

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

COMUNITA'

Prof. Stanislao Bevilacqua (sbevilacqua@units.it)

Cos'è una comunità

Una **comunità**, o biocenosi, è un raggruppamento di popolazioni di specie che coesistono nello spazio e nel tempo.

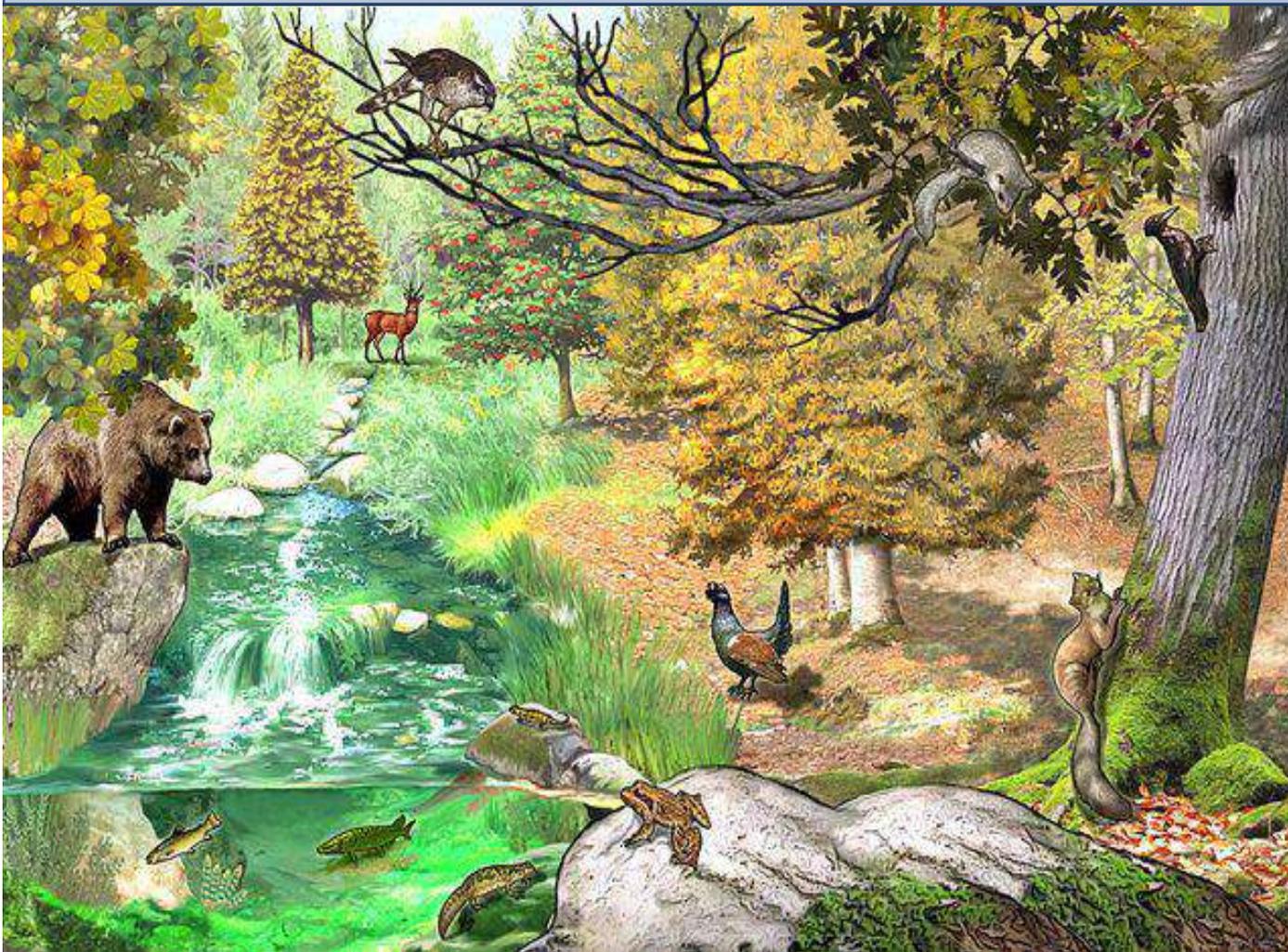
Come molti altri concetti in ecologia, anche la comunità dipende dalla scala spaziale considerata.



Essendo dei sistemi complessi, le comunità possiedono proprietà emergenti.

La comunità come superorganismo

Storicamente, il concetto è stato fortemente influenzato dall'ecologia terrestre e da una visione strettamente coesiva delle specie che compongono una comunità.

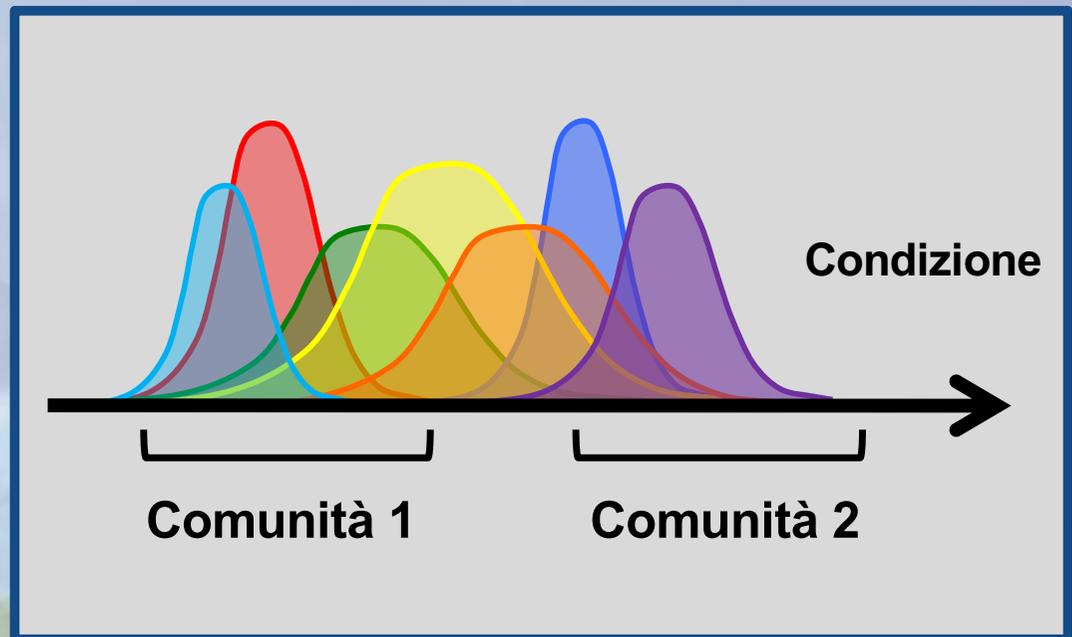


Questa visione proposta da Clements (1916), vede le comunità come un insieme di specie strettamente interdipendenti, alla stregua delle componenti di un organismo.

Una concezione individualistica

Al concetto di comunità di Clements si contrappone quello di Gleason (1926), secondo cui la coesistenza delle specie in una comunità è una semplice conseguenza della corrispondenza tra le loro esigenze di sopravvivenza, e in parte di fenomeni casuali.

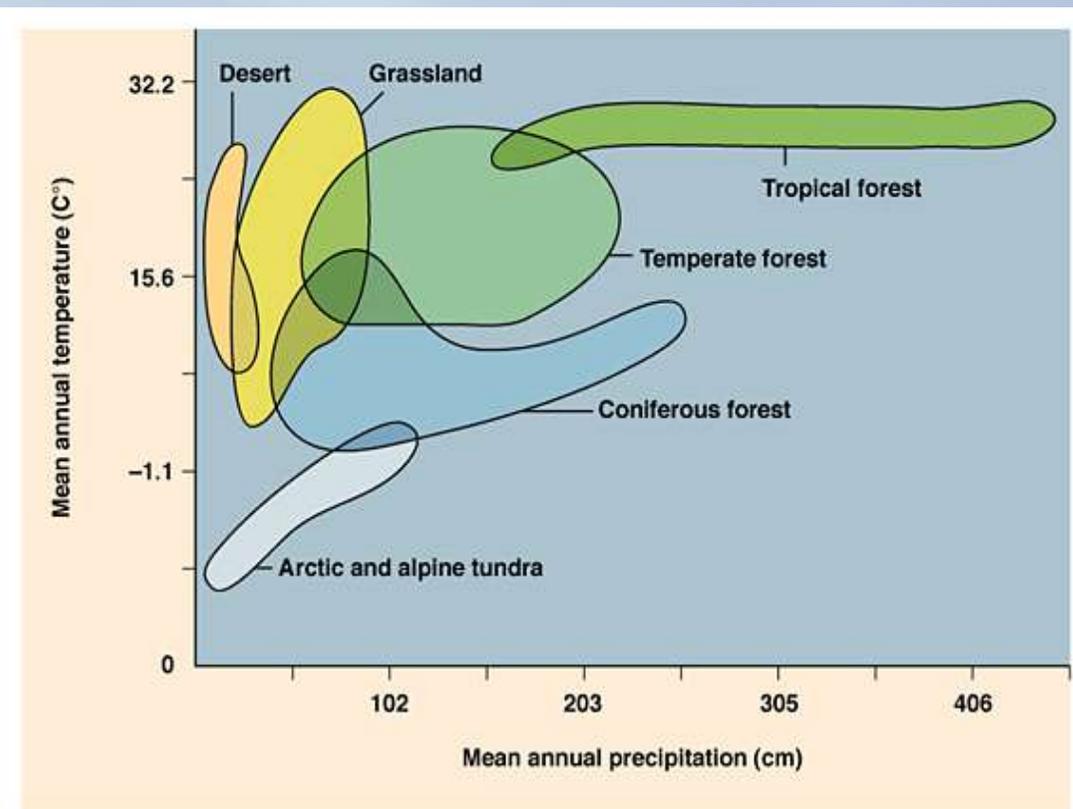
Il concetto moderno è molto più vicino a questa ipotesi. Dato che le specie possiedono intervalli di tolleranza per differenti risorse e condizioni, e che gli individui hanno caratteristiche variabili, la coesistenza tra specie è il frutto della sovrapposizione di questi intervalli, senza invocare necessariamente una stretta dipendenza reciproca.



