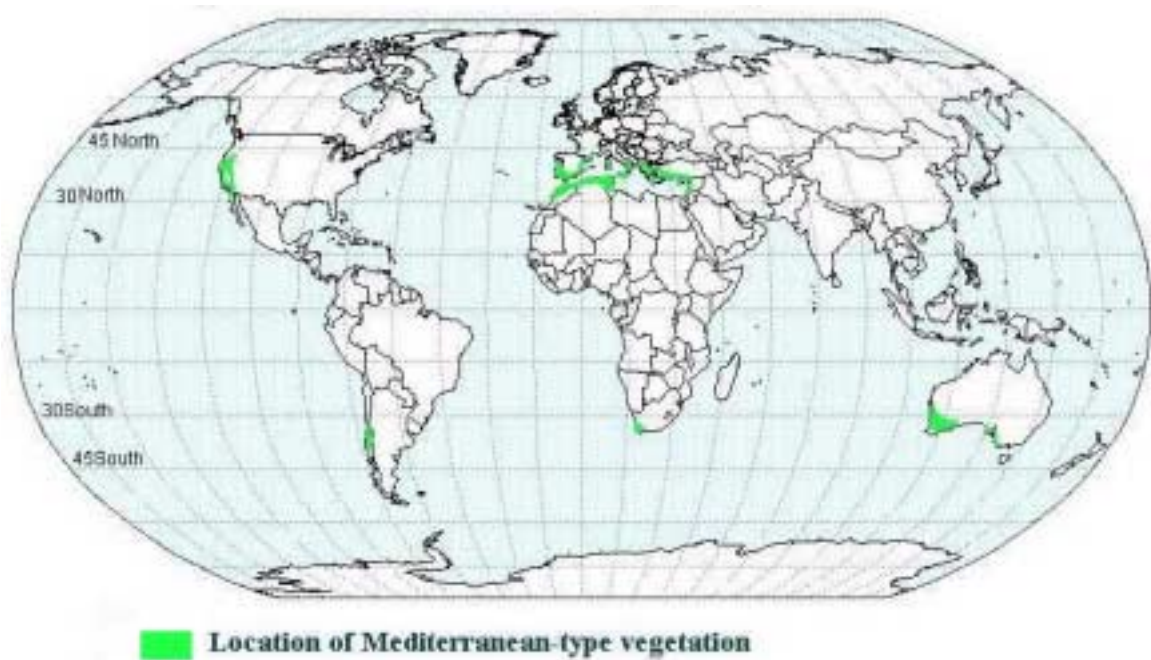


Università degli Studi della Tuscia

Corso di Ecologia Forestale

Prof. Riccardo Valentini

DISPENSE



versione 2.0

Collaborazione di: Sandro Federici, Dario Papale, Annarita Rossi, Giampiero Tirone

INDICE

IL FUOCO COME FATTORE AMBIENTALE

(riferimento: cap12 di “J.P. Kimmins – **Forest Ecology**”)

Introduzione	pag. 1
Tipi e frequenze di incendi	pag. 2
Effetti del fuoco sul suolo	pag. 3
Effetti dell'incendio sugli animali	pag. 9
Effetti del fuoco sugli ecosistemi e sui processi del ecosistema	pag. 10
Effetti dell'esclusione del fuoco	pag. 11
Strategie di sopravvivenza	pag. 13

ECOLOGIA DELLE POPOLAZIONI

(riferimento: cap13 di “J.P. Kimmins – **Forest Ecology**”)

Introduzione_	pag. 14
Crescita delle popolazioni e caratteristiche demografiche	pag. 20
Maggiori determinanti della dimensione della popolazione	pag. 29
Teorie sulla regolazione naturale delle dimensioni delle popolazioni	pag. 31
Ruolo della predazione nella regolazione delle popolazioni	pag. 33
Biologia delle popolazioni vegetali	pag. 36

COMUNITA' ECOLOGICHE

(riferimento: cap14 di “J.P. Kimmins – **Forest Ecology**”)

Introduzione	pag. 39
La struttura	pag. 40
Distribuzione delle specie nei gradienti ambientali_	pag. 42
Gli ecotoni forestali: l'interfaccia tra foresta e comunità di differente fisionomia	pag. 46
Interazioni tra le specie in una comunità	pag. 51
Il principio di esclusione, di competizione e il concetto di nicchie ecologiche	pag. 66
Diversità ambientale o biodiversità	pag. 70

INDICI DI BIODIVERSITA'

(riferimento cap.8 di “J. A. Ludwig, J. F. Reynolds - **Statistical Ecology : A Primer on Methods and Computing**”)

Introduzione	pag. 76
Indici di ricchezza	pag. 77
Indici di diversità	pag. 80
Indici di uniformità o omogeneità	pag. 83

Esempi di calcolo degli indici	pag. 86
Ulteriori osservazioni sulla diversità	pag. 91

SUCCESSIONI ECOLOGICHE

(riferimento: cap15 di “J.P. Kimmins – **Forest Ecology**”)

Introduzione e terminologia	pag. 93
Alterazione delle caratteristiche fisiche dell’ecosistema	pag. 95
I tre maggiori tipi di sere	pag. 97
Velocità dei cambiamenti delle successioni	pag. 102
Successione lineare e ciclica; il problema del concetto di climax	pag. 105
I recenti modelli di successione	pag. 107

IL CICLO DEL CARBONIO

(riferimento: cap3 di “R.H. Waring and S.W. Running – **Forest Ecosystem**”)

Introduzione	pag. 113
Fotosintesi	pag. 116
Respirazione autotrofa	pag. 120
Respirazione eterotrofa	pag. 123
Bilancio del carbonio nella vegetazione	pag. 125
PPN e allocazione del carbonio	pag. 126
Modelli per gli ecosistemi forestali	pag. 131

IL FUOCO COME FATTORE AMBIENTALE

Introduzione

Il fuoco è un fattore ecologico naturale importante quanto il vento o le precipitazioni nel determinare la struttura e la funzione di molti ecosistemi del pianeta.

Il fuoco era un fattore ecologico importante molto prima di venire usato dagli uomini, come è evidenziato dalla presenza di carbone sepolto in antichi depositi sedimentari. Il fuoco scaturisce in natura da attività vulcaniche, fulmini e autocombustioni. Ad esempio, nel solo Canada sono stati registrati, in un periodo di 10 anni, almeno 10.000 incendi causati dal fulmine, con incidenza pari al 27% degli incendi boschivi canadesi.

Il fuoco è un fattore ambientale di bassa frequenza ma di considerevole potenza; la frequenza di un solo evento in parecchie centinaia di anni può essere sufficiente a condizionare l'ecosistema in maniera differente dal suo normale sviluppo in assenza di detto fattore. Ciò è stato osservato in alcune foreste di eucalipto in Australia che si sono conservate grazie ad una frequenza di incendio molto bassa: ogni 350 anni. In assenza del fuoco, gli eucalipti sarebbero stati sostituiti da foreste di faggio australe (*Notofagus* sp.) e felci (*Dicksonia*).

La frequenza degli incendi varia enormemente da una regione all'altra e da un tipo di ecosistema all'altro nell'ambito della stessa regione. La tabella 12.1 mostra la frequenza di incendi per diversi tipi di vegetazione del Nord America.

Vegetation Type and Location	Record Type and Period	Fire Frequency (years)	Reference
Prairie, Missouri	—	1	Kucera and Ehrenreich (1962)
Long-leaf pine and blue stem ranges, southeast U.S.	—	3	Duvall and Whittaker (1964)
Mixed conifers, California	Fire scars on trees (1581–present)	7–9	Wagner (1961)
Ponderosa pine, Arizona	Fire scars on trees (1700–present)	5–12	Weaver (1951)
Mixed forest, Minnesota	Lake sediments (1000 years)	60–70	Swain (1973)
Boreal conifers, Northwest Territories	Fire report records (1966–1972)	110	Johnson and Rowe (1975)
Mixed forest, New Brunswick	Fire report records (1920–1975)	230–1000	Wein and Moore (1977)

Source: After Wein, 1978. Copyright Plenum Press. Used with permission.

Tab. 12.1 Frequenza degli incendi in alcuni tipi di vegetazione in Nord America.

Tipi e frequenze di incendi

Gli effetti ecologici di un incendio possono variare enormemente a seconda della stagione, della quantità, condizioni e distribuzione del combustibile, delle prevalenti condizioni climatiche, della durata e intensità del fuoco, della pendenza, dell'esposizione, del tipo di vegetazione e di suolo e così via.

Gli incendi possono essere divisi in tre grandi categorie:

- 1) incendi sotterranei (non si osserva fuoco superficiale, in quanto le fiamme bruciano gli apparati radicali ed attraverso questi si diffonde enormemente; non è una situazione frequente perché richiede condizioni particolari del suolo e la presenza di un gran numero di ceppaie marcescenti);
- 2) incendi di superficie (il fuoco brucia rapidamente lo strato arbustivo, quello erbaceo e la lettiera; lambisce la base dei fusti senza procurare grossi danni);
- 3) incendi di chioma (incendi che si propagano attraverso le chiome degli alberi, partendo sempre dalla superficie; si verificano quando esiste continuità tra i diversi orizzonti vegetazionali; a volte può lasciare intatti i fusti).

Vari termini tecnici sono utilizzati per definire un' incendio, tra questi durata, intensità e velocità di propagazione.

La durata è il tempo durante il quale si verifica il rilascio di energia in ciascun particolare punto dell'incendio.

L'intensità è il flusso di energia ($\text{cal cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) rilasciata dal fuoco.

La velocità di propagazione è la velocità con cui il principale fronte dell'incendio si propaga sottovento.

I tre tipi principali di incendio possono verificarsi in diverse combinazioni. Un incendio di chioma può essere accompagnato sia da un incendio di superficie che da un incendio sotterraneo, avendo come conseguenza il totale consumo di tutta la materia organica sopra e sotto il suolo minerale comprese le radici poste in profondità.

Alternativamente, un incendio di chioma spinto da un vento forte potrebbe spostarsi attraverso le chiome degli alberi consumando solo le foglie e i rametti e lasciando i fusti e lo strato inferiore della foresta relativamente intatti.

Non sempre le specie arboree vengono uccise a seguito della perdita dell'apparato fogliare causata dal passaggio del fuoco. Alcune, quali la *Sequoia* e il *Pinus ponderosa*, sono in grado di rigenerare rami e foglie.

Gli incendi di superficie in genere bruciano solo gli strati arbustivi ed erbacei. Questi strati sono caratterizzati da specie in grado di ricacciare prontamente grazie agli organi sotterranei che solitamente non vengono danneggiati dal passaggio del fuoco. Gli alberi possono essere più o meno danneggiati, a parità di tempo di incidenza ed in funzione dello spessore della corteccia.

Gli incendi sotterranei tendono ad essere maggiormente distruttivi poiché distruggono gran parte delle radici e ciò generalmente impedisce il ricaccio da parte degli organi sotterranei.

Il danno al suolo potrebbe eliminare la maggior parte dei semi dormienti, rallentando i processi di rinnovazione.

La perdita di lettiera aggrava le conseguenze ecologiche della perdita della vegetazione, ma la successiva caduta di materiale vegetale non carbonizzato contribuisce a bilanciare tale perdita.

Gli incendi si verificano maggiormente nella stagione secca che si presenta in differenti periodi dell'anno a seconda delle aree geografiche.

Un incendio di superficie nel periodo primaverile può avere conseguenze molto differenti rispetto ad un incendio nel periodo estate. Dopo un 'incendio primaverile le piante sono in grado di ricacciare subito così da ridurre al minimo i cambiamenti ambientali. In contrasto, un incendio che si verifica in tarda estate o al principio dell'inverno lascerà il terreno privo di vegetazione fino alla primavera successiva. Ciò comporta una minore protezione del suolo contro l'erosione.

Effetti del fuoco sul suolo

Il modo in cui le caratteristiche del suolo sono alterate dipende dall'intensità dell'incendio e dalla quantità di materia organica che viene consumata.

Un incendio di superficie e di bassa intensità potrebbe avere pochi effetti sul suolo; al contrario un incendio di chioma che consuma tutta la materia organica vivente e non può alterare profondamente i parametri del suolo. Il fuoco, originatosi da fattori naturali o artificiali, causa quindi dei mutamenti nei fattori fisici, chimici e biologici.

A – Cambiamenti fisici

1) Materia organica

Il fuoco accelera i normali processi di mineralizzazione della sostanza organica portando a termine in pochi minuti il lavoro che i batteri e gli altri demolitori della lettiera compirebbero in molti anni, per gli elementi di piccole dimensioni, fino ad alcuni secoli per i tronchi e le ceppaie.

