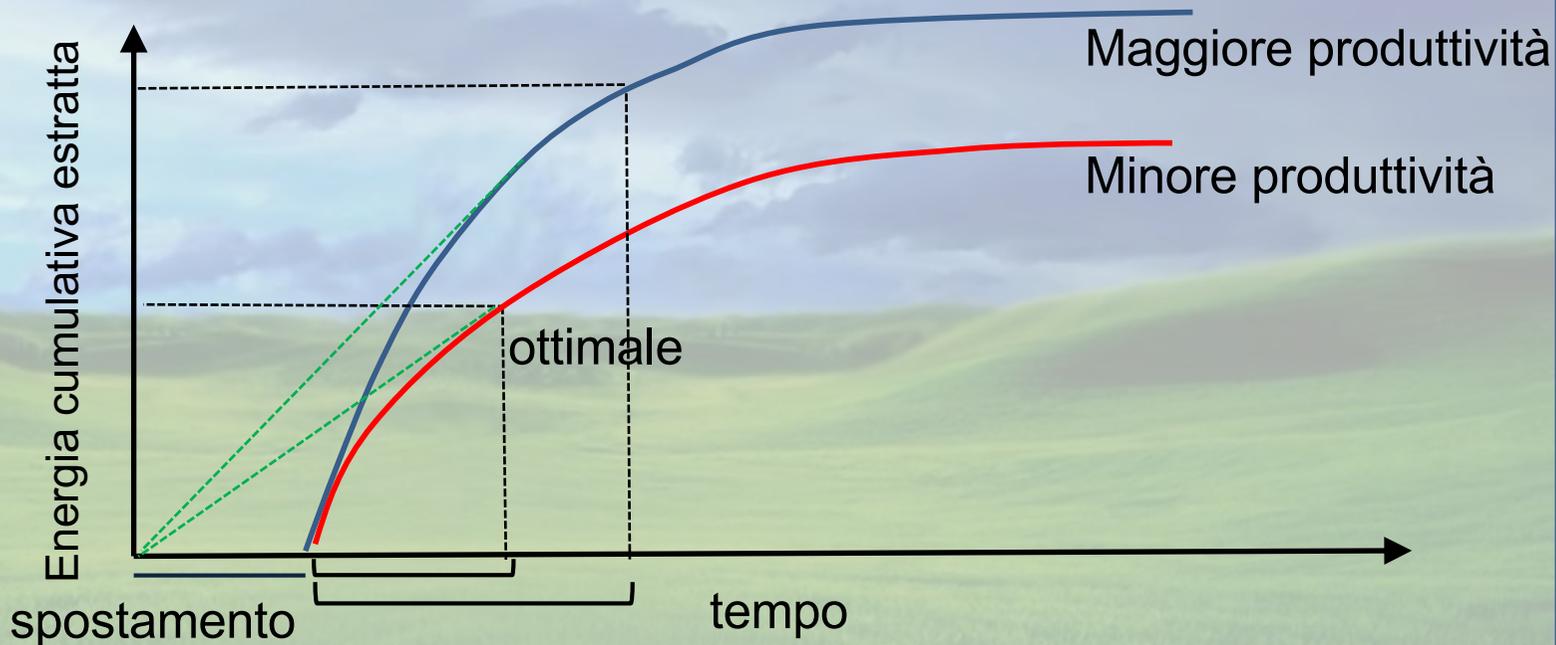
La permanenza nelle aree in cui sono presenti le prede dipende dalla **concentrazione** iniziale delle **prede**, dalla **densità** dei **predatori** e dal loro tasso di **predazione**. Essa dipende inoltre dal **tempo** impiegato dal predatore a raggiungere una successiva area da sfruttare. Quando l'area sfruttata viene depauperata (il rapporto tra energia estratta e tempo di permanenza diminuisce) non è conveniente restare ulteriormente.



Se il tempo di spostamento tra patch è grande, il tempo di permanenza aumenta



Se la produttività è minore il tempo di permanenza diminuisce



# Risposta aggregativa dei predatori

La risposta aggregativa è quel comportamento per cui i predatori si concentrano nelle aree (o nelle patch) a più alta densità di prede.



Le prede presenti in aree con densità basse avranno minore probabilità di subire l'attacco di un predatore. Questi costituiscono i cosiddetti *rifugi parziali* in cui le prede possono sfuggire a tassi di predazione elevati. Questi permettono una certa stabilizzazione delle dinamiche preda-predatore in quanto impediscono alle prede di estinguersi, e ai predatori di consumare tutte le prede.