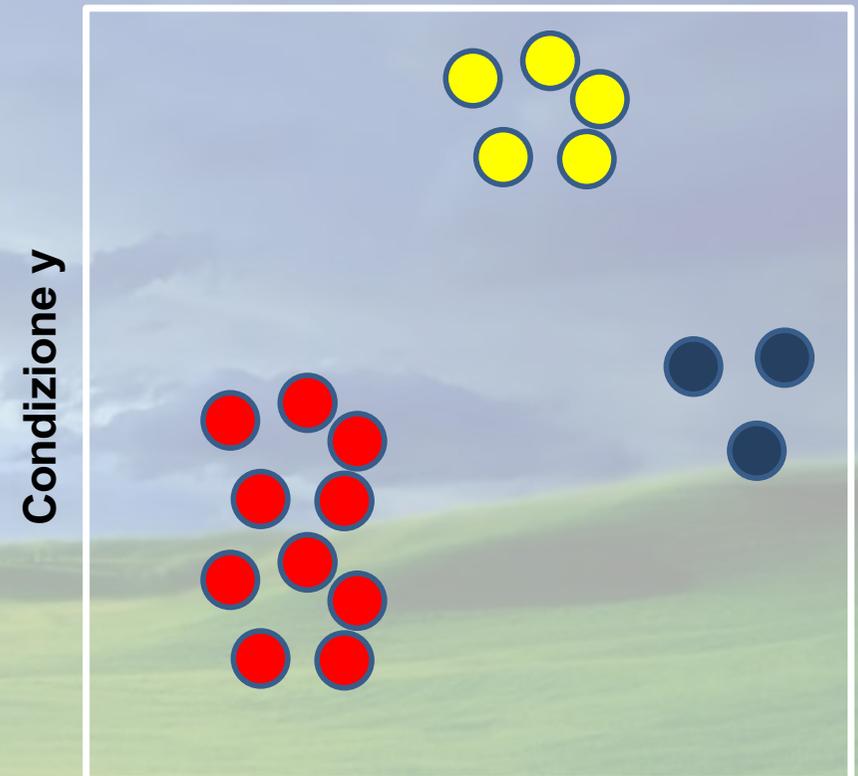
Spesso si restringe il campo ad una parte di specie che costituisce una comunità (un singolo gruppo tassonomico, o più gruppi che condividono parte del biotopo. In questo caso si può parlare di **popolamenti**).

Il filtro ambientale

L'insieme delle caratteristiche abiotiche dell'ambiente che influenzano la struttura delle comunità costituisce una sorta di *filtro ambientale*, che in pratica seleziona determinate specie. Per cui la composizione della comunità (e l'abbondanza delle specie) sarà, in parte o soprattutto, la conseguenza di questa combinazione di caratteristiche.

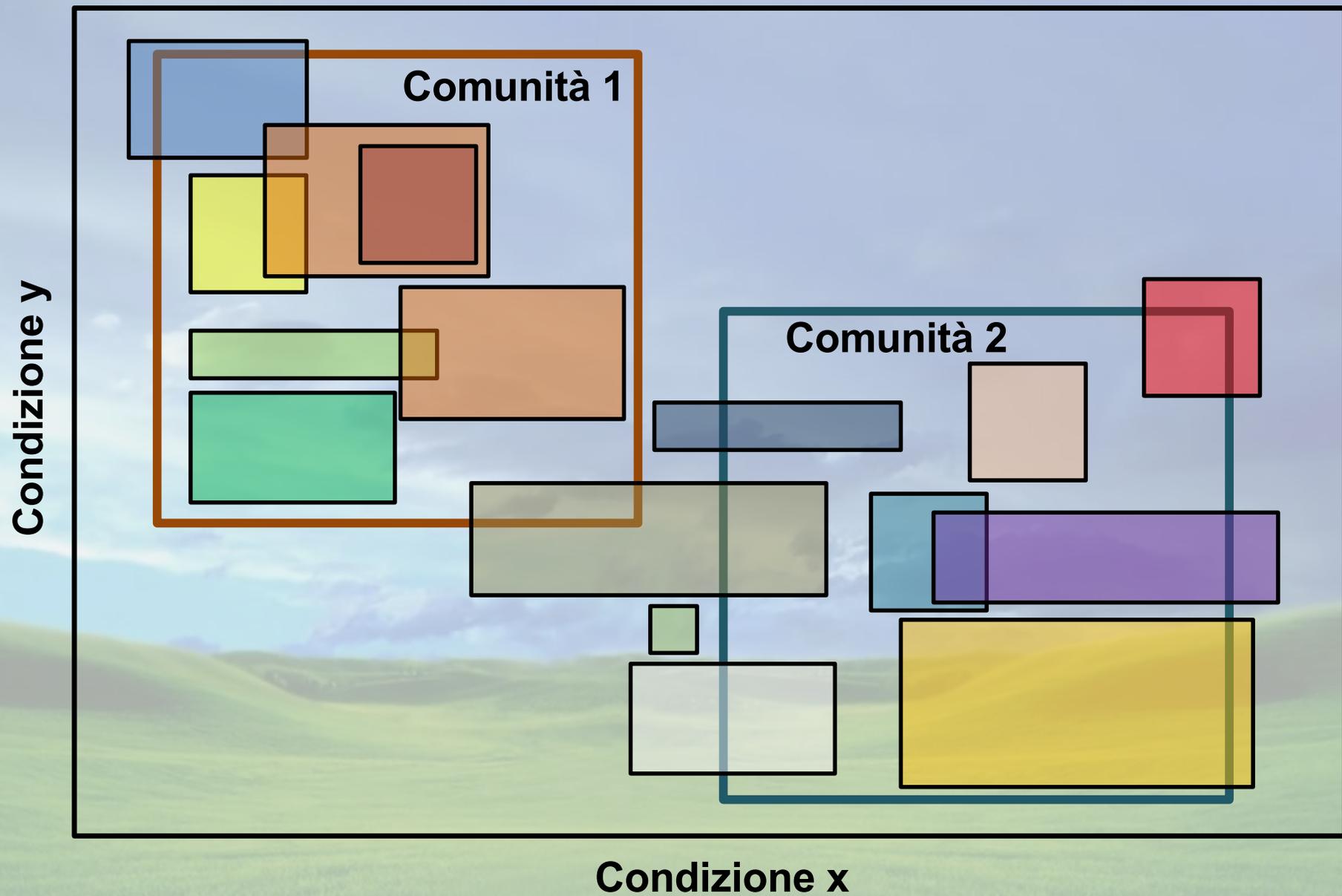


©1999 Addison Wesley Longman, Inc.

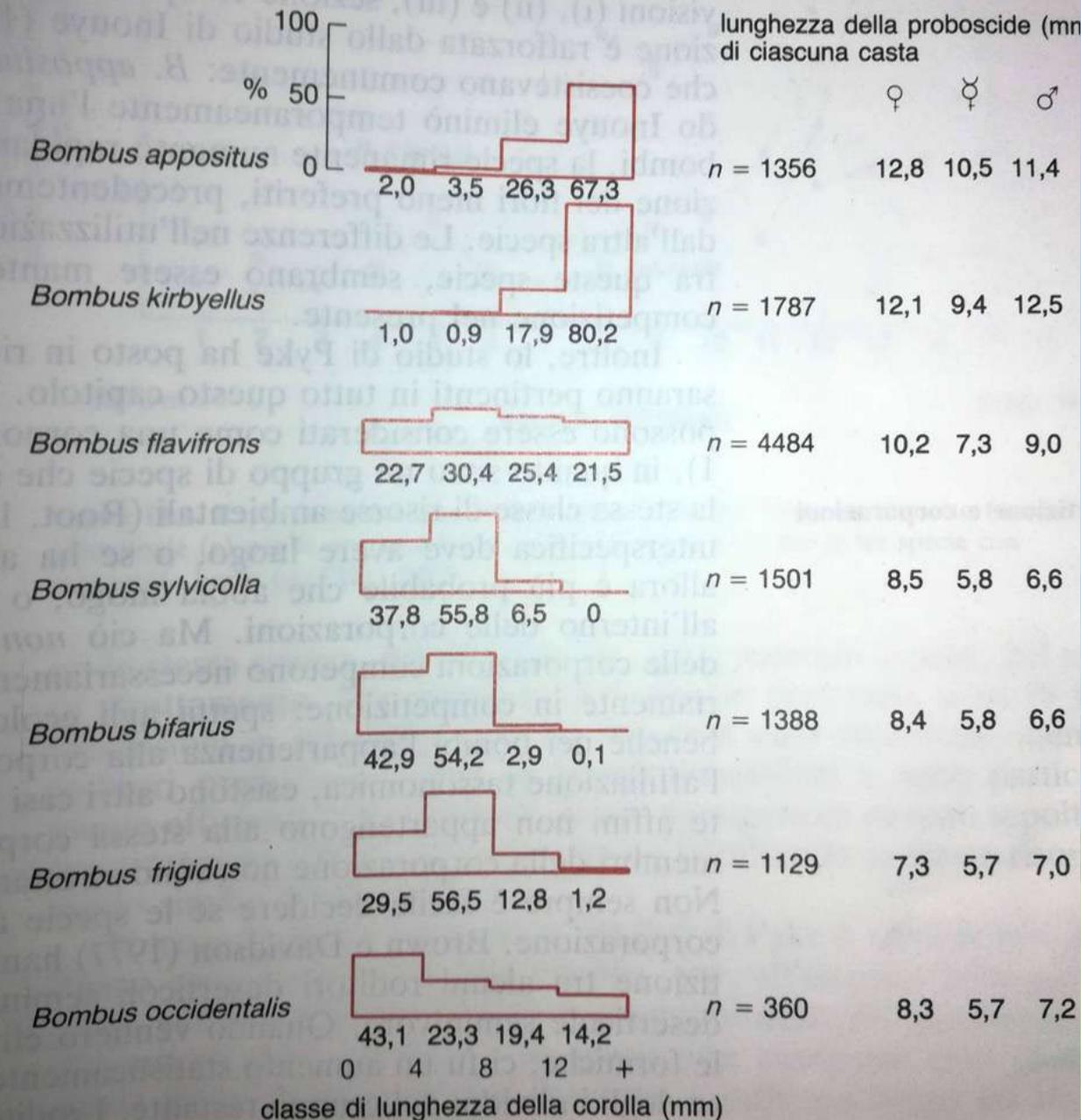


Condizione x

Il filtro ambientale



Competizione



In base alle interazioni competitive, possiamo predire che competitori potenziali all'interno di una comunità devono presentare un certo differenziamento della nicchia, mentre la coesistenza di competitori con scarso differenziamento dovrebbe essere improbabile.

Lunghezza proboscide bombi e dimensioni della corolla dei fiori (Pyke, 1982)

Il ruolo della competizione

La competizione può giocare un ruolo importante nello strutturare le comunità. Tuttavia, difficilmente questo è evidenziabile a causa della natura elusiva dei rapporti competitivi.

Specie potenzialmente competitive possono evitare la competizione attraverso la ripartizione delle risorse.

O evitarsi segregandosi nello spazio.

La competizione potrebbe essere stata importante nel passato, ma ormai non in atto.

Oppure il differenziamento potrebbe essere indipendente dalla competizione.