Generalmente il fuoco brucia solo gli strati superficiali, quelli ricchi di sostanza organica, del terreno a causa della elevata richiesta di ossigeno e dell'elevata umidità degli strati più profondi. Comunque il fuoco sotterraneo può bruciare lentamente negli strati più profondi anche la materia organica umida poiché il calore sprigionato asciuga il materiale che è posto intorno.

La materia organica incorporata nel suolo minerale normalmente non è attaccata dal fuoco, tranne che in caso di incendi che sviluppino elevatissime quantità di calore o quando il fuoco penetra in profondità lungo le grandi radici morte.

Un incendio primaverile, quando il suolo forestale è umido, potrebbe bruciare solo la lettiera di ultima formazione, lasciando intatti gli strati F (lettiera in cui non c'è più distinzione del materiale) ed H (humus, sostanza organica rielaborata) mentre un incendio di fine estate potrebbe rimuovere gli strati L (lettiera in cui è possibile osservare la distinzione del materiale) ed F buona parte di quello H. Un incendio di notevole intensità può rimuovere fino a 50 cm di materia organica sopra la roccia in siti aridi.

Viro (1974) riporta una riduzione del 50% negli strati F ed H da 33 a 25 t/ha in seguito alla combustione, in Finlandia, mentre la materia organica dello strato minerale si riduce del 17% nei primi 10 cm e del 7-10% nello strato più profondo del profilo.

Gli effetti del fuoco sulla materia organica del suolo dipenderanno fondamentalmente dalla quantità presente; dove questa è abbondante, la combustione delle accumulazioni superficiali di lettiera potrebbe non costituire una perdita così grave come generalmente appare.

2) Struttura e porosità

Un incendio che rimuove solo lo strato di lettiera avrà limitati effetti sulla struttura del suolo, rispetto ad una rimozione completa degli strati superficiali che lascerebbero il terreno esposto agli impatti delle gocce di pioggia, aumentando così le alterazioni della struttura. Tutto ciò si traduce in un aumento della compattazione del suolo, una riduzione del tasso di infiltrazione ed un aumento dello scorrimento superficiale, a tutto vantaggio dell'erosione del suolo.

In caso di incendi sotterranei, la materia organica colloidale potrebbe essere distrutta ed accompagnata da una perdita di struttura e da una riduzione della porosità.

All'opposto di questi cambiamenti vi è un aumento del pH e dei cationi bivalenti che possono portare ad un aumento della flocculazione e ad un miglioramento nella struttura degli strati superficiali di suoli a tessitura fine.

3) Umidità

Il fuoco riduce le perdite di evaporazione ed intercettazione in proporzione alla riduzione del fogliame.

In un suolo a tessitura grossolana gran parte della capacità di immagazzinamento di acqua del suolo è dovuta alla materia organica e quindi se essa viene bruciata il suolo potrebbe diventare più arido. L'incendio aumenta anche le perdite per evaporazione se tutta la lettiera viene rimossa: perdite che sono limitate in assenza di incendio grazie alla discontinuità idraulica nell'interfaccia tra sostanza organica e sostanza minerale. In zone con un clima caldo e secco con suolo a tessitura media, tali perdite potrebbero essere notevoli.

Il fuoco può ridurre l'infiltrazione delle precipitazioni in vari modi: perdita di struttura del suolo minerale, occlusione dei macropori a causa della cenere,

formazione di uno strato superficiale a ridotta porosità, formazione di uno strato idrorepellente ad alcuni cm di profondità.

In un incendio con elevato potere calorico tutti i componenti del carbonio, se vi è una buona areazione, sono ossidati a CO oppure a CO₂. Comunque in molti incendi si verifica un'insufficienza di calore e/o di ossigeno per la combustione e molti composti organici vengono solo vaporizzati.

La maggior parte del vapore fuoriesce sotto forma di colonna di fumo, ma parte di esso è spinto verso il basso, nel suolo non coinvolto nella combustione, dove in parte condensa su materiali a minore temperatura. La successiva penetrazione di calore porta i componenti più volatili ancora più in basso nel suolo, allargando la fascia affetta da condensazione. Ciò porta allo sviluppo di un ben determinato strato di materiale che, a causa del ricoprimento con sostanze volatili, rivela il fenomeno di idrofobicità. Questo strato idrorepellente riduce la quantità d'acqua che si infila nel rimanente suolo forestale.

La frequenza del fenomeno di idrofobicità varia secondo il tipo di combustibile, di incendio e di suolo. Un suolo sabbioso caratterizzato da un'area superficiale più piccola è più affetto da questo fenomeno rispetto al limo o all'argilla che hanno un'area superficiale maggiore (De Byle 1973).

Incendi che raggiungono temperature di 500 °C ed oltre non inducono idrofobicità poiché la possibile sostanza idrofobica viene distrutta. Temperature di 425-500 °C cominciano a distruggere la proprietà di idrofobicità dopo circa 10 minuti, mentre temperature di 260-315 °C per 10-15 minuti producono uno strato altamente idrofobico e persistente.

I più conosciuti casi di idrofobicità avvengono nel Sud della California su vegetazione a Chaparral (Fig.12.1).

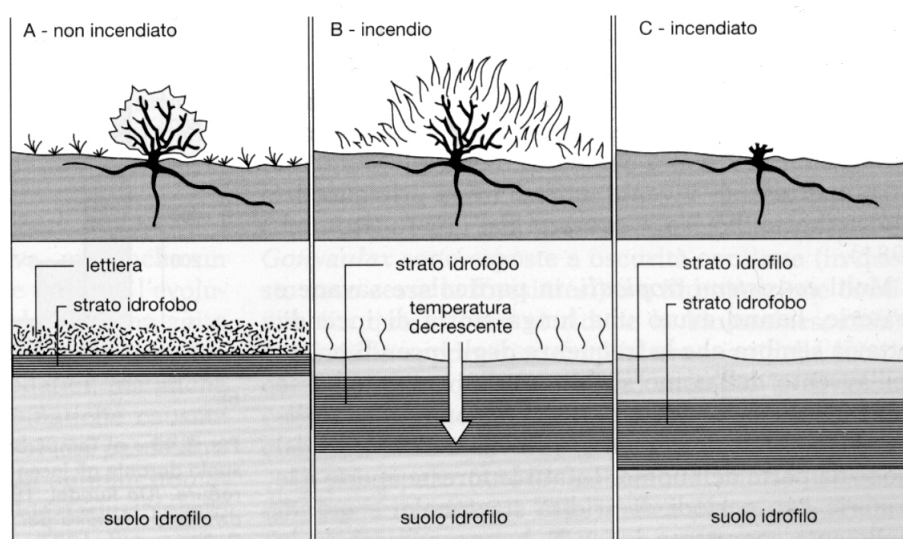


Fig.12.1. Modalità di sviluppo dello strato idrofobo in seguito ad incendio nel Chaparral californiano (De Bono, 1977).

Gli strati L, F, H che si accumulano nei suoli di zone caratterizzate da climi secchi potrebbero essere molto idrofobici durante la stagione vegetativa, impedendo così l'infiltrazione delle piogge primaverili in profondità. La rimozione o la riduzione di questi strati per mezzo del fuoco può quindi migliorare lo stato di umidità del sito. Al contrario, la larga area superficiale delle particelle in un suolo argilloso diminuisce la repellenza all'acqua, mentre la materia organica promuove aggregazione, struttura e drenaggio. La rimozione della materia organica superficiale dei suoli argillosi può avere effetti negativi sullo stato di umidità del suolo.

Generalmente si pensa che l'idrofobicità abbassi il livello di umidità del suolo poiché impedisce l'infiltrazione sebbene questo effetto venga compensato dalla riduzione delle perdite per evaporazione. Ciò accade poiché lo strato idrofobico ostacola il flusso di vapore insaturo verso l'alto attraverso gli strati superficiali del suolo e ciò contribuisce a conservarne l'umidità.

4) Temperatura

La bassa temperatura del suolo è il maggiore fattore limitante per molti ecosistemi polari e di alta quota, infatti rallenta la decomposizione e limita la profondità dell'apparato radicale, riducendo così la produttività della pianta per mancanza di elementi nutritivi.

L'effetto della temperatura sulla decomposizione è indicato dall'ammontare di CO₂ che viene rilasciata dal suolo forestale. Viro (1974) trovò che innalzando la temperatura da 6 a 12 °C lo sviluppo di CO₂ raddoppia, mentre ad una temperatura di 20 °C quadruplica in suoli finlandesi.

Il permafrost presente nel suolo causa una notevole riduzione della capacità drenante e ciò limita ulteriormente lo sviluppo della foresta.

Il fuoco agisce sulle temperature del suolo sia nel breve che nel lungo periodo. Gli effetti nel lungo periodo generalmente implicano un innalzamento della temperatura. Infatti rendendo più scura la superficie del suolo, il fuoco favorisce l'assorbimento di energia solare, e riducendo lo spessore di sostanza organica superficiale, il trasferimento di calore allo strato minerale sottostante è facilitato fino a profondità di 20 cm.

In climi caldi, con foreste poco dense, si possono verificare temperature molto alte alla superficie del suolo forestale, ciò è dovuto al grande input di energia solare e alla bassa conducibilità termica della lettiera. La rimozione degli strati L, F, H espone ad ulteriore irraggiamento il suolo minerale che ha elevata capacità termica e buona conducibilità.

L'energia rilasciata durante la combustione crea anche notevoli effetti nel breve periodo. Sono state registrate temperature superficiali fino a 1000° ma, data la notevole proprietà di coibenza del suolo forestale, la penetrazione del calore è generalmente limitata. Ad esempio, temperature di 350-900 °C furono registrate sulla superficie del suolo, mentre a 5-10 cm di profondità la temperatura era di soli 100 °C.

Incendi di alta intensità generalmente si verificano solo su aree di ridotte dimensioni, così che il riscaldamento del suolo minerale non è normalmente molto intenso.

In uno studio condotto su 44 incendi, in Florida, fu osservato che la temperatura del suolo raramente superava i 52 °C per più di 15 minuti ad una profondità di 3-6 mm.

I più importanti stadi di ignizione dipendenti dalla temperatura sono (Rolston, 1971): a) 100-200 °C, distillazione senza distruzione dei componenti organici volatili; b) 200-300 °C, distillazione e distruzione dell'85% delle sostanze organiche; c) oltre i 300 °C, ignizione dei residui carbonati.

B – Cambiamenti chimici

1) pH

Quando il fuoco ossida i composti organici gli elementi che formano anioni (p.e. N, P, Cl) sono persi in quantità maggiori rispetto agli elementi che formano cationi (Ca, K, Mg).

Le ceneri lasciate dall'incendio consistono largamente in ossidi di questi elementi alcalino-terrosi. Questi ossidi vengono rapidamente trasformati in carbonati che hanno reazione alcalina e tendono a neutralizzare l'acidità del suolo. Conseguentemente dopo un incendio il pH del suolo tende generalmente ad aumentare. Il grado e la durata dell'innalzamento dipenderà dall'intensità dell'incendio, dalla quantità di sostanza organica consumata e dalla capacità tampone del suolo.

Viro (1974) riporta un incremento di 2-3 unità di pH negli strati superficiali del suolo dopo il passaggio del fuoco in Finlandia, ed un ritorno ai livelli originari dopo 50 anni. Il sottostante strato minerale è stato interessato da un incremento di 0,4 unità per circa 20 anni e dopo 50 anni l'incremento era ridotto a 0,2 unità di pH.

Il grado di cambiamento è in relazione con la capacità di scambio canonico del suolo, come la velocità con cui il pH torna ai valori originari.

La crescita di vegetazione erbacea ed arbustiva, che frequentemente si sviluppano dopo il passaggio del fuoco, favorisce il ritorno verso gli originali livelli di acidità, riducendo la lisciviazione dei cationi e attivando la circolazione dei nutrienti.

I suoli tropicali altamente lisciviati, derivanti da materiale molto antico spesso hanno un pH così basso (3-4) che i raccolti agricoli non possono crescere in modo soddisfacente finché il pH non viene abbassato dalla cenere della vegetazione bruciata.

2) Elementi nutritivi

Quando la materia organica viene bruciata, viene rilasciato carbonio sotto forma di ossidi gassosi mentre l'azoto viene perso al crescere della temperatura quando questa si innalza oltre i 300 °C.

Lo zolfo e il fosforo sono soggetti a perdita per gassificazione ed in parte anche il potassio quando le temperature raggiungono i 500 °C. Molti altri nutrienti sono persi sotto forma di ceneri volatili trasportate dal fumo quando si formano grosse colonne che facilmente disperdono le ceneri dalla zona di provenienza.

In conseguenza di ciò la quantità totale di composti chimici come Ca e Mg nel suolo potrebbe aumentare in modo significativo, in caso di incendi di bassa intensità, attraverso l'addizione di cenere proveniente dalla vegetazione arbustiva ed arborea e dalle chiome bruciate. Questa crescita di solito non è persistente in quanto alcuni componenti sono lisciviati ed altri prontamente utilizzati dalla vegetazione residua.