**WILD**



# Meccanismi di difesa

Le interazioni preda-predatore forniscono la spinta evolutiva per affinare le tecniche di difesa e di attacco.



Aposematismo



# Meccanismi di difesa

Con il mimetismo gli animali simulano le sembianze di un altro animale velenoso, tossico o non appetibile (m. batesiano).

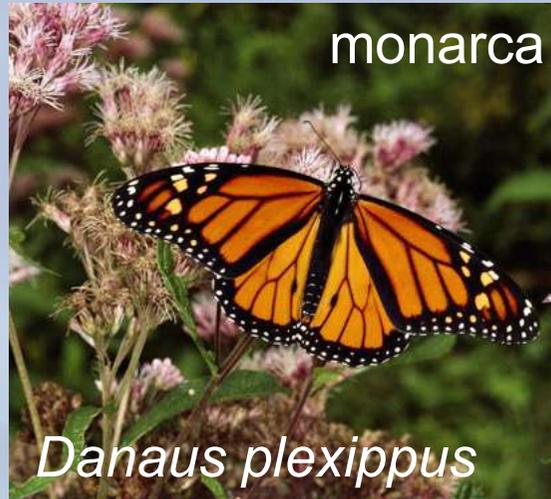
viceré

*Limenitis archippus*



monarca

*Danaus plexippus*



Serpente corallo

*Micrurus fulvius*



Falso corallo

*Lampropeltis triangulum*



*Synanceia horrida*

Nel criptismo, invece, un organismo si confonde con l'ambiente circostante per sfuggire a i predatori (o per rendersi invisibile alle prede)

# Corsa agli armamenti

Il rapporto preda-predatore presuppone una continua pressione selettiva che da una parte spinge le prede a sviluppare stratagemmi per sfuggire alla predazione, dall'altra spinge i predatori ad affinare le tecniche e gli adattamenti per superare le difese messe in campo della prede, in quella che viene chiamata la *corsa agli armamenti*. In alcuni casi, il rapporto è così stretto che le specie in pratica coevolvono (es. parassiti e parassitoidi).

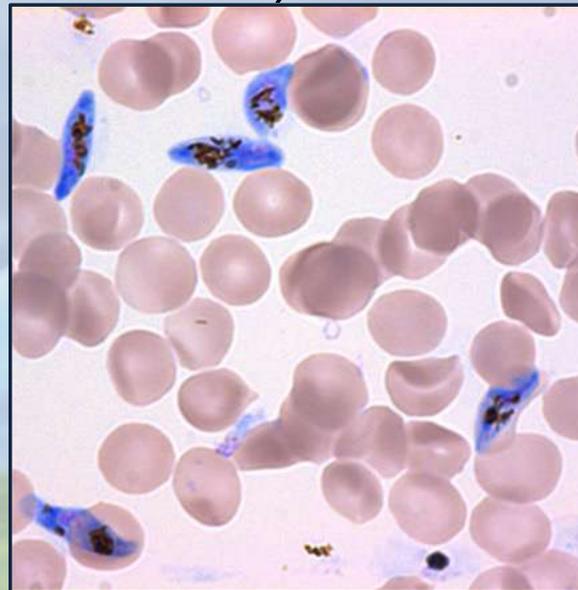
## **Ipotesi della Regina Rossa**

Se l'evoluzione implica un migliore adattamento all'ambiente, la probabilità di estinzione dovrebbe ridursi col passare del tempo. Van Valen (1973) osservò invece che la probabilità di estinzione era costante per vari record di organismi analizzati. Ad eccezione di eventi episodici di variazione drastica, le specie possono estinguersi perché non riescono ad adeguarsi anche ai cambiamenti evolutivi delle specie con cui interagiscono (competitivamente e troficamente). Quindi bisogna 'correre' per 'restare fermi'.

# Parassitismo

Nel parassitismo, l'interazione prevede una specie che ottiene un vantaggio (il parassita) a scapito di un'altra (ospite) che viene sfruttata, spesso come fonte alimentare, e alla quale il parassita crea un danno biologico che ne determina la debilitazione, e in generale la diminuzione delle capacità vitali (e quindi riproduttive, di sopravvivenza, di accrescimento).

Possiamo distinguere **endo- e ectoparassiti**, a seconda che infestino l'ospite all'esterno o all'interno del corpo. Inoltre, esistono microparassiti (es. batteri, virus) and macroparassiti (esempio, metazoi).



*Cymothoa exigua*



# Diversità dei parassiti

Moltissimi organismi sono parassiti. Oltre a batteri e virus (di cui non conosciamo ancora esaustivamente l'entità in termini di diversità e abbondanza), vi sono funghi, piante, protozoi e metazoi (nematodi, artropodi e plattelminti).