Probabilmente, la sua importanza dipende anche dal tipo di ambiente e di organismi: meno importante in ambienti estremi, per specie *r*-strategie, per alcuni gruppi (es. insetti fitofagi). Più importante in ambienti stabili, per specie *K*-strategie, o per particolari risorse (es. substrato per specie sessili)

Eterogeneità e disturbo

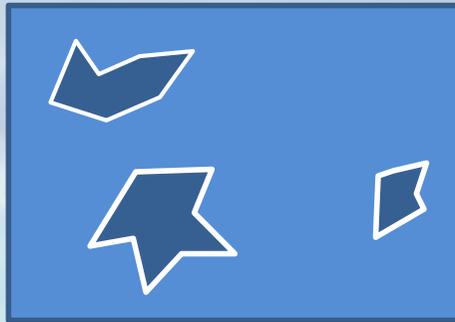
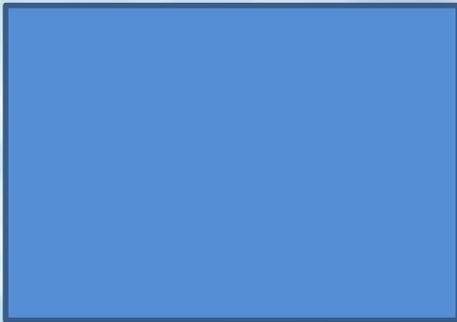
L'eterogeneità spaziale e temporale delle risorse e delle condizioni può rendere possibile la coesistenza di specie competitive.

Moltissimi fattori di **disturbo**, cioè l'interruzione di una situazione ambientale stabile, possono interferire ad esempio riducendo le popolazioni, rendendo difficile l'instaurarsi di interazioni competitive e favorendo la coesistenza delle specie, anche in caso di risorse limitate (impedendo condizioni stabili).



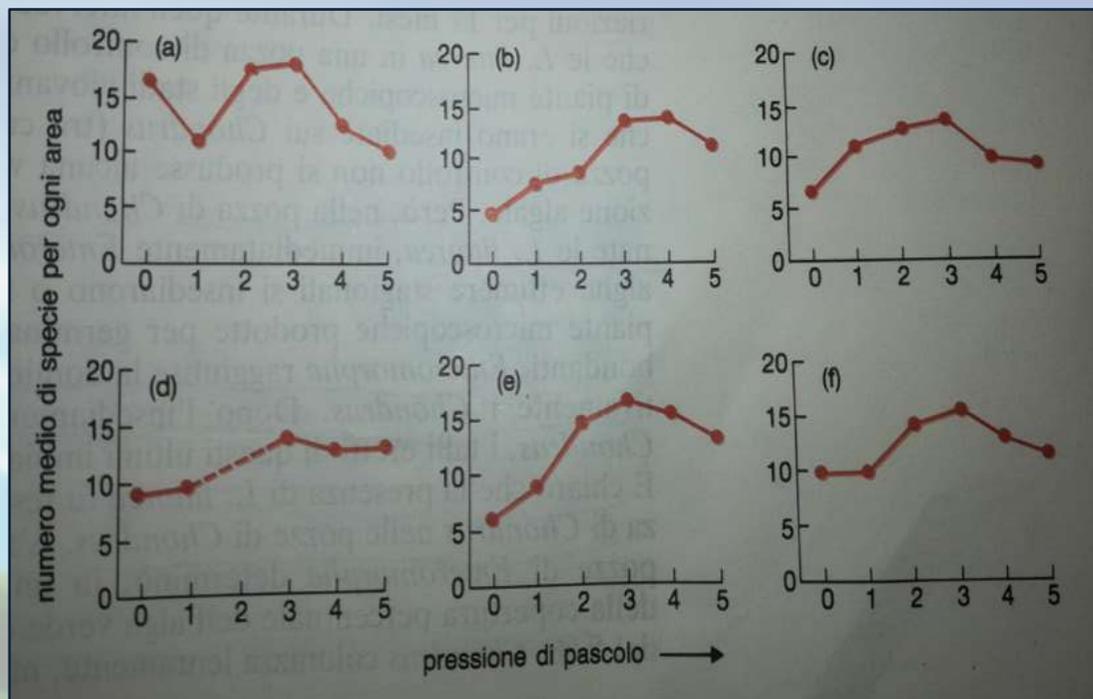
Un meccanismo di coesistenza

Una qualsiasi sorgente di disturbo, sia fisico che biologico, spesso ha come conseguenza quella di rendere disponibile nuovo spazio vitale utilizzabile dalle specie. In questo modo, anche in ambienti relativamente stabili, dove le interazioni competitive hanno agito portando all'esclusione dei competitori deboli, possono esistere delle "lacune" che ne consentono la sopravvivenza.

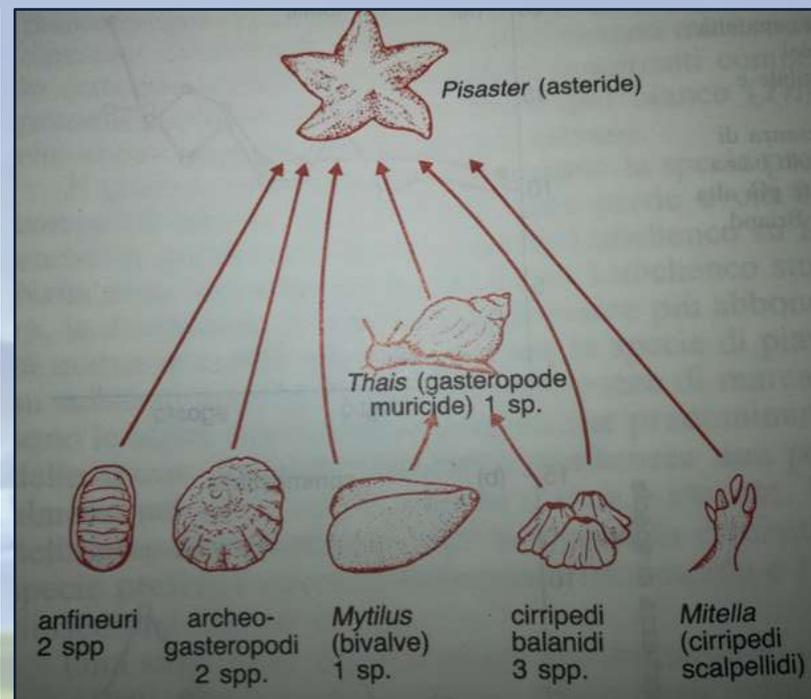


Coesistenza mediata dallo sfruttatore

Anche la predazione rappresenta una sorgente di disturbo, e una potente forza che può plasmare la struttura della comunità. Quando la predazione promuove la coesistenza, riducendo la competizione, si parla di *coesistenza mediata dallo sfruttatore*.



La differente pressione di pascolo ad opera dei conigli può determinare la coesistenza di specie vegetali in competizione.



La presenza di *Pisaster* impedisce l'esclusione competitiva da parte dei mitili (che competono per interferenza escludendo le altre specie).

La predazione come forza strutturante

In una serie di esperimenti, Jane Lubchenco (1978) dimostrò come la predazione potesse determinare la struttura della comunità agendo sulle specie dominanti.



Enteromorpha intestinalis



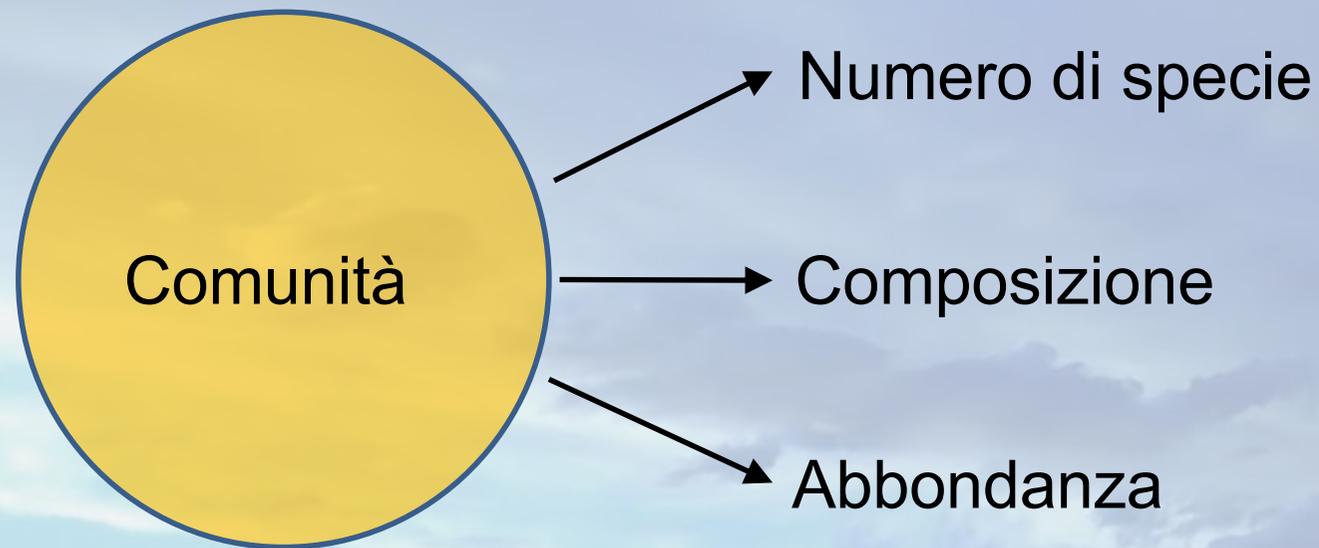
$C. crispus - L. littorea = E. intestinalis$
 $E. intestinalis + L. littorea = C. crispus$

Sommario

- ✓ Predatori selettivi possono aumentare la diversità della comunità quando le prede sono specie competitivamente dominanti
- ✓ Lo stesso vale per i predatori generalisti, stimolando la coesistenza mediata dallo sfruttatore
- ✓ Una massimizzazione della diversità può verificarsi per intensità intermedie di predazione
- ✓ Il ruolo della predazione è presumibilmente più importante in condizioni in cui il disturbo fisico è relativamente meno frequente, variabile o imprevedibile. Quando la forza strutturante principale è il filtro ambientale, la predazione può avere un ruolo minore.
- ✓ L'effetto della predazione spesso ha ricadute che vanno al di là del semplice rapporto preda-predatore

Struttura delle comunità

Le principali caratteristiche di una comunità possono essere riassunte considerando il numero e l'identità delle specie presenti, e le loro abbondanze relative.



La descrizione della struttura della comunità in termini di *diversità*, che può essere espressa in modi differenti (numerica, composizionale, tassonomica - filogenetica, funzionale)

La quantificazione della struttura può essere effettuata con varie tecniche di campionamento e a diversa risoluzione, a seconda della comunità e del tipo di studio (es. c. distruttivi, non distruttivi)

Caratterizzazione della struttura

La struttura di una comunità può essere definita attraverso valutazioni *qualitative* o *quantitative*. Le prime in genere si riferiscono alla determinazione della sola lista di specie presenti, basate sulla presenza assenza, senza la quantificazione delle abbondanze relative.

Tali valutazioni possono anche riferirsi a taxa superiori alla specie, o a gruppi morfo-funzionali, includendo ranghi di abbondanza (scarso, molto abbondante) dando luogo a valutazioni *semi-quantitative*.