Un effetto importante del fuoco è quello di convertire i nutrienti minerali indisponibili che si trovano nella sostanza organica indecomposta in una forma solubile ed utilizzabile dalle piante.

Di tutti i macroelementi, l'azoto è il più suscettibile alle perdite per incendio. Se l'incendio brucia solo lo strato L e parte di quello F, la quantità di azoto disponibile potrebbe essere accresciuta, poiché il pH e le elevate temperature favoriscono la mineralizzazione delle sostanze rimaste. Là dove il fuoco distrugge completamente gli orizzonti superficiali del suolo, la disponibilità di azoto sarà grandemente ridotta determinando l'invasione del sito da parte di specie azoto-fissatrici libere o simbiotiche.

C - Cambiamenti biologici

Sebbene la temperatura del suolo durante l'incendio possa non essere abbastanza elevata da provocare ignizione, potrebbe però danneggiare la componente faunistica.

La media e microfauna degli orizzonti L ed F hanno mobilità limitata e vengono normalmente uccise durante l'incendio, ma i sopravvissuti nel più basso orizzonte H o nelle zone non bruciate di L, F e H forniscono gli individui necessari alla ricolonizzazione così che il loro numero si può stabilizzare in pochi anni.

Gli effetti sono legati principalmente alla frequenza del fuoco, come è stato dimostrato da studi condotti sui fuochi prescritti nella Carolina del Sud (USA). Il passaggio annuale del fuoco riduce significativamente l'abbondanza di insetti, mentre facendo passare il fuoco ad intervalli di 5 anni non si producono notevoli cambiamenti per quel che riguarda la loro consistenza.

Dove gli incendi sono molto intensi, eliminando tutti gli orizzonti superficiali, si potrebbe avere una notevole perdita di questi animali; fortunatamente questo tipo di incendio, generalmente estivo, si verifica quando molte specie si sono già spostate in profondità per sfuggire alla stagione secca, limitando così le perdite. La persistenza dei cambiamenti della microfauna dipende dal persistere di situazioni critiche del suolo.

Funghi e batteri, grazie alla mobilità delle loro propaggini riproduttive, sono generalmente capaci di ricolonizzare un'area prontamente e perciò i cambiamenti indotti dal fuoco tendono ad essere meno persistenti.

E' stato spesso suggerito che le migliori condizioni iniziali per quanto riguarda la nutrizione in azoto delle piante, in seguito ad un incendio, potrebbe riflettere la fissazione di azoto atmosferico da parte dei batteri che vivono liberi nel suolo. Si ritiene infatti che la combustione della vegetazione accresca l'attività dei batteri azoto-fissatori: soprattutto dei generi *Clostridium* e *Azotobacter*.

Effetti dell'incendio sugli animali

L'incendio colpisce gli animali principalmente in due modi: con gli effetti diretti durante la combustione e con gli effetti indiretti che risultano dai cambiamenti ambientali.

Gli effetti diretti dipendono dalla mobilità degli animali, dalla velocità di diffusione e dall'intensità del fuoco. Vi sono resoconti di mammiferi grandi e piccoli che hanno attraversato a nuoto grandi fiumi per sfuggire ad un incendio nel 1915, nell'Ovest della Siberia, che coprì una superficie di 1.600.000 Km². Molti animali sono abili nell'evitare gli effetti avversi dell'incendio, muovendosi attraverso cunicoli (piccoli mammiferi) verso aree di vegetazione che non siano state colpite dal fuoco, o verso laghi e fiumi. Ovviamente l'incendio avrà effetti diversi sugli animali che hanno bassa mobilità come gli stadi giovanili di uovo o di implume, come sui vecchi, i mutilati e i malati. Questi ultimi sono normalmente soggetti a facile morte e il fuoco accelera solo l'inevitabile.

In caso di incendi molto estesi ed intensi il fumo e/o la mancanza di ossigeno possono causare più morti che l'effetto del calore diretto.

Gli effetti indiretti sono di gran lunga più importanti che non quelli diretti. La maggior parte degli animali vive in un habitat altamente specifico, per ragioni di cibo, di protezione e di competizione con altre specie, in cui esistono particolari tipi di vegetazione che nel complesso creano la situazione ottimale per la prosperità della specie.

Quando si verifica un incendio, il fuoco cambia le caratteristiche strutturali dell'ambiente a cui segue una variazione nell'abbondanza, nelle caratteristiche e nella distribuzione delle varie specie, producendo un mosaico di tipi vegetazionali che in parte favoriscono ed incrementano la diversità della fauna.

I mammiferi nordamericani che per vivere hanno bisogno della foresta adulta e che possono essere allontanati dall'incendio sono: caribù, martora, scoiattolo rosso, grizzly, orso nero, ghiottone etc. Alcune specie di mammiferi sono invece favorite dagli incendi, come alci, cervi, coyote, orso nero, castori e lepri, così come uccelli quali il tacchino selvatico e il fagiano dal collare.

L'incendio svolge un ruolo importante nell'impedire che le praterie vengano colonizzate dalla vegetazione arborea. E' stato osservato che gli erbivori, pascolando maggiormente le specie non infiammabili, facilitano lo sviluppo degli incendi così da mantenere sempre un habitat a loro favorevole. Si possono però trovare esempi che mostrano il contrario.

L'incendio può accrescere la profondità dello strato attivo (suolo non gelato sopra il permafrost a metà estate) da circa 55 cm a 100 cm, con un ritorno ai valori precedenti l'incendio in oltre 50 anni. Non sempre nelle zone fredde del emisfero boreale l'incendio

è un fattore positivo, infatti può avere effetti negativi sulla tessitura fine del terreno nei suoli ad alto contenuto di ghiaccio delle regioni artiche e subartiche. Quando il fuoco rimuove la vegetazione protettiva e la copertura organica del suolo, il ghiaccio si scioglie causando la subsidenza del suolo stesso e un flusso di limo. Una volta che questo processo è iniziato, su grandi aree, zone con vegetazione e suolo stabile si possono trasformare in acquitrini di limo.

Gli animali che vivono in ambienti condizionati dagli incendi hanno sviluppato diversi adattamenti tra i quali una buona velocità di spostamento, un alto indice di nascite ed una capacità di adattamento ai diversi tipi di vegetazione.

Effetti del fuoco sui processi dell' ecosistema

A - Flusso energetico

Il flusso di energia che fuoriesce dal sistema viene considerevolmente accresciuto durante un incendio e successivamente anche la decomposizione potrebbe risultare notevolmente accelerata. La PPN (Produzione Primaria Netta) si riduce in seguito alla totale o parziale eliminazione del soprassuolo, e dove l'incendio ha ridotto lo stato di umidità o fertilità del suolo potrebbe decrescere per un lungo periodo. Alternativamente la PPN potrebbe aumentare a causa del cambiamento nella composizione specifica e/o dalle condizioni edafiche più favorevoli.

Dopo il passaggio di un' incendio di notevoli dimensioni la PPN è imputabile alle sole specie effimere, caratterizzate da una scarsa produzione di biomassa. Queste specie vengono successivamente sostituite da erbacee e arbustive, caratterizzate da un elevato accumulo di biomassa ipogea. Solo quando le specie arboree ricolonizzano l'area, si ricomincia ad avere un significativo accumulo di biomassa epigea.

La produttività secondaria nelle catene di pascolamento viene generalmente incrementata dall'incendio, eccetto là dove si verificano gravi danni al suolo. Immediatamente dopo il passaggio di un' incendio si potrebbe non avere produzione secondaria, ma successivamente con l'aumentare della PPN dell'erba e degli arbusti, la produzione degli erbivori generalmente cresce, normalmente oltre i valori precedenti l'incendio. La maggior parte degli effetti dell'incendio sul flusso energetico è il risultato del cambiamento della biogeochimica dell'ecosistema.

B - Biogeochimica della foresta

La biogeochimica della foresta viene profondamente alterata e modificata dal passaggio del fuoco.

Abbiamo già visto che vi è un cambiamento nella disponibilità dei nutrienti per le piante e nella distribuzione dei composti chimici lungo il profilo del suolo. Gli effetti dell'incendio sui vari parametri ambientali sono altamente variabili a causa della

variabilità dei tipi di incendio. I seguenti esempi danno un'idea degli effetti che si possono verificare.

Nell'Agosto del 1970 la maggior parte del Nord e del centro dello stato di Washington fu percorso da incendi, causati dai fulmini, che si estesero su circa 47.000 ha. I parametri chimici dei corsi d'acqua sono stati misurati in molti spartiacque (473-564 ha di superficie) in una foresta, per circa 10 anni precedenti l'incendio; la foresta era costituita da pino ponderosa e douglasia con sottobosco di *Ceanothus*, e *Purschia tridentata*. Il fuoco produsse un ammontare di ceneri sulla superficie del suolo del peso di 2900 kg/ha, contenente (in kg/ha): N, 23; Ca, 75; Mg, 33; K, 282; Na, 689; la perdita di azoto fu considerata essere direttamente proporzionale alla perdita di biomassa delle piante e del suolo forestale. Durante il primo anno successivo all'incendio, il liscivamento delle ceneri risultò essere pari a (in kg/ha): N, tracce; Ca, 149; Mg, 50; K, 92; Na, 33. Poiché il contenuto di nutrienti della vegetazione precedente l'incendio non fu stimato, e poiché la maggior parte di questi potrebbero essere stati aggiunti al suolo dalle ceneri, non fu possibile misurare la percentuale dei nutrienti persa a causa degli incendi.

La perdita di elementi chimici in un ecosistema a seguito al passaggio del fuoco può portare alla formazione di terre aride dominate da vegetazione arbustiva, in modo particolare in suoli con bassa fertilità e tessitura grezza.

E' stato dimostrato che l'incendio in zone con vegetazione a Chaparral aumenta la disponibilità dell'azoto del suolo incrementando i livelli di ammoniaca e dei nitrati.

Di tutte le perdite di nutrienti che si verificano durante un incendio, le più difficili da quantificare sono quelle dovute al fumo e al flusso di cenere. Molti studi riportano ingenti perdite di azoto volatile e di fosforo durante la combustione della componente erbacea.

La complessità degli effetti del fuoco sul ciclo dei nutrienti è così grande e la conoscenza così modesta che le previsioni quantitative riguardo gli effetti di lungo periodo del fuoco sulla biogeochimica della foresta e sulla produttività sono impossibili da quantificare per la maggior parte degli ecosistemi.

Effetti dell'esclusione del fuoco

Poiché il fuoco è un fattore ambientale, gli ecosistemi caratterizzati da questo elemento si sono adattati alla sua frequenza ed intensità e possono rimanere inalterati solo se tale elemento ne percorre le medesime superfici con determinate frequenze.

Le attività umane hanno alterato tali cicli naturali, introducendo il fuoco in ambienti in cui era un fattore estremamente raro e riducendone l'effetto in ambienti che si sono sviluppati avendolo come componente essenziale.

In foreste adattate al fuoco l'accumulazione di combustibile è limitata, cosicché i frequenti incendi di superficie hanno una bassa intensità e quasi mai si trasformano in incendi di chioma. L'esclusione del fuoco da questi particolari ambienti è estremamente pericolosa per l'accumulo di combustibile sul terreno che può dare origine a incendi di

grosse proporzioni. Il risultato di 50 anni di prevenzione e repressione degli incendi, da parte dell'uomo, in questi ambienti ha determinato un elevatissimo indice di rischio.

Un interessante esempio dell'interazione del fuoco con organismi viventi, è dato dall'avvizzimento dell' *Eucalyptus marginata* in Australia. Quest'albero è suscettibile ad un patogeno radicale, la *Phytophthora cinnamoni*, che ne provoca un'elevata mortalità. Gli incendi (di origine naturale) favoriscono con il loro passaggio lo sviluppo delle leguminose e quindi l'aumento di azoto nel terreno che rende gli *Eucalyptus* più vigorosi e maggiormente resistenti al patogeno. Inoltre l'incendio elimina la *Banksia grandis*, un'altra specie molto suscettibile al patogeno e dalla quale il fungo attacca poi l'*Eucalyptus*, riducendo così la diffusione della malattia. Il controllo degli incendi naturali e la loro sostituzione con fuochi prescritti ha reso le foreste di *Eucalyptus* più suscettibili a questo patogeno.

Strategie di sopravvivenza

L'effetto del fuoco sugli organismi vegetali dipende in gran parte dalla capacità di evitare tale perturbazione mediante difese specifiche, quali una corteccia resistente alle alte temperature come in *Quercus suber* e in molte specie di *Eucalyptus*, o di riprodursi in seguito alla perturbazione stessa. In alcuni organismi, infatti, il fuoco esalta i processi riproduttivi o rigenerativi. Le specie che sono caratterizzate da questi adattamenti possono essere riunite in due grandi gruppi:

A) Pirofite passive

Specie con adattamenti che permettono la sopravvivenza dell'individuo; es.: la corteccia inspessita e suberizzata come *Quercus suber*.