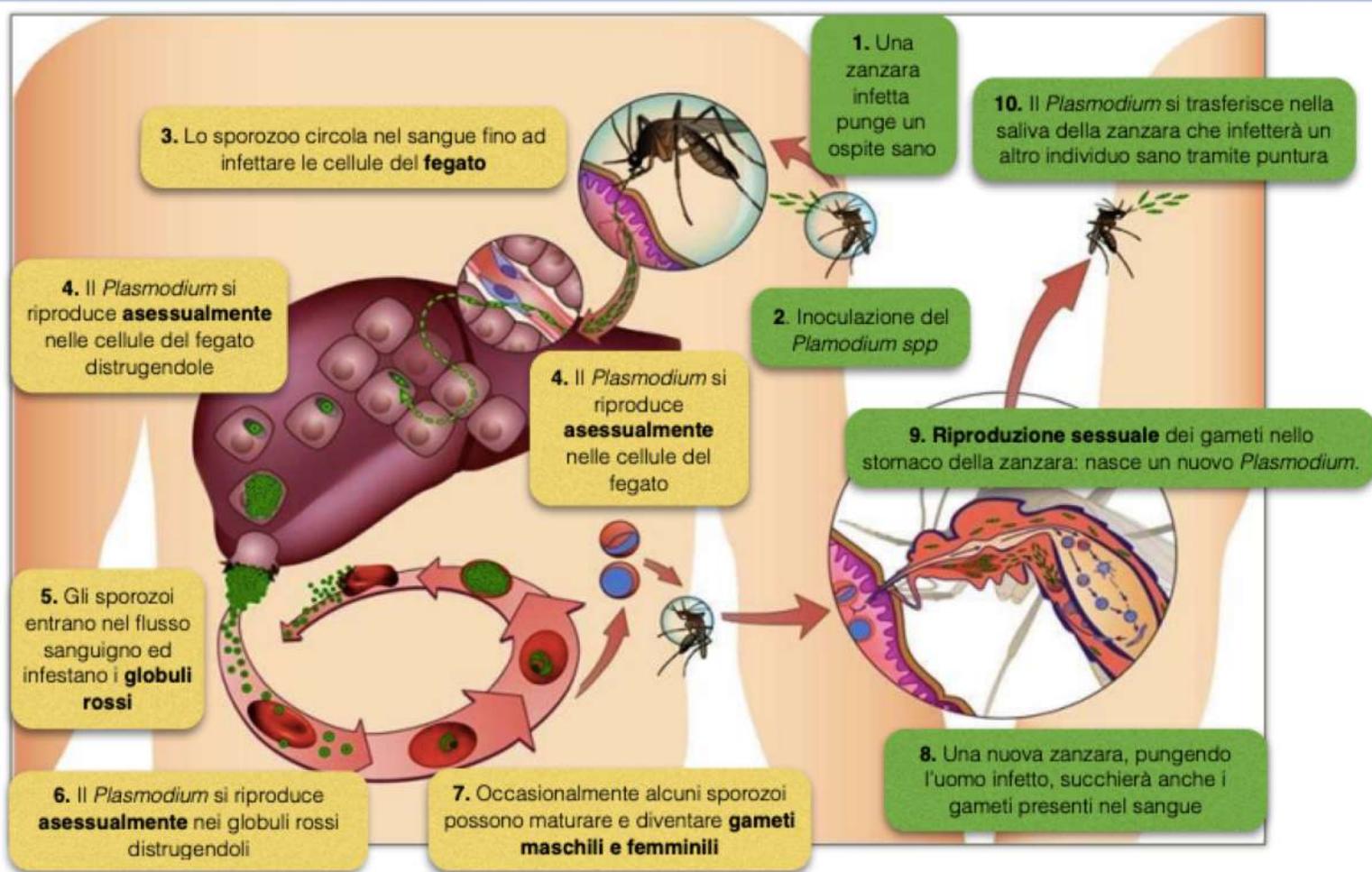


Figura 1 - Ciclo vitale del Plasmodium spp. nella zanzara e nell'uomo

Spesso l'interazione ospite-parassita è specie-specifica e, i parassiti possono avere più di un ospite a seconda dello stadio del loro ciclo vitale.

# Conseguenze sulle popolazioni

L'effetto dei parassiti sulle popolazioni di ospiti è stato lungamente sottostimato. Parassiti e patologie derivate invece possono essere estremamente diffusi e determinare spesso le sorti di una popolazione, o influenzarne fortemente le dinamiche.



## Haplosporidium pinnae