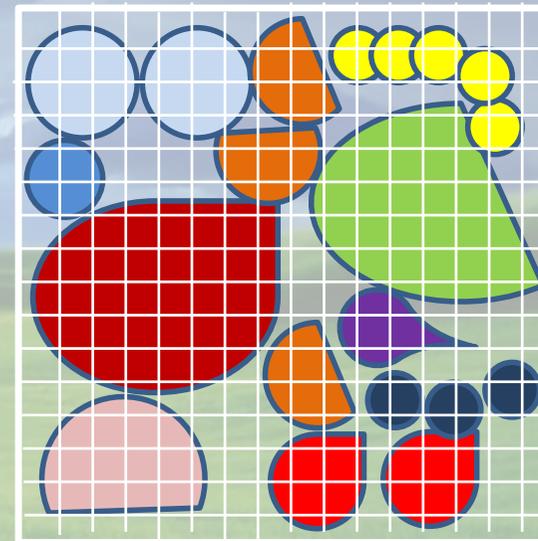
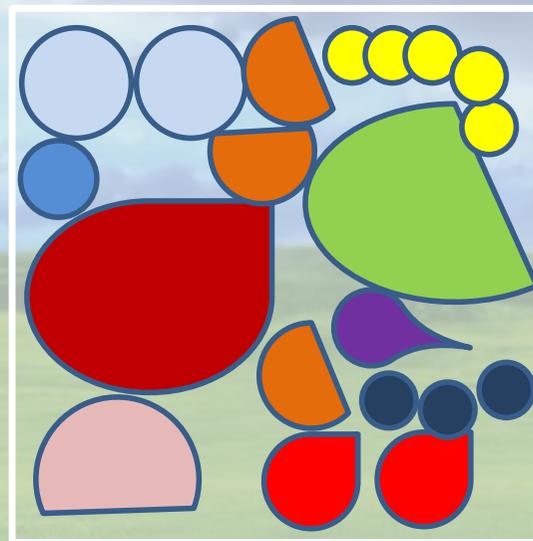
Le valutazioni quantitative, invece, oltre all'identità degli organismi, ne quantificano le abbondanze. Queste possono essere valutate in termini di:

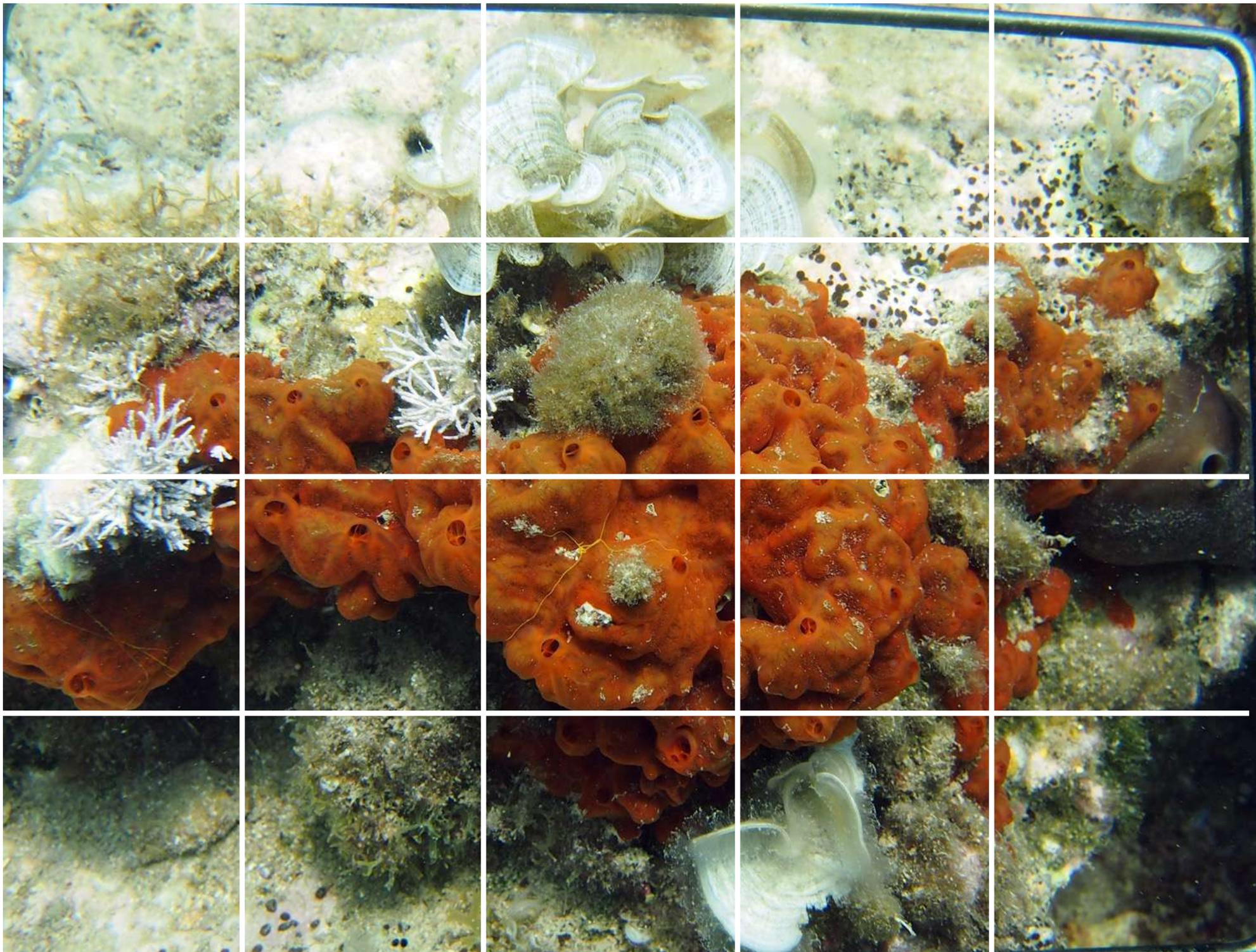
Biomassa

Numerosità

Ricoprimento

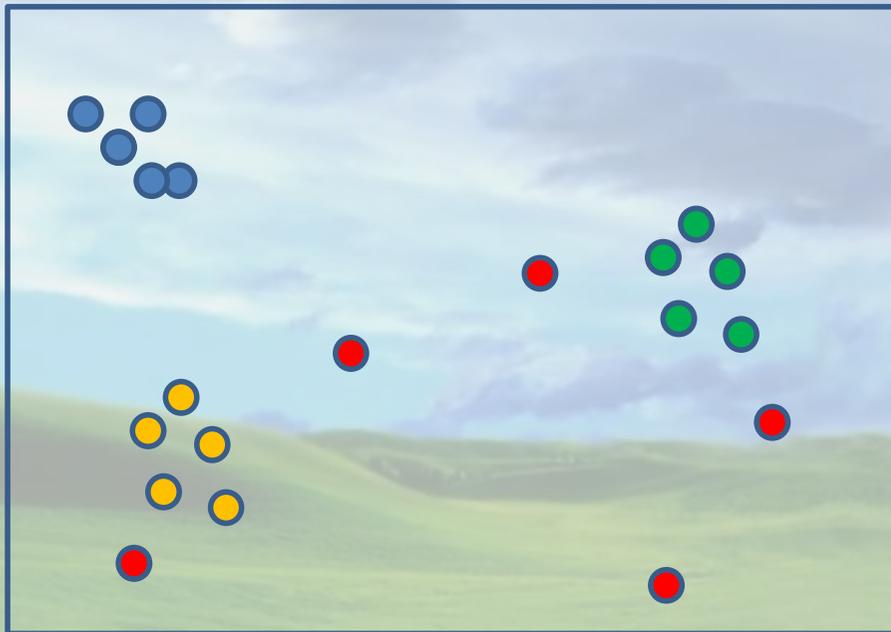
Frequenza



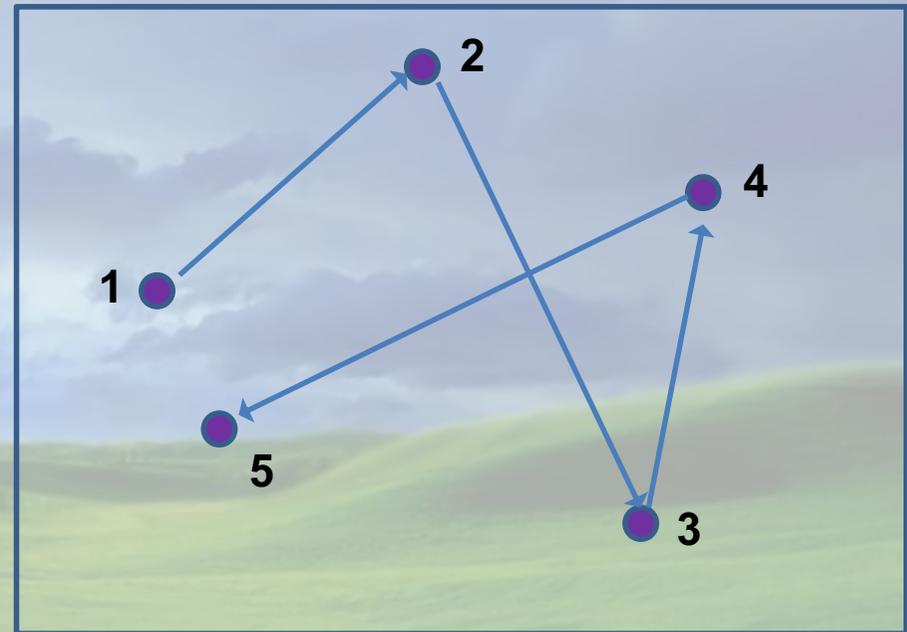


Pattern spaziali e temporali

L'insieme delle variazioni nell'ambiente chimico-fisico, frequenza e intensità del disturbo, e interazioni biologiche determina delle variazioni nella struttura delle comunità al variare della loro localizzazione spaziale, originando delle modalità di variazione spaziale (*pattern*). Lo stesso vale per le variazioni che intervengono nel tempo.



Ordinamento spaziale

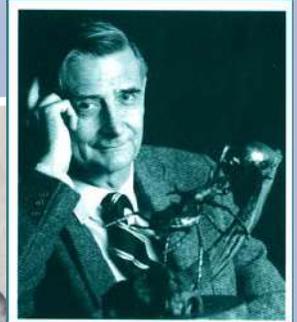


Ordinamento temporale

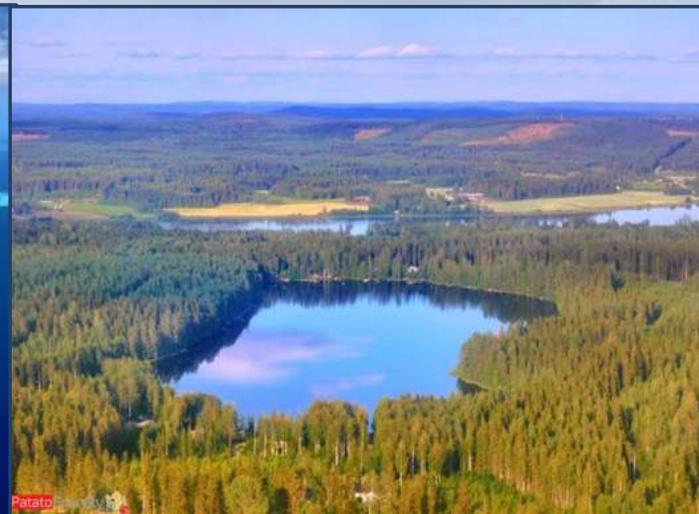
La teoria della biogeografia delle isole

Robert H. MacArthur and Edward O. Wilson (1967)

La teoria è basata sul concetto di “isola”, di cui le isole vere sono solo una rappresentazione. Ogni ambiente in condizioni di discontinuità con ciò che lo circonda può essere considerata un’isola.