B) Pirofite attive

Specie adattate ad una pronta rigenerazione per pollone oppure ad una rapida rinnovazione in massa da seme. Ne deriva un'ulteriore distinzione.

B1. Pirofite attive vegetative (specie a ricrescita obbligatoria). Specie che dopo l'incendio si rigenerano per polloni, spesso radicali, come alcune specie di *Erica* e *Arbutus*, il *Rhamnus spalaestina*, la *Quercus calliprinos*, il *Pistacia lentiscus*.

B2. Pirofite attive generative (specie a germinazione obbligatoria). Specie che dopo un incendio, si possono rinnovare in massa per seme come *P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. brutia*, alcune specie di *Cistus*, *Tymus capitatus* ed altre.

Le diverse strategie post-incendio producono diverse modalità demografiche dopo l'incendio. Nel Chaparral le specie che sopravvivono al fuoco come pool di semi dormienti nel suolo accrescono la propria popolazione solo nel primo anno dopo l'incendio (Fig. 1a) producendo una grande coorte uniforme per età e soggetta ad un'elevata mortalità dopo ogni incendio; le specie a rigenerazione vegetativa obbligatoria mostrano invece piccoli cambiamenti demografici dopo l'incendio (Fig. 1a) e ritornano

alla loro copertura originaria più rapidamente delle specie con rigenerazione da seme obbligata (Fig.1b) rispetto alle quali hanno un marcato vantaggio competitivo durante il primo decennio che segue ogni incendio (Keely, 1986).

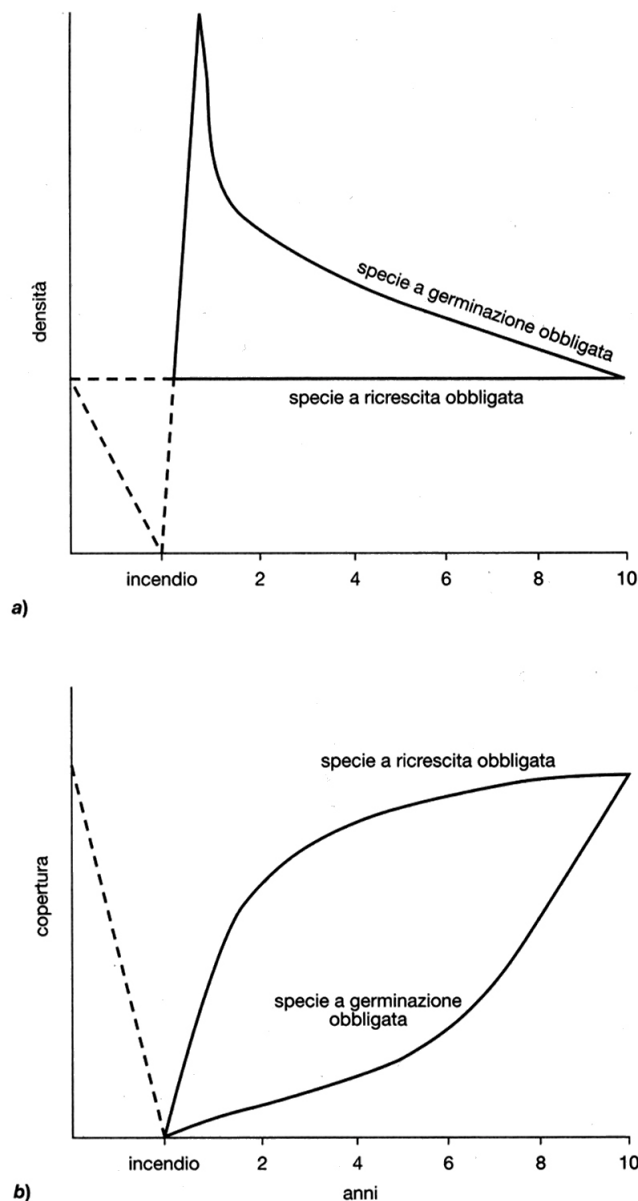


Fig. 2a e 2b. Schema dei cambiamenti demografici in specie a ricrescita obbligata e in specie a germinazione obbligata nell'ambiente subito dopo un incendio (Keely, 1986).

Le specie capaci di germinare dopo l'incendio proteggono i loro semi conservandoli nel terreno, nel caso di piante erbacee, e generalmente in cono o frutti specializzati sui fusti, se si tratta di piante legnose. Il fuoco può indurre la germinazione di tali semi in diversi modi: 1) mediante la rottura meccanica dei tegumenti; 2) attraverso l'attivazione dei sistemi fitocromici per effetto della rimozione delle foglie, che determina una maggiore penetrazione della luce al suolo e un più favorevole rapporto tra rosso vicino e rosso lontano; 3) mediante l'inattivazione di sostanze presenti nel suolo che inibiscono la germinazione.

ECOLOGIA DELLE POPOLAZIONI

Se gli organismi esistessero indipendentemente l'uno dall'altro, l'evoluzione dovrebbe progredire solo sulla base dell'adattamento ai fattori fisici. In molti ambienti fisici estremi, gli organismi non possono essere numerosi a causa delle forti interazioni con l'ambiente, il quale riveste un ruolo dominante nell'evoluzione. Tuttavia in ambienti più miti lo sviluppo evolutivo degli organismi, la forma ed il funzionamento degli ecosistemi sono fortemente influenzati da interazioni interspecifiche ed intraspecifiche.

In tali ambienti, la coevoluzione è stata frequentemente la principale forza nel determinare le caratteristiche della comunità. Gli studiosi delle risorse rinnovabili devono tener presente l'enorme varietà di interrelazioni tra organismi di uno stesso o differente tipo. Ciascuna relazione può essere importante nel determinare il successo della gestione delle risorse forestali.

Introduzione

Gli organismi raramente vivono per lungo tempo come individui isolati. I singoli alberi possono crescere isolati a molti km di distanza da altri alberi della stessa specie, ed i singoli animali possono essere spinti da cause esterne lontano dagli altri membri della popolazione. In ogni caso essi si riproducono (se sono capaci di farlo da soli), creando una nuova generazione, ritornano alla popolazione dalla quale si sono allontanati oppure possono essere raggiunti da altri individui della stessa specie oppure muoiono. La maggior parte degli organismi vive per gran parte della propria vita come membro di una popolazione.

A - Distribuzione spaziale degli organismi

La distribuzione spaziale degli organismi può essere del tutto casuale, a gruppi, oppure seguire uno schema geometrico. In generale è molto raro osservare in natura distribuzioni spaziali completamente casuali o geometriche, in quanto la necessità degli organismi di interagire tra loro li porta ad una distribuzione di tipo a gruppo. Ad esempio, alberi coetanei che sono cresciuti in una buca di luce a seguito della morte di un individuo maturo possono formare una distribuzione a gruppi; altro esempio è la distribuzione a gruppi di pini e cactus in risposta alla diversa disponibilità dell'umidità del suolo in Arizona (USA).

Il raggruppamento degli individui di una popolazione risulta essere il risultato di numerosi processi, tra i quali possiamo osservare:

1) Dispersione del seme

A causa del vento e dei movimenti dell'acqua molti semi e spore possono giungere negli stessi luoghi, questo può determinare un raggruppamento di individui nella generazione successiva. Gli insetti trasportati dal vento possono giungere in una stessa località e tuttavia avere una distribuzione non casuale, in quanto preferenzialmente trasportati lungo direttrici principali. La raccolta e l'immagazzinamento dei semi da parte degli animali è un altro fattore di dispersione a gruppi.

2) Riproduzione

La carenza di dispersione dei propaguli riproduttivi e/o semi a media e lunga distanza, è tipico di generazioni che si succedono in una popolazione più o meno pura nei dintorni della pianta madre. La riproduzione vegetativa porterà alla formazione di nuovi germogli nella vicinanza della pianta madre e la formazione di caratteristici raggruppamenti.

3) Variazioni dell'ambiente fisico

La dispersione degli elementi riproduttivi, anche quando casuale o uniforme, su di un'ampia area, può dar luogo a nuclei di individui a causa dell'eterogeneità dell'ambiente fisico. Per le specie che richiedono una notevole umidità del suolo, solo i semi che si insedieranno su terreno umido sopravvivranno, dando luogo ad un gruppo di individui in tali luoghi. Allo stesso modo le variazioni edafiche possono favorire una distribuzione marcatamente non casuale delle specie vegetali.

Molti animali hanno bisogno di ambienti circoscritti e si troveranno aggregati in aree in grado di soddisfare le loro richieste.

4) Locomozione attiva in risposta ad uno stimolo comune

Gli individui di una stessa specie tendono a rispondere in maniera simile agli stimoli ambientali e ciò può portare ad un'aggregazione.

5) Modificazione dell'ambiente fisico da parte degli organismi

Un interessante esempio di raggruppamento è la caratteristica "isola" che si trova nelle foreste rade subalpine (fig. 13.1) intorno ai fusti.

La neve vicino il fusto di un albero isolato si scioglie prima di quella circostante a causa del gocciolamento, dello scorrimento dell'acqua lungo il fusto ed a causa dell'irraggiamento prodotto dal fusto stesso. Questo processo di scioglimento scopre il terreno intorno alla pianta parecchie settimane prima rispetto a quello circostante, prolungando il periodo utile di crescita per le altre piante. Infatti, questo rapido scioglimento facilita la crescita di arbusti ed altri alberi nel "cratere di neve", e porta alla formazione di singole piante (in foresta) o di isole (nei campi subalpini). Nel terreno lontano dall'albero isolato, la durata prolungata del manto nevoso ostacola lo

sviluppo degli alberi e di un elevato numero di specie arbustive. In questo esempio, la presenza di un individuo modifica l'ambiente, così che altri individui della stessa o di altre specie possano sopravvivere.

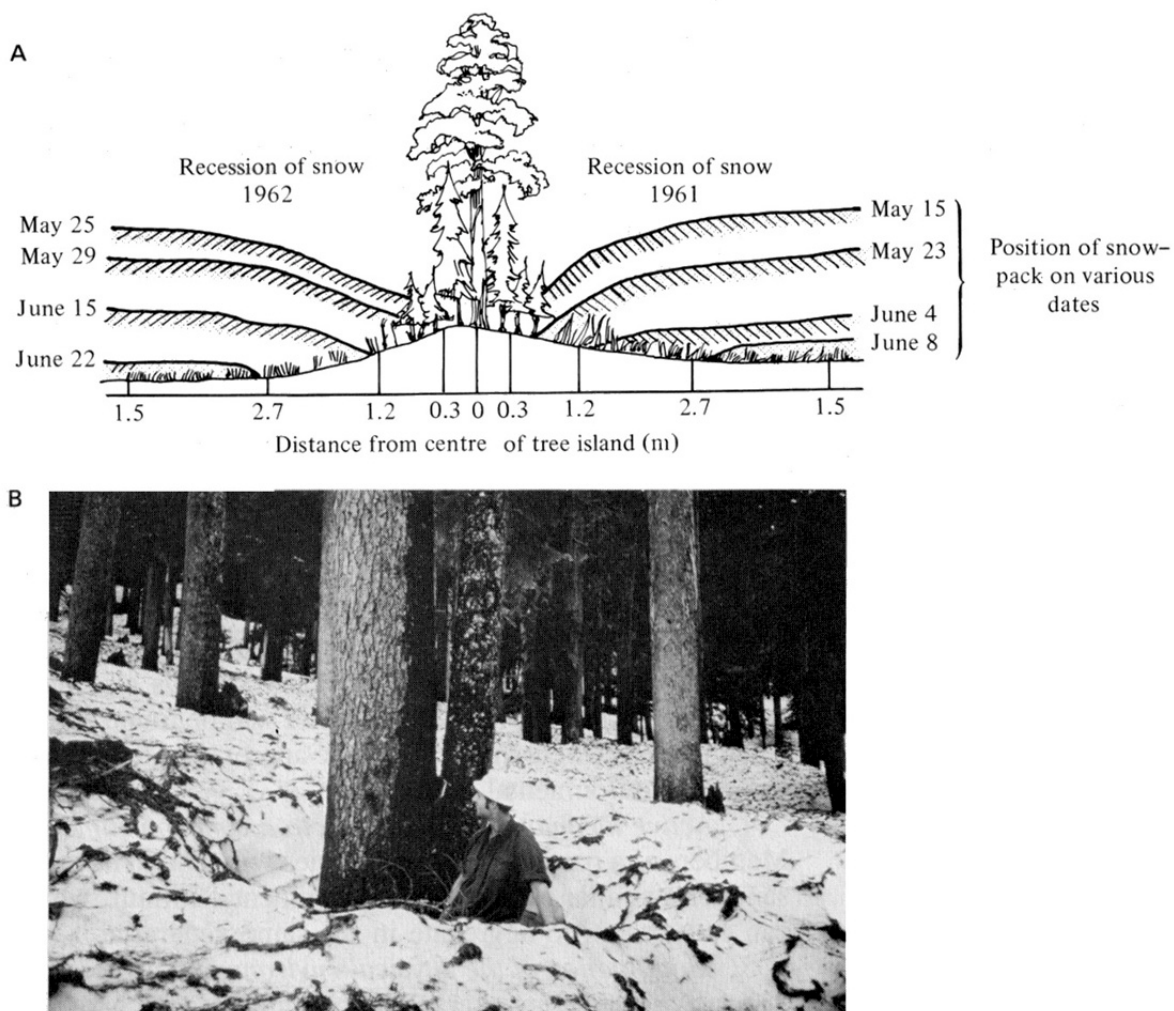


Fig. 13.1: A) diagramma di una piccola isola d'alberi in una formazione subalpina costiera della Colombia Britannica, che mostra lo scioglimento del manto nevoso in funzione della distanza dall'albero centrale e del tempo. B) crateri nevosi in una foresta densa che possono raggiungere i 2 m di profondità ad una distanza di 50 cm dal tronco.

Allo stesso modo la crescita dei muschi, adatti a condizioni edafiche acide, è resa possibile in zone con basso grado di acidità del suolo dalla presenza di piante formanti lettiera acida.

La crescita di piante erbacee esigenti di calcio, su terreni in cui questo è limitato, è facilitata dalla presenza di latifoglie che hanno significativi livelli di calcio nella lettiera e nell'acqua di percolazione che scorrendo lungo il fusto raggiunge il suolo (stemflow).

6) Aggregazione come risultato di fattori biotici

Un ulteriore fattore di aggregazione può avvenire poiché la presenza di altri individui modifica i rischi biotici dell'ambiente. Molte specie sono raccolte o si raggruppano in quegli ambienti nei quali possono contrastare le malattie o sfuggire agli attacchi dei predatori. Un pascolamento assiduo, nelle praterie, può ridurre o addirittura eliminare le specie più appetite che tendono a concentrarsi vicino ai nuclei di arbusti che le proteggono dagli erbivori. Gli animali possono raggrupparsi in luoghi dove possono sfuggire ai predatori ed ai parassiti.

B - Vantaggi e svantaggi di essere un membro di una popolazione.

1) Protezione

Le piante si proteggono le une con le altre dai rigori dell'ambiente, come il vento e le basse temperature .

Molte foreste mature, situate poco al disotto del limite altitudinale, si rinnovano con difficoltà se l'area è sottoposta a tagli estensivi; l'effetto combinato di vento, forte irraggiamento (alte temperature estive) e gelo possono rendere difficile lo sviluppo della rinnovazione o la realizzazione di rimboschimenti.

L'attuale tree line nelle Grampian Mountains in Scozia si pensa essere circa 200 metri più bassa del potenziale climatico dell'area (Pears, 1968), poiché gli intensi disboscamenti hanno causato l'aumento della velocità del vento al livello del suolo, al punto di ostacolare la crescita e la stabilità della rinnovazione. Indubbiamente ci sono altre cause che hanno determinato l'abbassamento della tree line, ma la perdita della funzione protettiva esercitata dalle piante adulte sul novellame è probabilmente una delle maggiori.

Molti animali fanno affidamento su di un riparo costante; ad esempio le api che durante l'inverno formano sciami molto raccolti e serrati all'interno dell'alveare per scaldarsi reciprocamente, mentre in estate le temperature dell'alveare sono controllate da alcune api che, sbattendo le ali all'entrata, ne favoriscono il raffreddamento (Uvarov, 1931). Un numero più elevato di animali si riunisce in inverno per riscaldarsi e ripararsi dal vento e persino gli animali normalmente aggressivi e solitari possono aggregarsi durante i periodi freddi. L'aggregazione di uccelli marini in colonie di riproduzione, i banchi di pesci, le mandrie di ungulati, rappresentano soluzioni per una migliore protezione dai predatori, poiché i membri di un gruppo sono più difficili da catturare rispetto agli individui isolati.

2) Riproduzione

Molte specie sono caratterizzate da un'elevata dispersione e quindi da un ridotto numero di individui su un dato territorio; ciò rende più difficile raggiungere un sufficiente tasso di riproduzione. Gli animali oceanici, come i cetacei ed i pesci d'acque profonde, hanno notevoli problemi riproduttivi se si separano dai branchi,

non ritrovando facilmente un compagno. Alcuni animali, al fine della riproduzione, necessitano della presenza di un gruppo, anche se minimo, di individui.

Ad esempio, per quello che riguarda il cormorano, nelle isole del Perù, perché si formi una colonia con tasso di produttività stabile occorre un minimo di 10.000 uccelli, pari ad una densità di 3 nidi al m². Sembra infatti che la stimolazione derivante dal rumore e dal movimento di tutti gli uccelli della colonia sia necessaria per prepararli all'incontro, alla costruzione del nido, all'incubazione delle uova ed al nutrimento dei piccoli. Risulta quindi che grandi concentrazioni di individui, riducendo il rischio di predazione, favoriscano anche la sincronia della riproduzione, determinando così un incremento maggiore della popolazione, al netto della predazione.

3) Diversità genetica

L'aggregazione di organismi determina una variabilità genetica ed un poliformismo della popolazione e dunque una maggiore capacità di adattamento alla variabilità ambientale. Di conseguenza una specie che può occupare un vasto areale risulta spesso vincitrice nella competizione intraspecifica. Al contrario in una piccola popolazione si ha un alto tasso di deriva genetica che può spesso causare un aumento del rischio di estinzione.

4) Competizione intraspecifica

Sebbene possa avere effetti diversi, la competizione intraspecifica seleziona la popolazione favorendo solo gli individui più adatti agli ambienti e di conseguenza aumenta le probabilità di successo nella competizione interspecifica.

5) Divisione del lavoro e cooperazione

Il comportamento coloniale e sociale risulta essere uno sviluppo evoluzionistico di successo, come evidenziato dalle formiche, dalle vespe, dalle api e dagli uomini. Tutti questi animali hanno ottenuto dei vantaggi dalla cooperazione e dalla divisione del lavoro tra conspecifici. Molti individui, operando insieme, possono compiere molto di più che operando da soli, inoltre la cooperazione facilita lo sviluppo della specializzazione. Le api e le formiche operaie, non impegnate nel processo riproduttivo, possono investire tutti i loro sforzi nella ricerca e nella costruzione del nido. Formiche soldato e le termiti specializzate possono essere adatte al solo ruolo di difesa della comunità. La cooperazione tra predatori aumenta enormemente le loro capacità e l'efficienza della caccia.

L'aggregazione comporta però anche degli svantaggi. Tra questi ricordiamo:

1) Competizione intraspecifica

Poiché la selezione naturale agisce per ridurre la competizione tra le specie, i singoli organismi spesso subiscono diversi effetti negativi a causa della competizione tra individui dello stesso gruppo. Sebbene la competizione intraspecifica possa avere il

benefico effetto di eliminare quegli individui che sono malati o che hanno anomalie fisiologiche, anatomiche o comportamentali che impediscono loro di competere con successo, generalmente gli effetti di una intensa competizione intraspecifica sono sfavorevoli alla popolazione. Come disse Darwin: “ La lotta quasi invariabile sarà più severa tra individui di una stessa specie, poiché essi frequentano gli stessi territori, ricercano lo stesso cibo e sono esposti agli stessi pericoli.” La sovrappopolazione può produrre una varietà di tipi di competizione. Gli alberi in una foresta molto densa competono per lo spazio, per diffondere i loro rami, per la luce, per l’umidità del suolo, per le sostanze nutritive e per lo spazio di radicazione. Questa è una situazione comune per la duglasia (fig.13.3) che vegeta nelle aree umide del nord-ovest dell’America del Nord

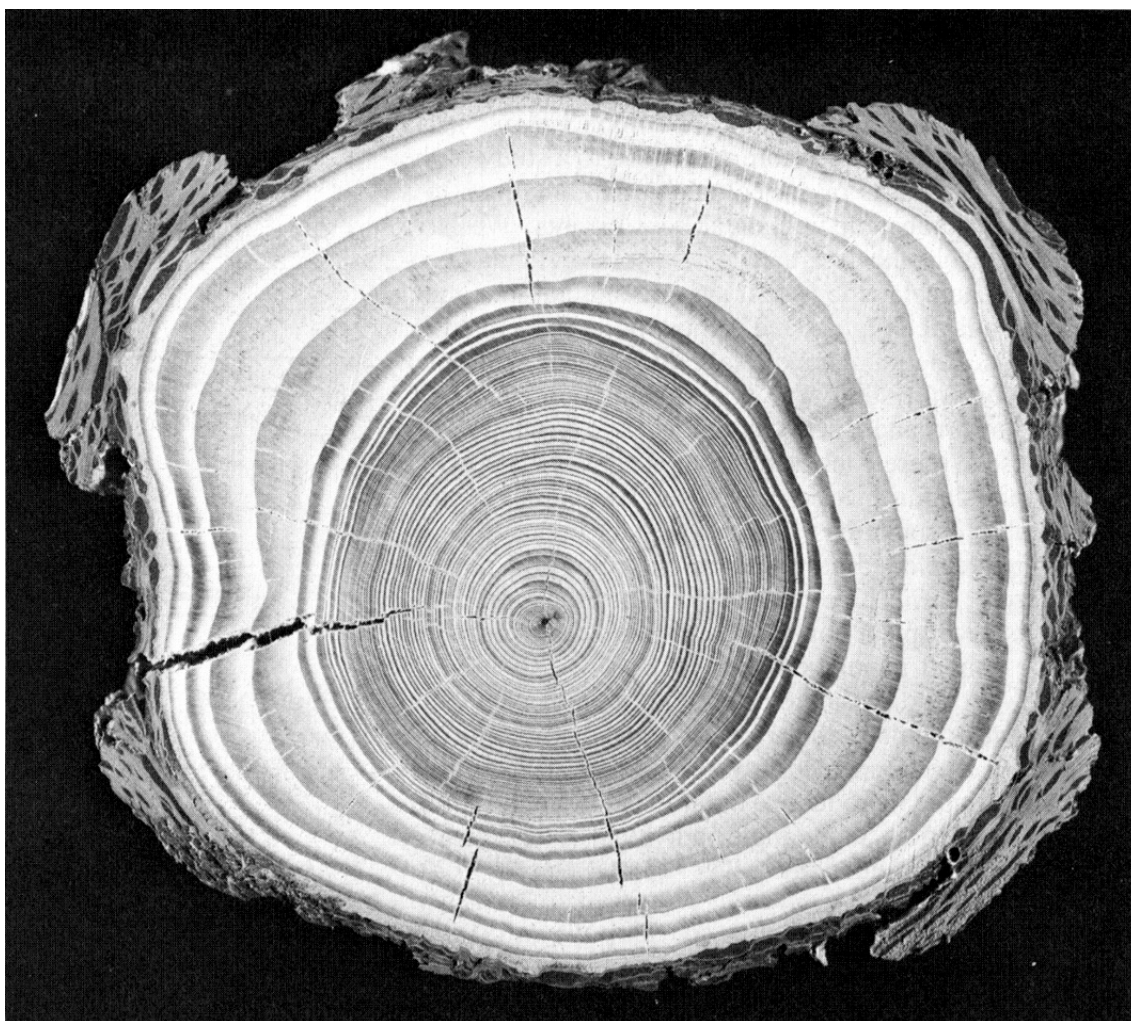


Fig. 13.3: Sezione di duglasia che mostra gli effetti di un’eccessiva competizione per l’umidità. Il fusto aveva un diametro di 7 cm a 80 anni di età; eliminando la competizione raggiunse 14 cm di diametro in soli 8 anni.

La sovrappopolazione tra gli animali può portare ad una dura competizione per il cibo. Se pochi individui esercitano un’azione di dominio sugli altri esemplari, questa competizione può semplicemente ridurre il numero garantendo la sopravvivenza ai migliori.

2) Aumento dei livelli di stress

La vicinanza fisica degli altri membri della popolazione può aumentare lo stress a cui un individuo è generalmente esposto. Lo stress produce cambiamenti fisiologici (cambiamenti nella produzione di ormoni come l'adrenalina) che possono alterare il comportamento e la suscettibilità a malattie ed estremi climatici. Ad esempio si è riscontrato che gli esseri umani sono più propensi ad ammalarsi in seguito ad un periodo di stress rispetto a quando non sono stressati.