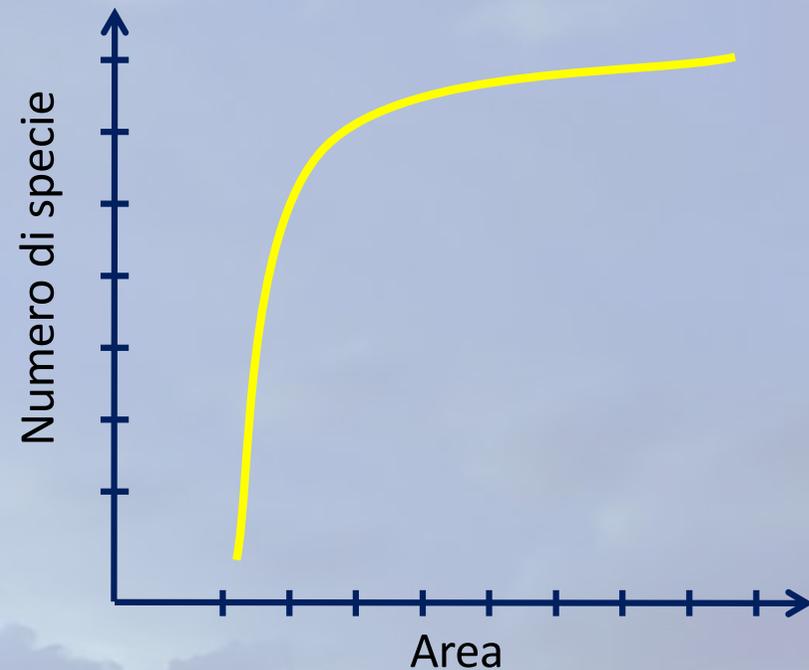


E anche in un ambiente continuo, porzioni di spazio possono considerarsi isole in rapporto alla scala spaziale considerata.



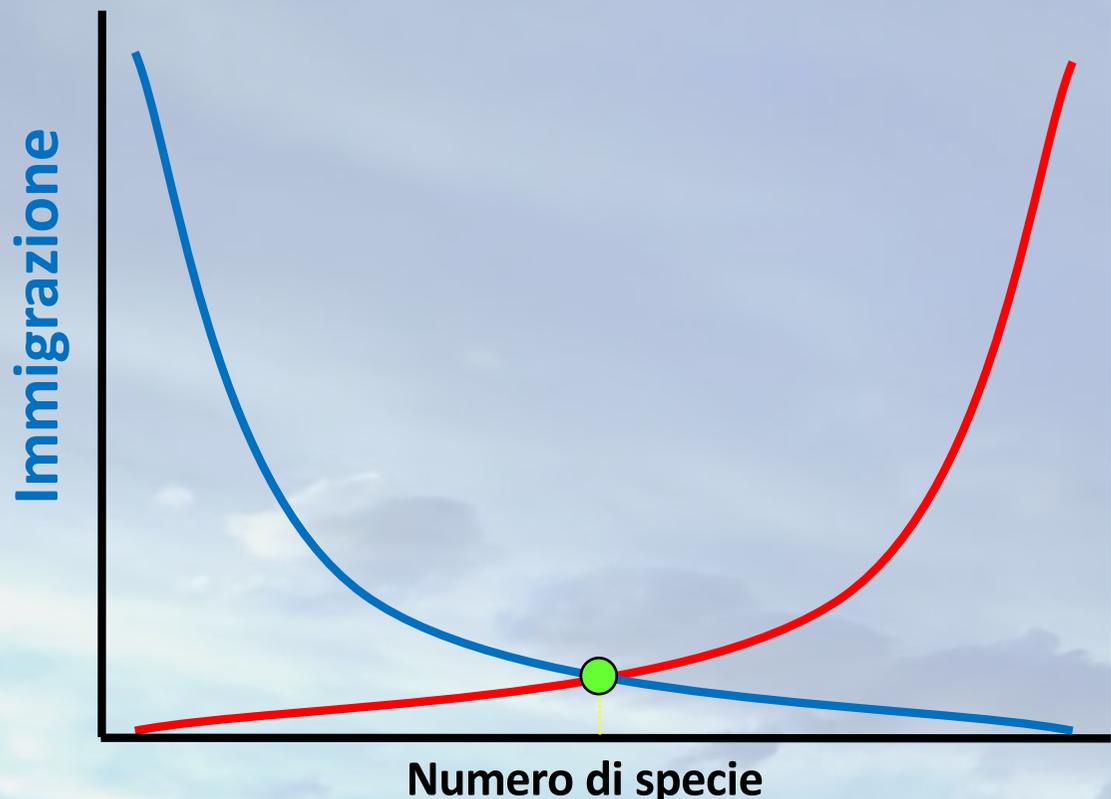
La teoria della biogeografia delle isole

La relazione specie-area implica che il numero delle specie aumenta all'aumentare della superficie. Quindi, il numero di specie su di un'isola dipenderà dalla sua dimensione. Più grande sarà l'isola, maggiore sarà il numero di specie presenti.



Il secondo pilastro della teoria assume che il numero di specie dipenderà anche dall'immigrazione, e perciò, dalla distanza dell'isola dalla sorgente.

Immigrazione e estinzione



- 1) Il numero di specie è il risultato del bilancio tra immigrazione ed estinzione
- 2) Il bilancio è dinamico
- 3) Il tasso di immigrazione dipenderà sostanzialmente dalla distanza dalla sorgente
- 4) Il tasso di estinzione dipenderà soprattutto dalla dimensione dell'isola

Estinzione

All'inizio il tasso di immigrazione è alto (l'isola è vuota e ogni nuovo arrivo rappresenta probabilmente una nuova specie aggiunta). Al crescere del numero di specie, l'immigrazione diminuisce a causa della saturazione dell'habitat. Il tasso di immigrazione tenderà a 0 via via che il numero di specie si avvicinerà a quello della sorgente. Il tasso di estinzione sarà zero all'inizio, e sarà basso quando poche specie sono presenti. Al crescere del numero di specie crescerà rapidamente a causa dell'esclusione competitiva e della predazione. Le densità saranno minori di prima e le popolazioni più soggette all'estinzione.

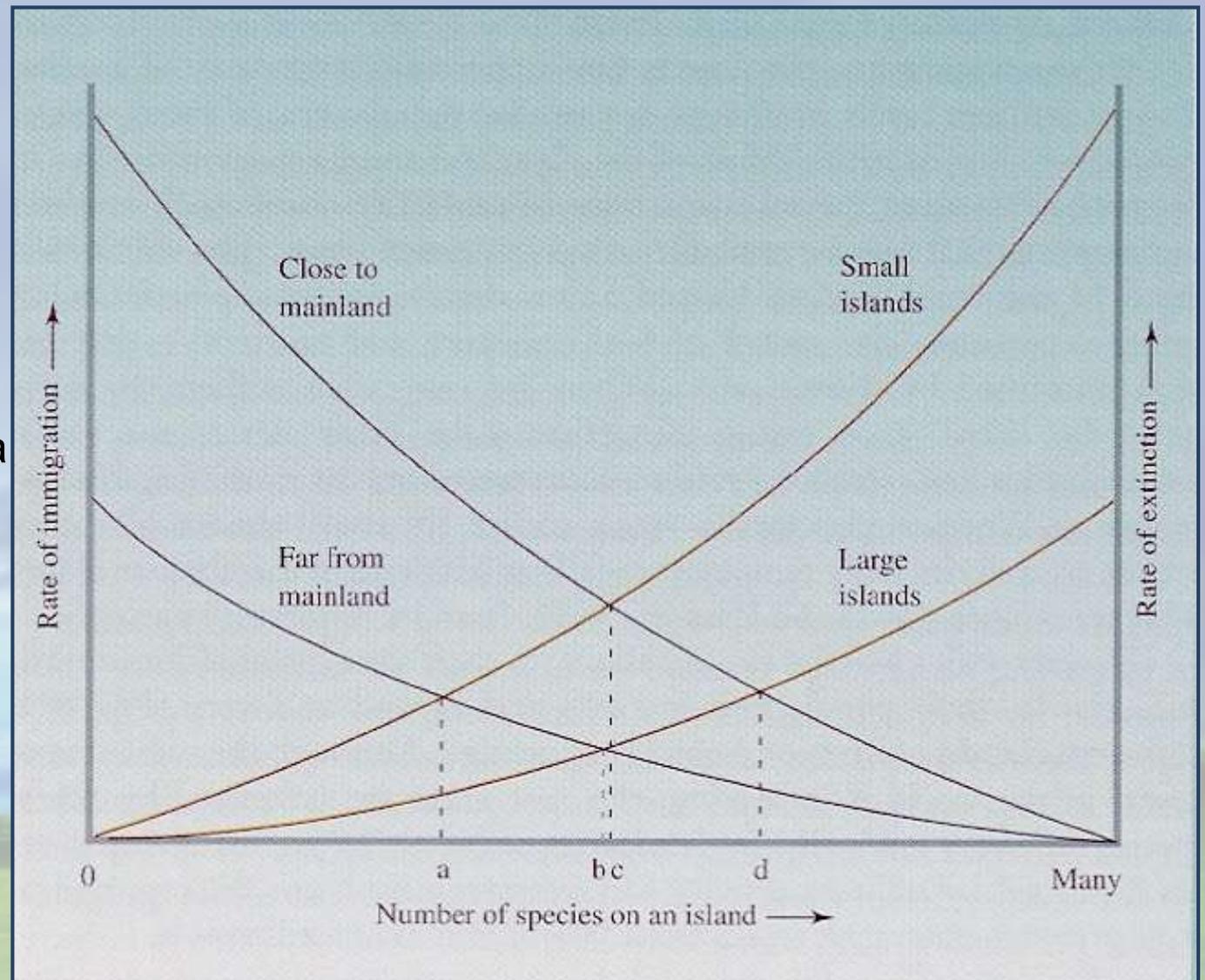
Scenari

L'andamento della curva del tasso di immigrazione cambia al variare della distanza (più l'isola è vicina alla sorgente più il tasso sarà alto).

Il tasso di estinzione è influenzato dalla dimensione, a causa della disponibilità di risorse, probabilità di entrare in competizione con altre specie, popolazioni con densità minori.

(anche dimensioni influenzano l'immigrazione, e la distanza l'estinzione)

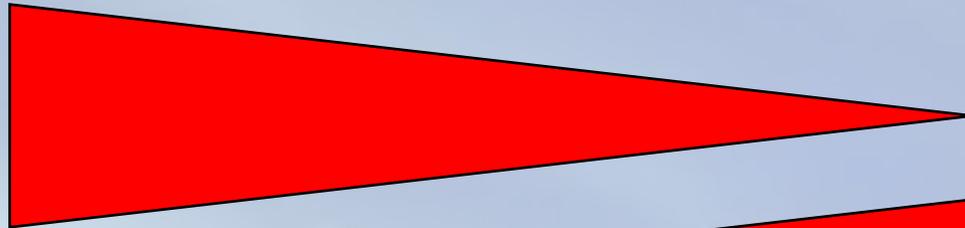
(Assume immigrazione e estinzione non influenzate dall'identità delle specie, es. potenziale dispersivo, o identità dei predatori e competitori)



Andamento generale del processo

INIZIO

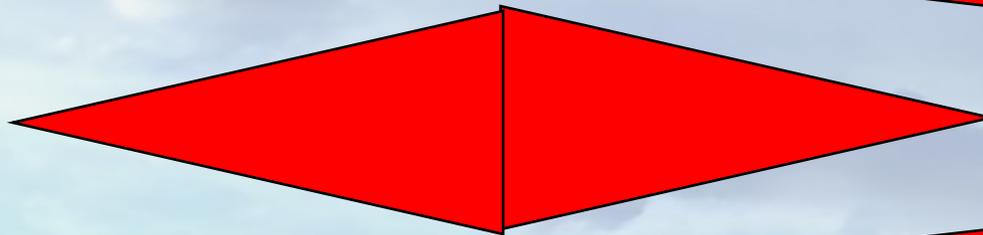
FINE del processo di colonizzazione



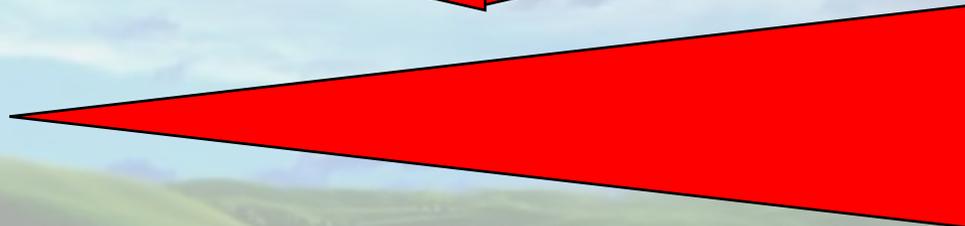
Tasso di immigrazione



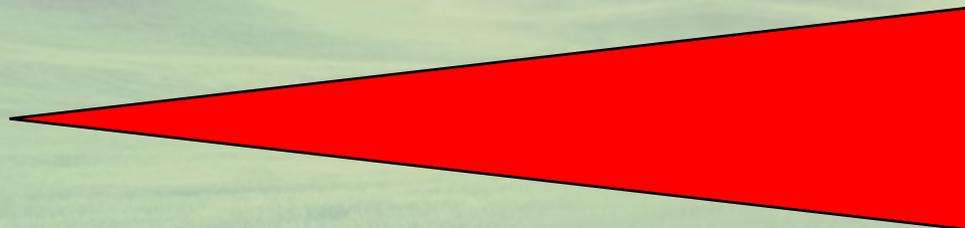
Numero residenti



Numero medio di
individui per specie

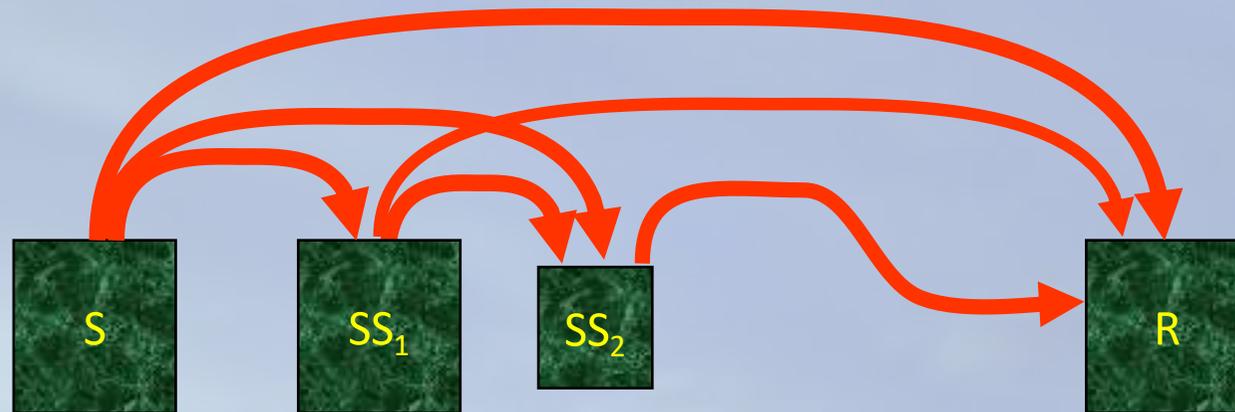


Tasso di estinzione



Livello di competizione

Stepping stones



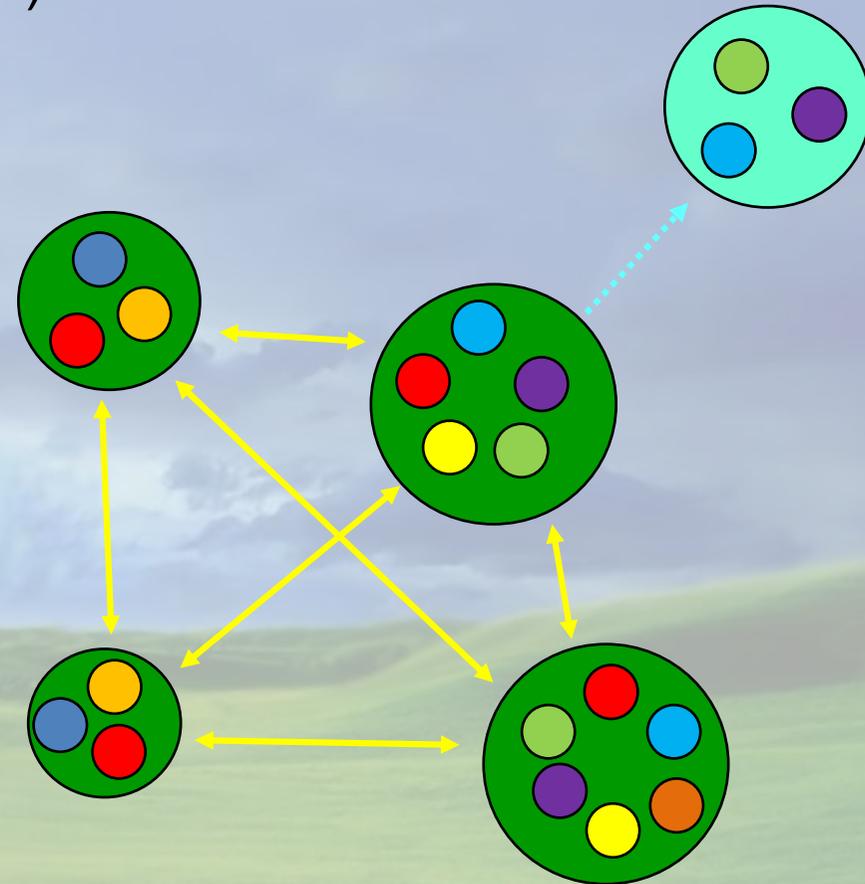
Le *stepping stones* sono isole (o aree in generale) che possono coadiuvare la comunicazione tra isole e sorgente dell'immigrazione. Se troppo vicine alla sorgente o troppo piccole non contribuiscono sostanzialmente alla connessione. Lo stesso vale se esse sono troppo distanti dall'isola ricevente. Possono ad esempio consentire ai dispersori deboli di raggiungere l'isola, anche quando l'immigrazione diretta sarebbe impossibile.

(In mare anche strutture artificiali si comportano da stepping stones, e con il drifting anche oggetti galleggianti – potenziale di invasione accresciuto in presenza di stepping stones)

Metacomunità

Una meta comunità è un insieme di comunità interconnesse tra loro dai processi dispersivi, immigrazione e emigrazione di specie che interagiscono o che possono potenzialmente interagire. (Gilpin and Hansky, 1991)

La struttura delle comunità risponde alle dinamiche sink-source, ed è influenzata dal filtro ambientale e dalle interazioni biotiche e fattori stocastici. In sintesi sono comunità di metapopolazioni di specie.



Supply-side ecology

La Supply-side ecology affronta la questione della struttura e dinamica delle comunità dal punto di vista delle variazioni nel numero e nella sequenza temporale di arrivo dei propaguli in un'area. (Lewin 1986)

Negli ambienti acquatici, include l'arrivo in qualunque porzione di habitat di individui in qualunque stadio planctonico del loro ciclo vitale.

Si concentra, quindi, sul ruolo del rifornimento larvale (e più in generale dei propaguli) nel plasmare la struttura delle comunità, al di là delle interazioni biologiche, che possono avere un'importanza solo dopo la colonizzazione (arrivo, insediamento e reclutamento) di un'area o porzione di habitat.

Questo perchè il primo passo nella formazione di una comunità è che i colonizzatori arrivino nello spazio libero. Predatori e competitori devono raggiungere l'area in numero sufficiente prima di esercitare la loro azione.

Processi che influenzano il rifornimento

Produzione larvale

(storie vitali – produzione di uova e spermatozoi; propaguli a sessuali; successo della fertilizzazione)

Capacità dispersive

(ciclo vitale – planctotrofici, lecitotrofici, dispersione adulti; durata della vita delle larve)