I cambiamenti indotti dallo stress nei livelli ormonali possono provocare marcati cambiamenti comportamentali con diverse conseguenze per l'individuo e per la popolazione di appartenenza. Per quel che riguarda gli stress ambientali ed il loro impatto sulla vegetazione forestale, si osserva che, l'aumento delle condizioni di stress rende più suscettibili gli individui creando situazioni di sofferenza.

3) Alterazione dell'ambiente

Alcuni animali danneggiano gravemente l'ambiente con feci ed urine se il loro numero è eccessivo rispetto alle capacità ambientali; queste alterazioni ambientali provocano successivamente crolli numerici nelle popolazioni. Ad esempio, la densità di popolazione di lemming artico aumenta periodicamente fino ad un livello massimo, per poi crollare. Tale crollo si verifica quando gli animali brucano così intensamente la vegetazione da eliminare ogni possibile riparo per sfuggire ai predatori.

4) Trasmissione di malattie

Organismi parassiti, predatori e malattie sono generalmente beneficiati dall'elevata densità dei loro ospiti. I parassiti di piante arboree si sviluppano meglio nel tempo e nello spazio in foreste dense rispetto a formazioni rare.

4) Interferenza chimica

Se le popolazioni di animali diventano molto numerose, gli incontri con altri individui diventano così frequenti che i normali modelli di comportamento sono alterati, tanto da interrompere le normali funzioni di nutrimento ed allevamento della prole.

Crescita delle popolazioni e caratteristiche demografiche

Gran parte della ricerca sulla crescita delle popolazioni è stata fatta dagli zoologi lavorando con animali e usando il numero degli individui come mezzo di verifica più appropriato per descrivere la dinamica delle popolazioni.

E' facile controllare i cambiamenti nel numero di animali adulti in una popolazione verificando il loro aumento nel tempo; essi possono essere esaminati sperimentalmente in diversi modi, come i singoli animali che furono usati nella ricerca da Gause che sviluppò i concetti base delle popolazioni ecologiche.

Gli alberi sono più simili ad una colonia o ad un nido di vespe: funzionalmente un albero può essere considerato come una popolazione di foglie o di gemme unite ad una struttura legnosa con alto grado di organizzazione centrale e di integrazione.

L'indice di area fogliare (Leaf Area Index, m² di area fogliare su m² di superficie) di un ecosistema è una caratteristica di tale sistema, ed il raggiungimento del valore massimo è variabile a seconda dei periodi. Il L.A.I. cresce allo stesso modo di una popolazione animale.

Per ciò che riguarda una popolazione animale si considera ora lo sviluppo nel tempo che questa avrà, partendo da una singola unità riproduttiva (una coppia maschio-femmina per la riproduzione sessuata o un singolo individuo per la riproduzione asessuata).

A – Crescita geometrica

Se un' unità riproduttiva di una specie con ciclo riproduttivo veloce è in grado, in un ambiente che provvede a tutti i suoi requisiti, di vivere e riprodursi sfruttando le abbondanti risorse dell'ambiente, il numero degli organismi aumenterà nel tempo come mostrato in Fig. 13.4. Questo modello di crescita della popolazione è chiamato Crescita Geometrica.

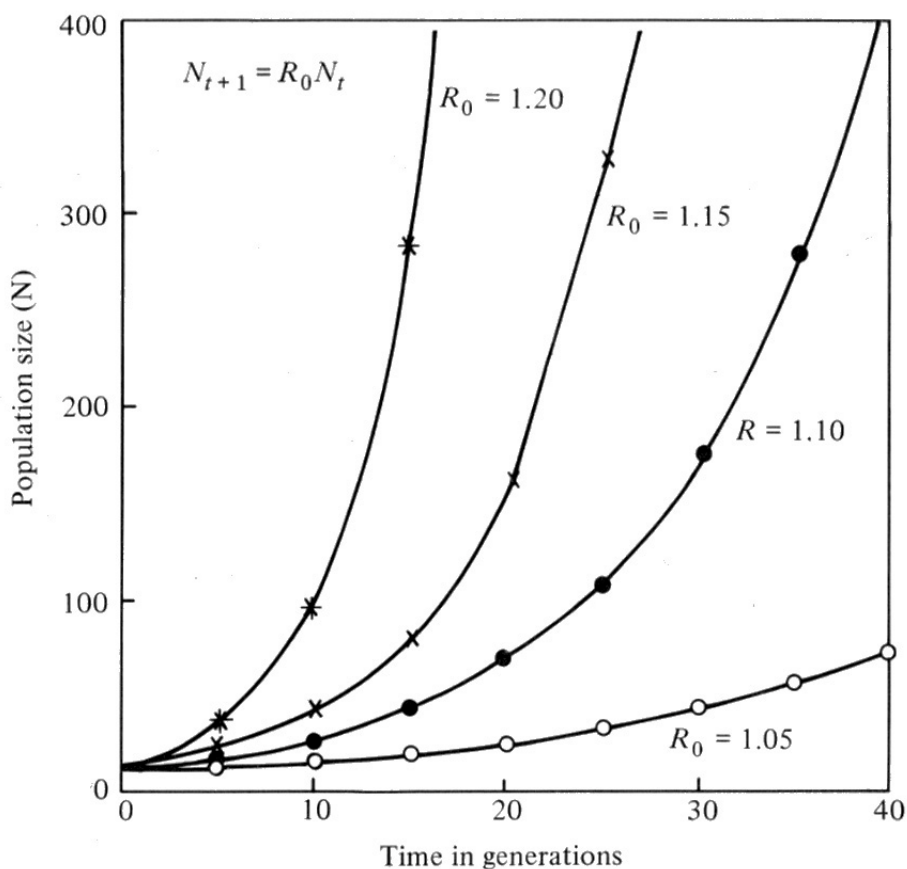


Fig. 13.4: Crescita geometrica nel numero degli organismi con diverse generazioni, partendo da 10 individui, e diverse velocità finali e riproduttive (R₀).

La crescita della popolazione mostra un aumento curvilineo nel tempo pari alla velocità di cambiamento nell'abbondanza da generazione a generazione.

Se gli organismi in questione hanno un ciclo normale, cioè non esiste sovrapposizione di generazioni (piante annuali o insetti con una sola generazione l'anno) la curva può essere descritta da:

$$N_{t+1} = R_o N_t$$

dove:

N_t è il numero degli individui della popolazione nel tempo

N_{t+1} è il numero degli individui nella generazione successiva

R_o è la velocità finale di riproduzione o il numero di prole femminile prodotta per femmina per generazione (assumendo un costante rapporto maschi-femmine).

Se R_o rimane costante ed ha un valore maggiore di 1, la popolazione aumenta. Più R_o è elevata più rapida sarà la crescita.

Se l'organismo in questione si riproduce più volte durante un anno e se la popolazione è costituita da generazioni sovrapposte, la crescita sarà evidenziata dall'equazione differenziale:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

cioè:

La velocità incremento numerico per unità di tempo è uguale alla velocità naturale di accrescimento per il numero di individui.

r è la velocità naturale di accrescimento della specie ed è un parametro che comprende sia le nascite che le morti. E' la velocità di crescita di una popolazione X capitale ed esprime il risultato come velocità di crescita per individuo.

Il parametro r è molto variabile per alcune specie. Per consentire i confronti tra r valori, per differenti popolazioni, gli ecologi usano il parametro " r_m " ovvero "innata capacità di crescita della specie". Tale parametro definisce la massima velocità di crescita di una specie in condizioni ottimali. Il termine r_m è un parametro ottenuto e riferito a condizioni ottimali, ottenibili solo in laboratorio, e viene quindi considerato come valore di riferimento.

B – Crescita logistica

L'incremento geometrico di una popolazione si verifica nella prime fasi di crescita o nel caso di popolazioni sfuggite ai tradizionali agenti di contenimento. Successivamente a questo primo incremento si instaura un feedback negativo, causato da competizione, malattie, stress ed altri fattori, che riducono la crescita della popolazione. Questo feedback negativo è riferito alla resistenza ambientale; infatti come una popolazione inizia a svilupparsi da una singola unità riproduttiva, questa resistenza è bassa e la

popolazione si espande geometricamente. La resistenza ambientale riduce la velocità di crescita della popolazione finché diventa tanto grande che nessun incremento è possibile. Simile crescita di una popolazione è rappresentata graficamente da una “s” o forma sigmoidale ed è chiamata “curva di crescita logistica” (fig. 13.6).

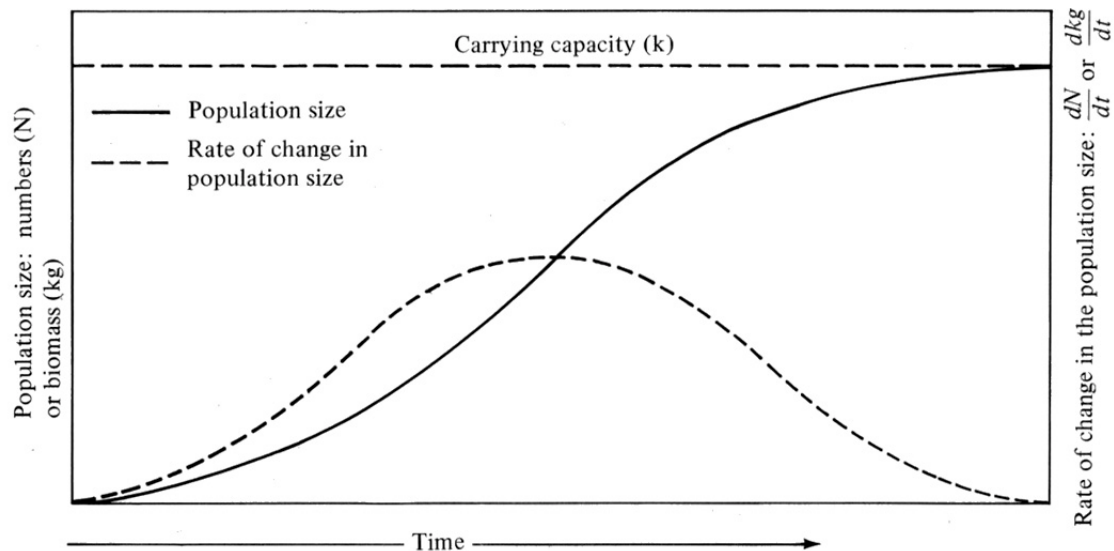


Fig. 13.6: Curva di crescita logistica ideale. Il grafico mostra l'aumento sigmoidale espresso nel tempo e l'avvicinamento all'asintoto K (capacità portante).

La popolazione cresce prima lentamente, seguita poi da un periodo di crescita rapida. La velocità di accrescimento successivamente rallenta e raggiunge un limite superiore (K, capacità portante) asintoticamente. Raggiunta la capacità portante, l'ambiente è “saturo” per quella particolare specie. La resistenza ambientale che determina il potenziale biotico della specie può essere descritta matematicamente e incorporata nell'equazione geometrica della crescita convertita in equazione logistica. Nel caso di generazioni non sovrapposte, R_0 varia in rapporto a quanto la dimensione della popolazione si avvicina al fattore K. (fig. 13.7)

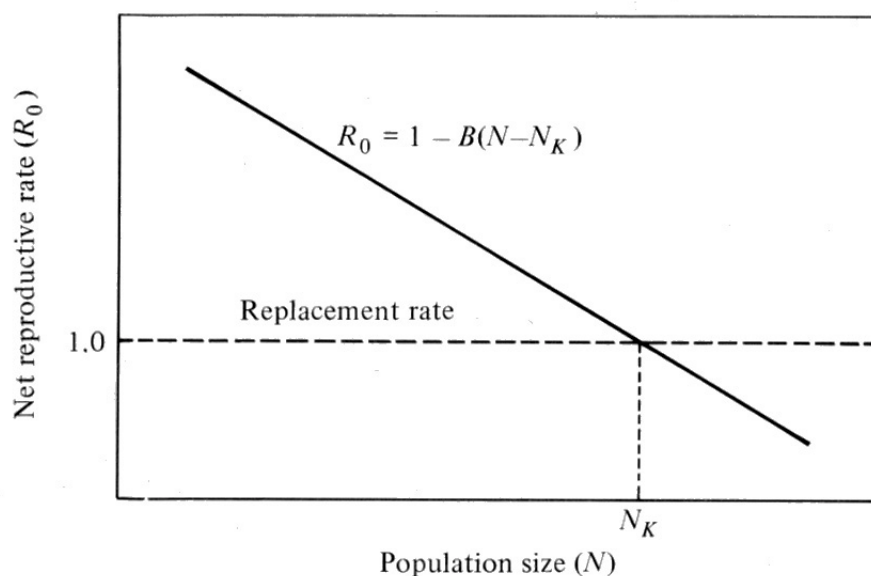


Fig. 13.7 – Relazione tra la velocità di riproduzione finale (R_0) e la dimensione della popolazione (N). R_0 è uguale a 1 quando la popolazione è in equilibrio con la sua densità (alla capacità portante $N=N_K$ e $-B(N-N_K)=0$). La pendenza della linea è uguale a $-B$, cioè il coefficiente che correla il cambiamento nel tasso riproduttivo al cambiamento di dimensione della popolazione.