Trasporto larvale

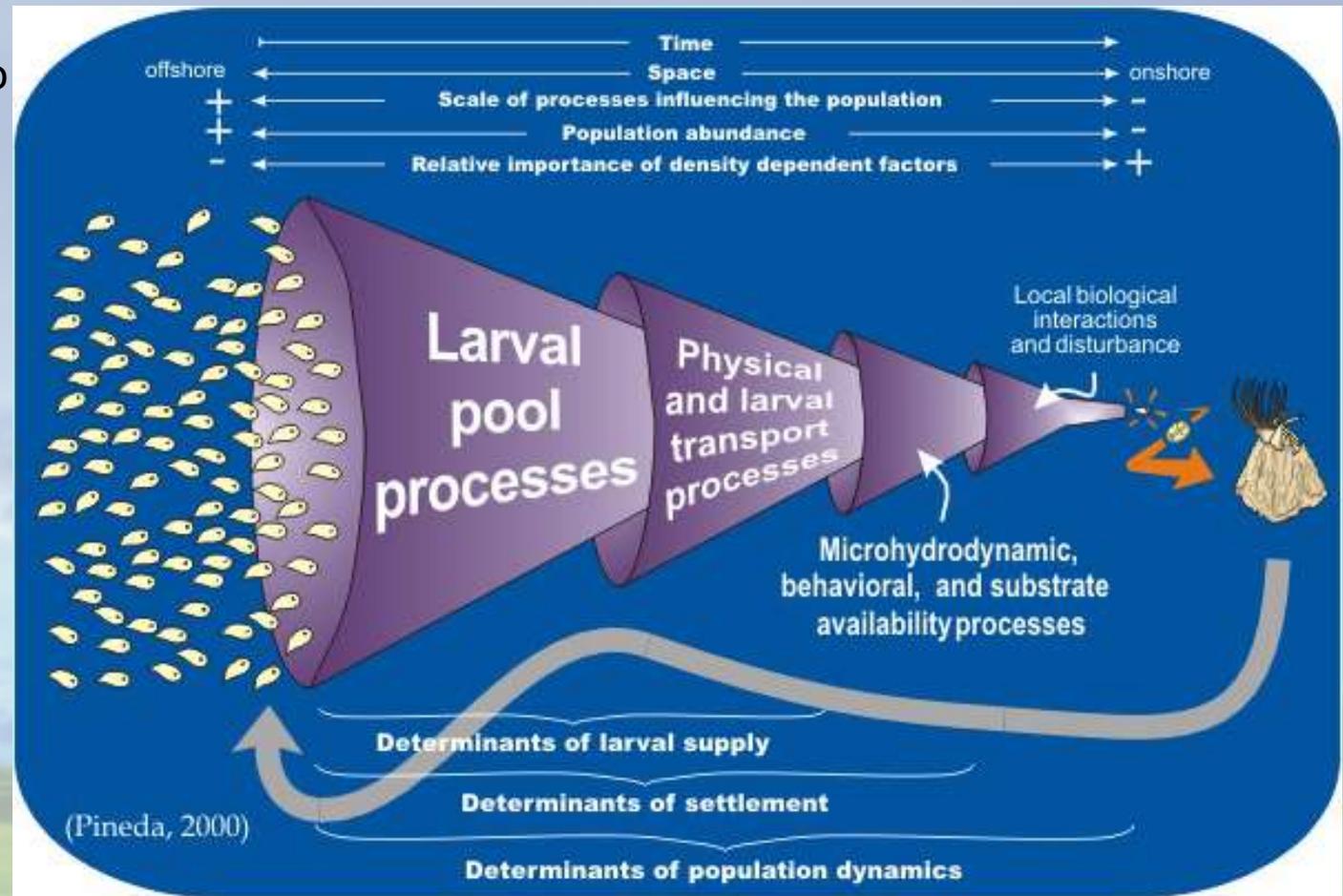
(correnti, vettori, isolamento)

Mortalità larvale

(predazione nella colonna d'acqua, disturbo, risorse limitanti, confinamento)

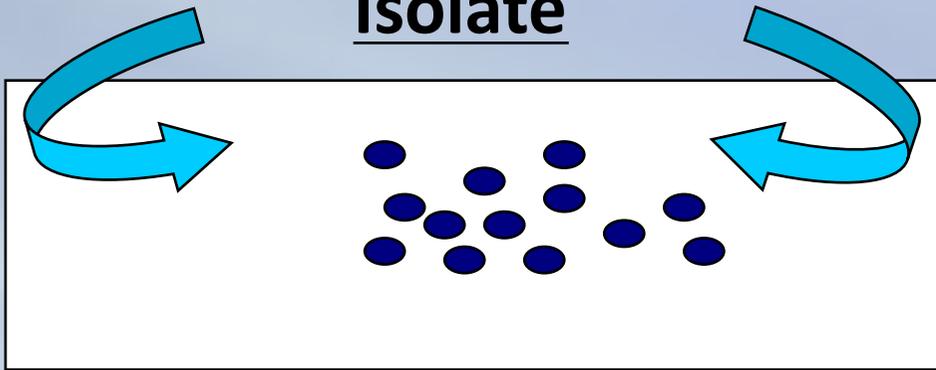
Insediamiento

Predazione, disturbo biologico (e.g. whiplash, bulldozing, sovraccrescimento), disturbo ambientale.



Dinamica delle patch

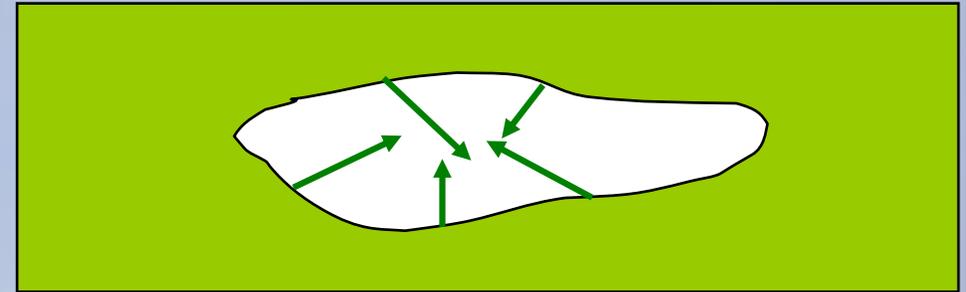
Isolate



Colonizzazione: arrivo dei propaguli dalla colonna d'acqua

La colonizzazione per le patch non isolate è principalmente derivante dalla crescita vegetativa e colonizzazione dalle aree confinanti. La comunità sarà il riflesso di quella attorno, con scarsa influenza da parte dei processi di colonizzazione a partire dai propaguli dalla colonna d'acqua. Le dimensioni hanno poca importanza per il rifornimento larvale. La maggior parte delle larve viene sovraccresciuta ed esclusa con un meccanismo di interferenza.

Non isolate



Colonizzazione: accrescimento dai confini

Non-isolate

Keough 1984

Spugne e tunicati

Serpulidi e briozoi esclusi

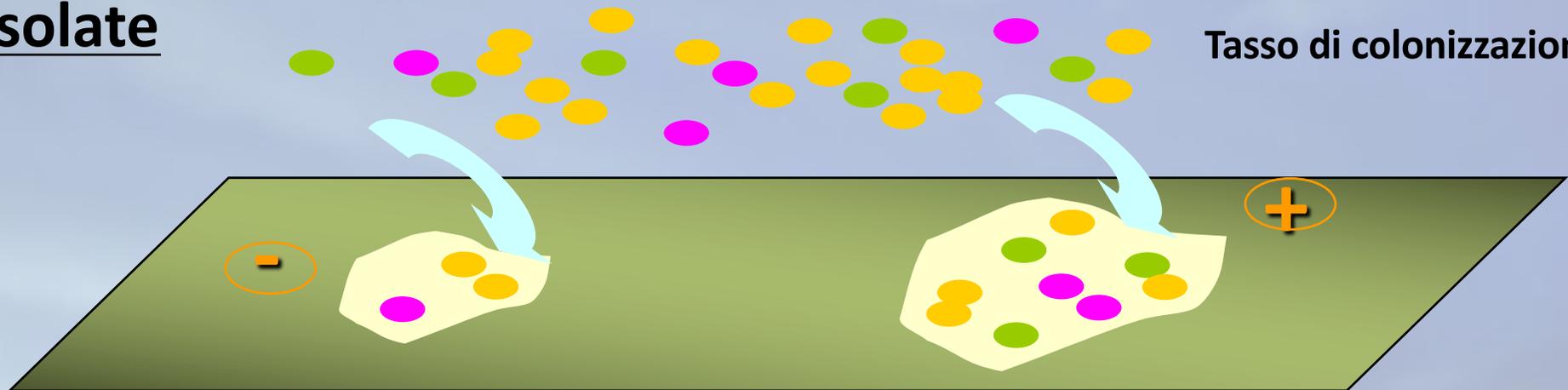
Tasso di colonizzazione



Dinamica delle patch

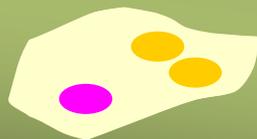
Isolate

Tasso di colonizzazione

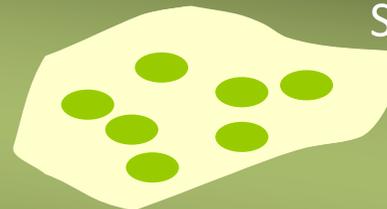


COMPETIZIONE

Serpulidi e briozoi



Spugne e tunicati

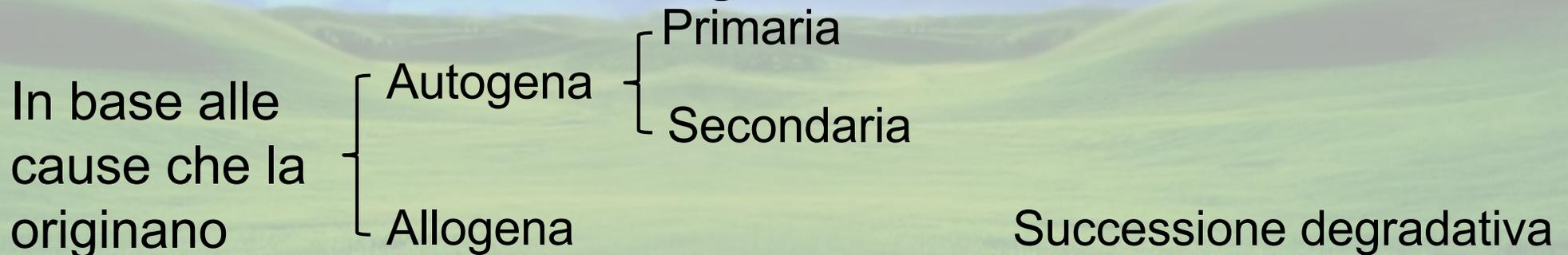


L'interazione tra potenziale di dispersione, capacità competitive e dimensioni delle lacune influenzano la colonizzazione. Nelle piccole patch, la dispersione e l'insediamento sono i processi fondamentali. Nelle patch grandi, invece, questi processi sono poco influenti: i competitori dominanti sono favoriti, anche se dispersori deboli.

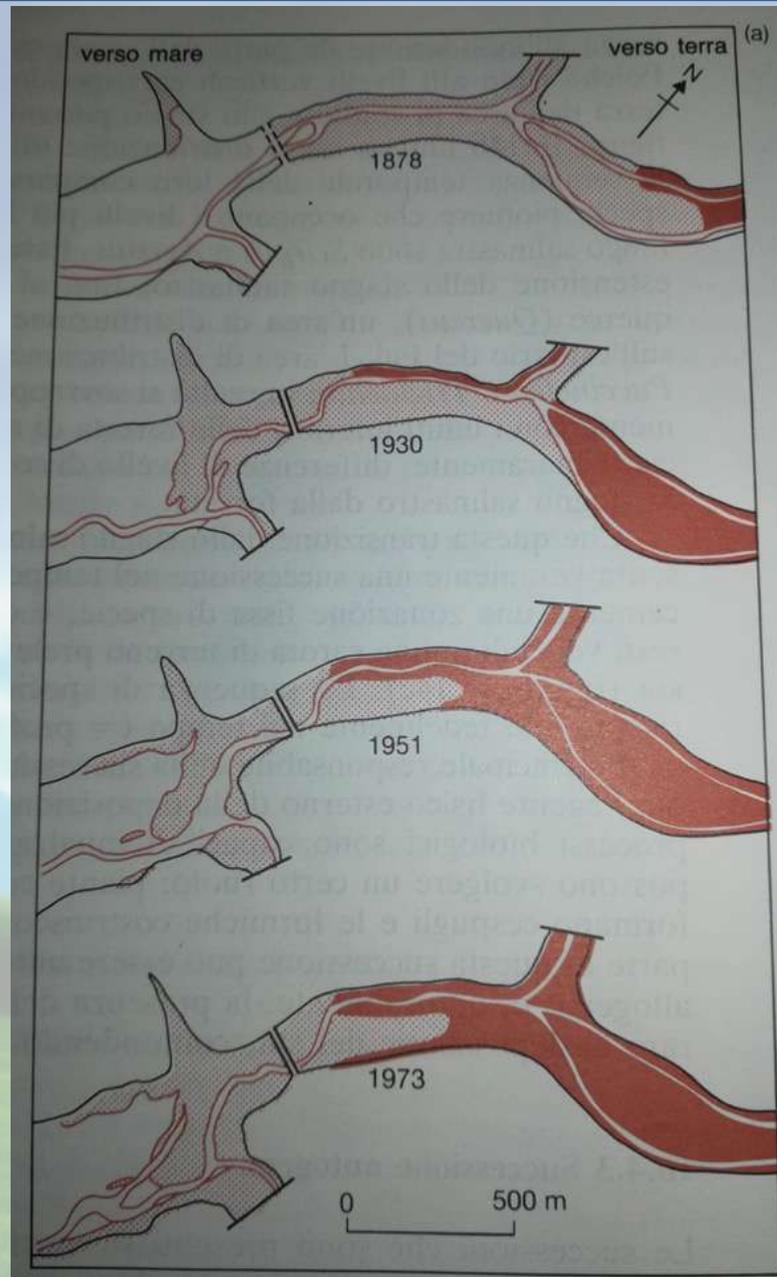
Successioni

La presenza e l'abbondanza di una specie in una comunità può variare nel tempo e nello spazio. Per prima cosa, deve essere in grado di raggiungere un posto attraverso i propri meccanismi dispersivi, inoltre le condizioni e risorse devono essere idonee almeno alla sopravvivenza. Competizione, predazione e variazioni nell'ambiente possono determinarne la scomparsa, o la persistenza con popolazioni più, o meno, ampie.

Per quanto riguarda i cambiamenti nel tempo, possono esistere dei processi sequenziali, non stagionali, direzionali in cui si *succedono* colonizzazioni ed estinzioni di specie che vanno sotto il nome di **successioni ecologiche**.



Successione allogena



Nella successione allogena, la sostituzione di specie viene causata da cambiamenti fisico-chimici dell'ambiente, che avvengono indipendentemente dalle specie.

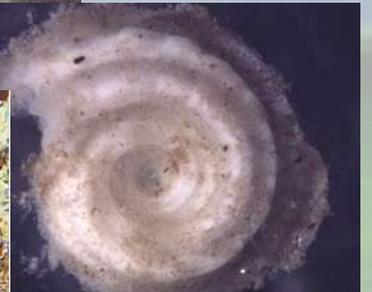
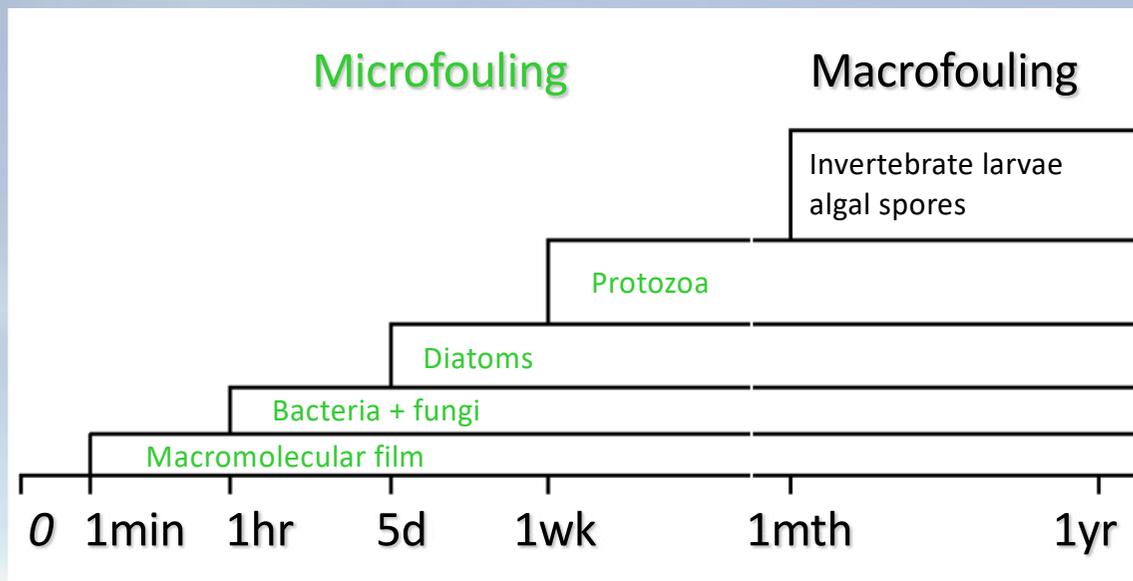
Ad esempio, l'incremento della sedimentazione in un estuario causa un'alterazione del substrato, con accumulo di limo e un differente regime di inondazione. Queste variazioni nell'ambiente fisico portano ad un avanzamento dello stagno salmastro verso il mare e un conseguente avanzamento della foresta.

Successione autogena

La **successione autogena** incorre quando una porzione di spazio si libera ed è disponibile per la colonizzazione degli organismi. Se lo spazio è di nuova creazione, si parla di successione **primaria**. Lo spazio può essere reso disponibile nuovamente, dopo che una comunità era presente in precedenza, dando origine ad una successione **secondaria**.



Successione autogena



Facilitazione

Nel modello di facilitazione, le specie degli stadi serali precoci modificano l'ambiente facilitando l'insediamento delle specie degli stadi successivi.



Licheni e muschi



Arbusti, salici



Ontani, pioppi



Pini e abeti

Formazione terreno, arricchimento in azoto

acidificazione

Le specie di stadi serali tardi sono generalmente competitori forti che finiscono con l'escludere competitivamente le specie pioniere (interferenza o migliore efficienza nello sfruttamento delle risorse).

Connell & Slatyer 1977

Inibizione

Nel modello di inibizione, le specie degli stadi serali precoci impediscono l'insediamento e/o il reclutamento di quelle degli stadi successivi, almeno finché restano in uno stato di salute.



Predazione o disturbo fisico, malattie o morte aprono lo spazio all'insediamento delle specie tardive



Le specie di stadi serali tardi sono generalmente competitori forti che finiscono con l'escludere competitivamente le specie pioniere (interferenza o migliore efficienza nello sfruttamento delle risorse).

Connell & Slatyer 1977

Tolleranza

Nel modello di tolleranza, le specie degli stadi serali precoci hanno scarsa o nulla influenza su quelle degli stadi successivi.

Ad esempio nei campi abbandonati, specie erbacee pioniere monopolizzano lo spazio. Specie tardive germinano e si accrescono, essendo tolleranti all'ombreggiamento, al contrario delle specie pioniere che vengono quindi escluse.



Le specie di stadi serali tardi sono generalmente competitori forti che finiscono con l'escludere competitivamente le specie pioniere (interferenza o migliore efficienza nello sfruttamento delle risorse).

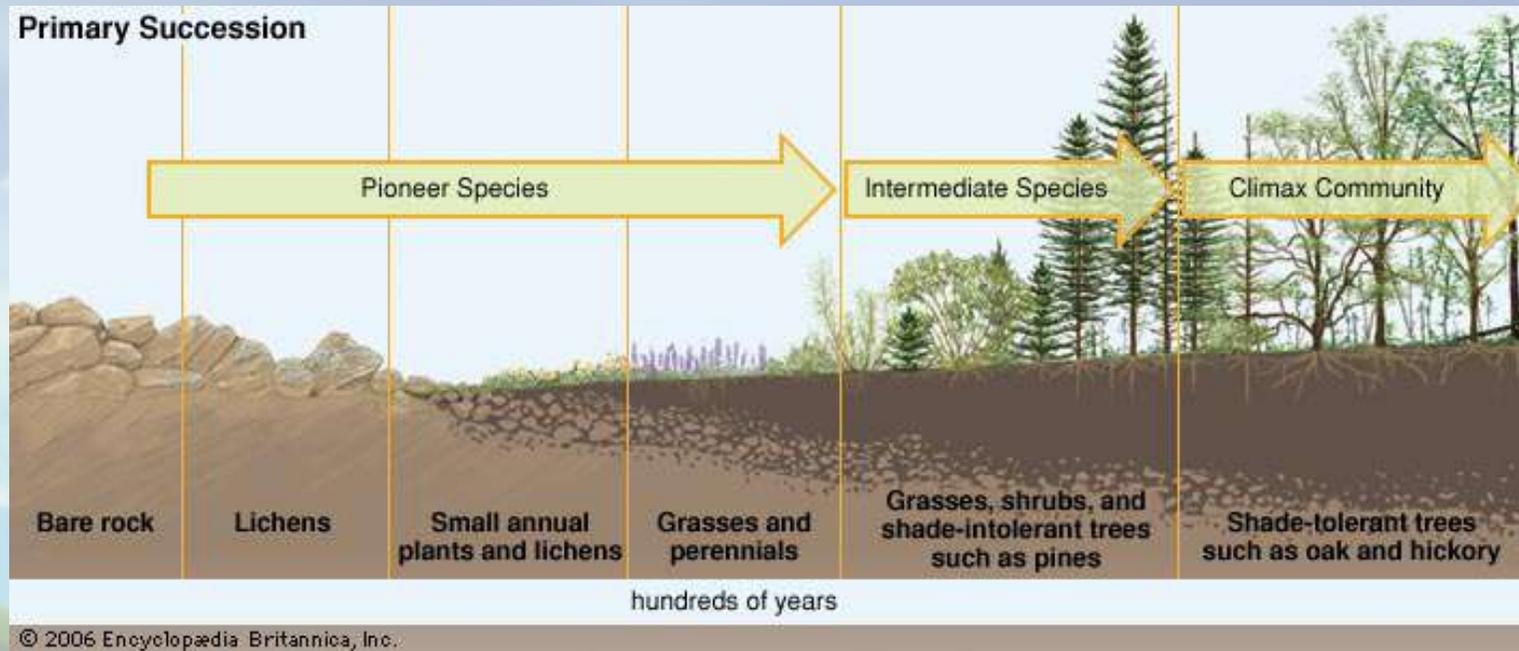
Connell & Slatyer 1977

Termine della successione (?)

Il Climax è teoricamente la situazione finale, stabile e prevedibile, dell'evoluzione di una comunità come conseguenza di una sequenza lineare di eventi successionali.

Lo stato di equilibrio viene raggiunto quando le interazioni fra organismi sono diventate talmente complesse da risultare sostanzialmente definitive.

Es.: Foresta decidua, *Posidonia oceanica*



Il concetto è ormai superato in quanto la stabilità dipende dalla scala di osservazione. Le comunità sono inoltre soggette ad un dinamismo intrinseco dovuto alle variazioni ambientali, disturbo, eventi episodici. Infine, possono esistere più stati di equilibrio per uno stesso sistema.