Quindi,

$$N_{t+1} = R_0 N_t$$

diventa:

$$N_{t+1} = [1 - B(N_t - N_k)]N_t$$

dove $-B$ è la pendenza della curva della velocità finale riproduttiva (R_0) relativa al numero di individui nella popolazione (N), ed N_k è il numero massimo di individui della popolazione alla capacità portante.

Se la pendenza è maggiore di questo valore $-B$ di equilibrio, la popolazione crescerà più rapidamente oltrepassando il valore N_k , attestandosi in maniera oscillante intorno ad essa.

Se poi la pendenza è elevata, le oscillazioni possono arrivare da un estremo all'altro, con R_0 che può raggiungere il valore ovvero l'estinzione della popolazione. (fig. 13.8)

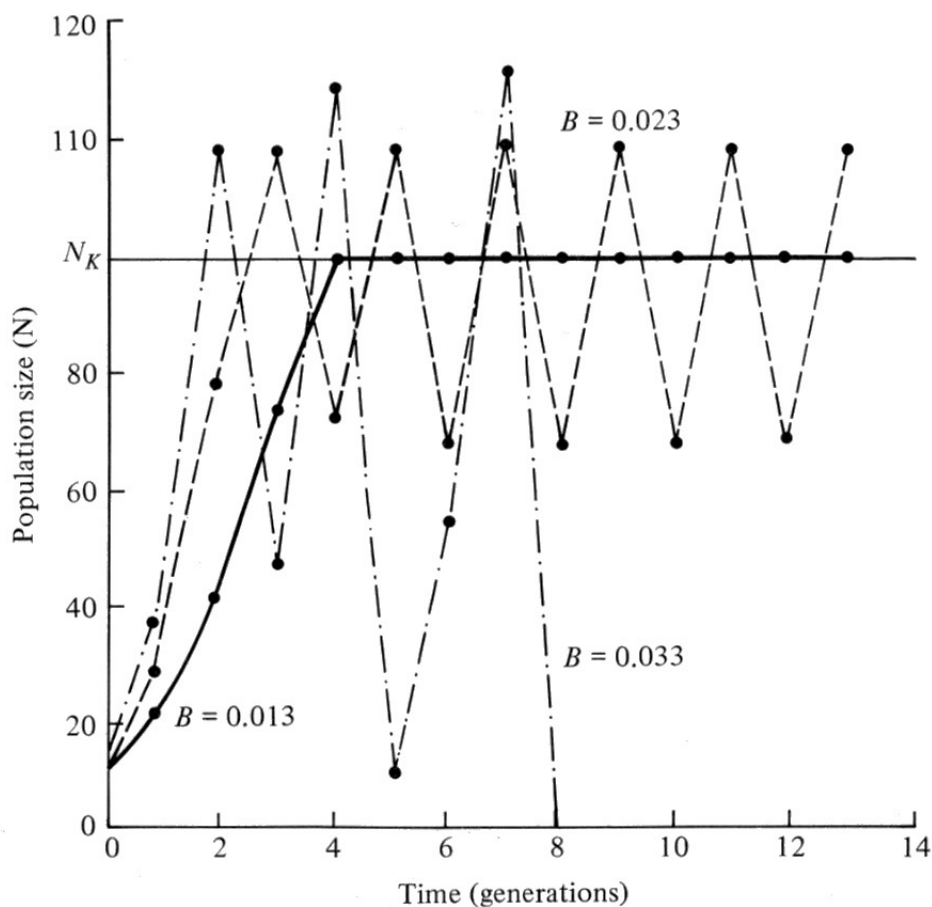


Fig. 13.8 Crescita della popolazione di un ipotetico organismo con poche generazioni e una relazione lineare tra densità di popolazione e velocità di riproduzione finale. La tendenza della popolazione è mostrata per un nucleo di 10 elementi, una densità di equilibrio (N_k) di 100 e per differenti valori di B . Più B è grande, maggiore è l'instabilità della popolazione.

Nel caso di generazioni sovrapposte e a crescita continua, l'equazione differenziale:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

diventa:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rN(K - N)}{K}$$

Quando N raggiunge K, si ha che K-N con (1-N/K) diventa uguale a zero e la popolazione termina di crescere.

Se N è pari a K, la crescita diventa negativa e la popolazione declina.

C – Equazione logistica della crescita e popolazioni attuali

L'equazione differenziale della crescita della popolazione fu proposta per la popolazione umana nel 1838 da Verhulst e successivamente nel 1920 da Pearl e Reed in uno studio della popolazione americana. Un'analisi più recente della crescita nella popolazione americana, mostra che questi autori furono troppo ottimisti a riguardo, anche se la popolazione umana iniziava a rivelare un modello di crescita logistico. Finché la popolazione umana ha continuato a crescere geometricamente numerosi studi hanno confrontato la crescita reale con i modelli logistici ideali.

La crescita di culture batteriche o semplici organismi come protozoi allevati in condizioni costanti, approssima la curva logistica. In laboratorio popolazioni di organismi più complessi, come gli scarabei della farina, inizialmente si adattano alla curva logistica, aumentando sigmoidalmente verso l'asintoto (Gause), ma se l'esperimento viene prolungato la popolazione si trova ad oscillare intorno all'asintoto ed poi declina. Una ricerca rivela che non ci sono casi documentati nei quali la popolazione di un organismo, con un complesso ciclo vitale, ha mantenuto una popolazione costante al di sopra dell'asintoto della curva logistica per più di un breve periodo e che la crescita della popolazione spesso è dissimile dalla forma della curva logistica (Krebs). Questo probabilmente è dovuto al fatto che la curva di crescita logistica è basata su supposizioni che sono frequentemente sconosciute o sperimentalmente o in condizioni naturali. Si esamineremo ora quattro aspetti che possono interferire con il raggiungimento della crescita logistica.

1) Mancanza di risposta al fattore K.

Alcune specie non mostrano un marcato feedback negativo tra densità e velocità di crescita della popolazione. In un'indagine compiuta su 64 popolazioni in crescita, con significativa tendenza all'incremento nel tempo, prove di un feedback negativo furono

trovate solo in 47 specie. Solo per una specie risultarono prove di feedback positivo, dove la velocità di crescita era correlata con la densità (*Homo Sapiens*).

Esistono tuttavia forti dubbi circa la validità statistica di queste conclusioni, e diversi ecologi affermano che siano più frequenti i casi in cui si può verificare un feedback negativo.

2) Ritardi

Se una popolazione è molto sensibile alle interazioni intraspecifiche, un immediato feedback negativo tra l'aumento della popolazione e la velocità di crescita dovrebbe portare ad una crescita di tipo sigmoidale. Se si verifica un ritardo in un simile feedback, la popolazione dovrebbe oltrepassare la capacità portante; maggiore è il ritardo e maggiore è il distacco dalla soglia fissata della capacità portante.

3) Riduzione del fattore K a causa dell'alta densità di popolazione

Per alcune specie, il raggiungimento di consistenti popolazioni è accompagnato da un decremento nella capacità portante ed ad un contemporaneo declino della popolazione. Ciò non si verifica nelle popolazioni arboree, le quali rispondono al raggiungimento del fattore K (in termini di volume o di area basimetrica) riducendo la densità del popolamento ad opera degli individui più competitivi.

Alcune specie di animali sono capaci di evitare di oltrepassare la capacità portante dividendo le risorse tra gli individui di una popolazione. Se si tratta di specie territoriali, le dimensioni del territorio dipenderanno dalle necessità e dalle richieste del singolo individuo, comunque devono essere tali da non aumentare la capacità portante e non diminuirne le risorse. Il valore di K può, nel caso di erbivori non territoriali, essere facilmente ridotto da popolazioni molto numerose.

4) Struttura dell'età della popolazione

L'equazione logistica della crescita è basata sull'assunzione che una popolazione raggiunga una "distribuzione stazionaria dell'età". Ovvero che il rapporto tra individui maturi, immaturi ed adulti in grado di riprodursi, si mantenga costante nel tempo e che il tasso di natalità eguagli il tasso di mortalità. Questo tipo di distribuzione è tipico di popolazioni che hanno terminato di accrescersi e sono in equilibrio con il loro ecosistema. Se la popolazione non riesce a stabilizzarsi in base alla distribuzione delle classi dell'età non seguirà la curva di crescita logistica.

Un esempio di "tabella di vita" specifica per età, con la sommatoria del valore di mortalità è osservabile nella tabella 13.1. Essa mostra il numero di sopravvissuti all'inizio di ogni intervallo di età (classi di età), il numero di morti in ogni intervallo e la velocità di mortalità (numero di morti per 1.000 individui). Più breve è l'intervallo e più dettagliate sono le informazioni sulla mortalità e sulle sue cause. L'informazione più comunemente usata in una tabella di vita è data dal numero di sopravvissuti all'inizio di ogni intervallo di età. Questo può essere rappresentato graficamente con una curva di sopravvivenza, che può essere di due tipi: la cohort o tipo dinamico, e la distribuzione stazionaria

dell'età o tipo statico. Le tabelle di vita di tipo cohort sono realizzate in base alla sopravvivenza di un determinato gruppo di individui, fino alla morte di tutti i componenti.

La tabella di vita statica o istantanea è costruita esaminando la distribuzione dell'età della popolazione nel momento del censimento.

Age Class (<i>x</i>)	Number of Survivors at the Beginning of Age Class <i>x</i> (<i>l_x</i>)		Number of Deaths during Age Class <i>x</i> (<i>d_x</i>)		Mortality Rate Per 1000 Individuals (1000 <i>q_x</i>)		Mean Expectation of Further Life at Be- ginning of Age Class (<i>e_x</i>)	
A. Life table for red deer stags on the Isle of Rhum, Scotland. The table was constructed on the basis of a census in 1957 (Lowe, 1969). Such a table is called a <i>time-specific</i> or <i>static life</i> table as opposed to a <i>dynamic</i> or <i>cohort</i> life table in which the survival of an initial group or cohort of young is monitored until all individuals are dead. Figures in brackets show cohort life table data for the first 9 years for the 1957 cohort.								
1	1000	(1000)	282	(84)	282.2	(84.0)	5.81	(4.70)
2	718	(916)	7	(19)	9.8	(20.7)	6.89	(4.15)
3	711	(897)	7	(0)	9.8	(0.0)	5.95	(3.25)
4	704	(897)	7	(150)	9.9	(167.2)	5.01	(2.23)
5	697	(747)	7	(321)	10.0	(430.0)	4.05	(1.58)
6	690	(426)	7	(218)	10.1	(512.0)	3.09	(1.39)
7	684	(208)	182	(58)	266.0	(278.8)	2.11	(1.31)
8	502	(150)	253	(130)	504.0	(866.5)	1.70	(0.63)
9	249	(20)	157	(20)	630.6	(1000.0)	1.91	(0.50)
10	92	(0)	14	(0)	152.1	(0.0)	3.31	(0.0)
11	78		14		179.4		2.81	
12	64		14		218.7		2.31	
13	50		14		279.9		1.82	
14	36		14		388.9		1.33	
15	22		14		636.3		0.86	
16	8		8		1000.0		0.50	
17	0		0		0.0		0.0	
B. Life table for a hypothetical striped maple population (Hibbs, 1979)								
							Cause of Death	
1	10,000		8750		875	4.1	43% eaten	
							16% winter kill	
							41% other	
2-15	1250		low		low	28.2	little mortality	
16-40	1250		1205		38.4	14.2	$P:R < 1$	
41-100	45		43		15.6	33.6	Crown closure, physical damage	
+100	2		—		low	—		

Tab. 13.1a e 13.1b: Tabelle di vita

Esistono quattro tipo principali di curve di sopravvivenza (fig. 13.11).

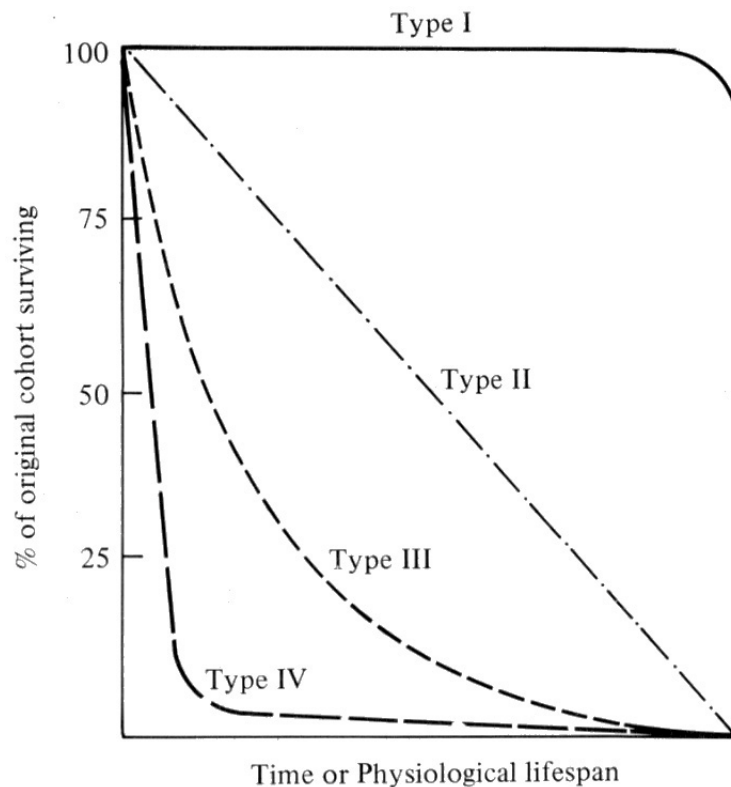


Fig. 13.11: I 4 tipi principali di curve di sopravvivenza.

Nel primo tipo, la popolazione risente poco della mortalità, molti organismi si stanno avvicinando alla fine della vita fisiologica ma non hanno ancora raggiunto tale punto.

Nel secondo tipo, la mortalità è distribuita in modo uniforme in tutte le classi di età.

Nel terzo tipo, una percentuale costante di sopravvissuti muore in ogni intervallo di tempo.

Nel quarto tipo, esiste un'intensa mortalità giovanile seguita da una bassa e costante mortalità per il resto della durata della vita.

Molte specie di uccelli sono rappresentate dal secondo tipo, mentre il terzo è caratteristico di molte specie di pesci ed invertebrati marini. Le piante possono seguire tutti le tipologie; molte specie vegetali hanno un'intensa mortalità giovanile, seguita da un rapporto costante di mortalità negli adulti, quindi si colloca in posizione intermedia tra secondo e terzo tipo, altre specie sono intermedie tra primo e secondo.

La curva di sopravvivenza non è una caratteristica fissa di una popolazione, essa cambia se cambia l'azione di uno degli agenti di mortalità. In una popolazione in cui il tasso di mortalità e natalità si mantengono costanti per un considerevole periodo di tempo, la distribuzione in classi di età rimane molto regolare e costante.

Popolazioni che hanno una distribuzione delle classi di età stabile, ma che hanno un alto numero di individui giovani, cresceranno geometricamente.

Se la distribuzione delle classi di età cambia nel tempo e si orienta verso una situazione di stabilità, la curva avrà una forma sigmoideale.

In molti casi l'equazione logistica della crescita è troppo semplice per rappresentare accuratamente l'evoluzione in natura di un popolamento, tuttavia alcune popolazioni possono essere ben rappresentate da questo tipo di rappresentazione.

Maggiori determinanti della dimensione della popolazione

Il numero di individui di una popolazione risulta dall'azione combinata di quattro principali fattori: NATALITA', MORTALITA', IMMIGRAZIONE ED EMIGRAZIONE.

A – Natalità

La natalità si riferisce al processo di produzione di nuovi individui da riproduzione sessuata o asessuata ed è la velocità di nuova prole prodotta per femmina per unità di tempo.

La fertilità di sostituzione è il livello in cui ogni unità riproduttiva (o coppia) produce in media un numero di individui che li sostituisce.

La natalità varia durante la vita di un organismo: esiste sempre un periodo preriproduttivo ed a volte uno postriproduttivo.

	Early, ^a 10–20 yr	Intermediate, 20–40 yr	Late, 40–60 yr
Conifers			
Pines	Jack, pitch, lodgepole, knobcone, Virginian, sand, Monterey, bishop, slash, loblolly	Red, eastern white, shortleaf	Sugar, western white, ponderosa, limber, whitebark
Other	Tamarack, black spruce, northern white cedar, Port Orford cedar, southern white cedar, cypress	Red and white spruce, balsam, fir, Douglas-fir	Spruce, true firs
Hardwoods	Willow, cottonwood, aspen, alder, gray birch, paper birch, pin cherry, red maple, bigleaf maple, box elder, scrub oak, and other fast-growing short-lived trees that produce small seeds	Hickories, maple, basswood, ash, elm, sycamore, chestnut, buckeye	Beech, oak

Source: After Daniel et al. Copyright McGraw-Hill Book Co., NY. Used with permission of publisher and authors.

^aMany of these species may produce appreciable quantities of seed after as few as 5 years.

Tabella 13.2: Età di pieno ritmo riproduttivo di alcune foreste nordamericane.

Type of Animal	Age of First Reproduction
Planktonic organisms	Few days
European voles	Few weeks
Tropical sparrow	6–8 months
Nontropical songbirds	1–3 years
Beaver, wolf, lion, and whale	2 years
Deer, bison, bear	3 or more years
Elephant	8–16 years
Rhinoceros	20 years

Tabella 13.3: Età iniziale per la riproduzione animale

La numerosità della prole prodotta da un organismo rappresenta il bilancio tra i costi di energia necessari a produrla e il beneficio di una maggiore variabilità genetica per le generazioni future.

Dove il rischio di mortalità è elevato o dove la competizione è scarsa la migliore strategia è produrre prole numerosa, mentre in ambienti uniformi con elevata competizione intraspecifica una prole poco numerosa è più vantaggiosa.

B – Mortalità

Dalle tabelle di vita si può osservare che due popolazioni con la stessa abbondanza possono seguire due modelli di crescita completamente differenti a causa di differenti distribuzioni nelle classi di età.

La mortalità, che può giungere prima o dopo il periodo riproduttivo, è il risultato di molti fattori diversi tra cui malattie, predazione, parassitismo, scontri fisici, fame e avverse condizioni climatiche.

C – Immigrazione ed emigrazione

Per alcune specie, l'arrivo di individui o il loro allontanamento da altre aree del normale territorio di un gruppo costituisce il maggiore fattore di regolazione della popolazione stessa.

In uno studio sulla regolazione delle popolazioni del topo di terra (Krebs e Myers) si stabilì che la dispersione era una componente fondamentale per lo sviluppo delle popolazioni. Recintando un'area, il numero di topi aumentò di circa tre volte la normale densità; questa condizione determinò un superpascolamento del territorio e successivamente si determinò un'elevata mortalità per fame che dimezzò rapidamente la popolazione. In condizioni naturali si osservò invece che, circa il 56% dei maschi ed il 69% delle femmine emigrava dal territorio di nascita.

Teorie sulla regolazione naturale delle dimensioni delle popolazioni

A – Biotica o densità – dipendente

Il primo documento nella moderna discussione sulla regolazione delle popolazioni, presentava l'idea che una popolazione si può mantenere ad un livello approssimativamente costante a causa di un bilancio tra perdite e riproduzione (bilancio di natura). I fattori naturali di mortalità furono classificati come “facoltativi” e “catastrofici”. I primi agiscono più intensamente all'aumentare della popolazione e sono definiti densità-dipendenti, mentre i secondi sono densità-indipendenti.

Il concetto del bilancio di natura fu poi sviluppato da Smith, un entomologo, lavorando sul controllo biologico di insetti in California. Osservò che le popolazioni mostrano due maggiori fattori di crescita: una tendenza a variare di numero nel tempo, ed una tendenza a variare nell'abbondanza che è caratteristica di un particolare ambiente. Smith sostenne che la densità media non può essere determinata dalla mortalità densità-indipendente, ma tali fattori, come il clima, possono agire da densità-dipendente solo in alcune circostanze.

Se una specie ha necessità di rifugi per evitare la mortalità indotta dal clima e se tali rifugi sono insufficienti, la mortalità aumenta all'aumentare della popolazione, ed in seguito il numero degli individui dotati di rifugi rimane costante.

B – Abiotica o densità – indipendente

Un entomologo suggerì che molti insetti immaturi che sono parassitizzati sarebbero stati comunque uccisi dai fattori climatici, e che il parassitismo è subordinato al clima nella regolazione della densità di una popolazione. E' la teoria dei “fattori di mortalità compensatori”: se un fattore di mortalità non uccide un organismo, esso può morire a causa dell'azione di un secondo fattore.

C – Auto-regolazione o regolazione intrinseca

Implicita nelle teorie discusse è l'opinione che tutti gli individui di una popolazione sono identici nelle loro caratteristiche. Si trascurano così le variazioni genetiche e fenotipiche all'interno della popolazione che invece provocano delle risposte diverse ai vari fattori ambientali. La teoria dell'auto-regolazione ritiene che variazioni nel tempo del numero di individui di una popolazione è una importante componente della regolazione: le fluttuazioni di una popolazione sono intrinseche agli individui proprio attraverso i meccanismi fenotipici e genotipici.

Un ecologo britannico che lavorò principalmente sugli uccelli osservò che, essendo il cibo un elemento critico, talune specie avevano sviluppato un meccanismo comportamentale per limitare la popolazione prima di essere minacciati dell'insufficienza di cibo.

Un meccanismo di questo tipo è la territorialità, ovvero le coppie allevano la prole in territori ben determinati, la cui dimensione è correlata al numero di prole allevata nell'annata. Variando la disponibilità di cibo, varia l'estensione dei territori, producendo così una variazione nella densità della popolazione.

D – Comprensiva o compromesso

Un largo numero di ecologi sostiene che l'abbondanza e la distribuzione di molte popolazioni sono determinate da una combinazione di meccanismi estrinseci ed intrinseci, biotici ed abiotici, densità-dipendenti e densità-indipendenti. La particolare combinazione di fattori regolatori varierà da caso a caso, inoltre il meccanismo di regolazione può variare a differenti stati del ciclo di vita.

- Meccanismi regolatori: sono definiti quei fattori ambientali o agenti che, non influenzati da densità, contribuiscono a fissare il potenziale ambientale o a cambiare l'intervallo di regolazione quando la capacità non è raggiunta.
- Meccanismi dominanti: sono definiti come l'azione di fattori ambientali repressivi, collettivamente o singolarmente, che aumentano se la popolazione cresce e diminuiscono se la popolazione decresce.

In ambienti dove i fattori regolatori determinano un'alta popolazione potenziale, questa aumenta fino al punto in cui i fattori dominanti agiscono su di essa fino a determinarne la consistenza massima accettabile.

Le teorie comprensive variano molto nel numero e nella tipologia di fattori che sono inclusi (fig. 13.12 – fig. 13.13).

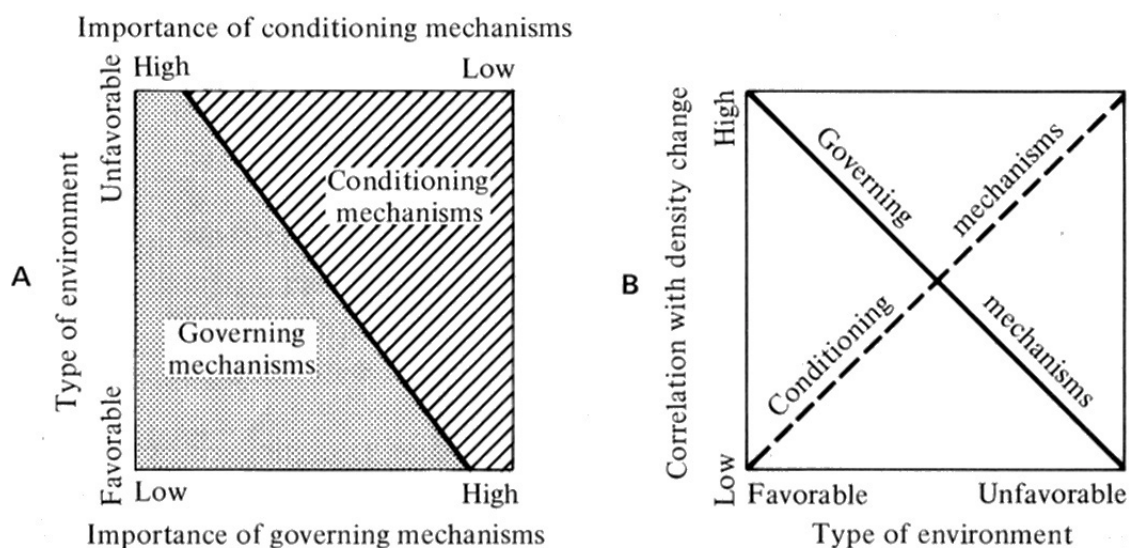


Fig. 13.12: Variazione dell'importanza dei meccanismi densità-dipendente e densità-indipendente nella regolazione di popolazioni in differenti ambienti. (A) Importanza del meccanismo regolatore (densità-indipendente) e del meccanismo dominante (densità-dipendente) in diversi ambienti. (B) Correlazione tra cambiamenti della densità di popolazioni e meccanismi regolatori e dominanti.

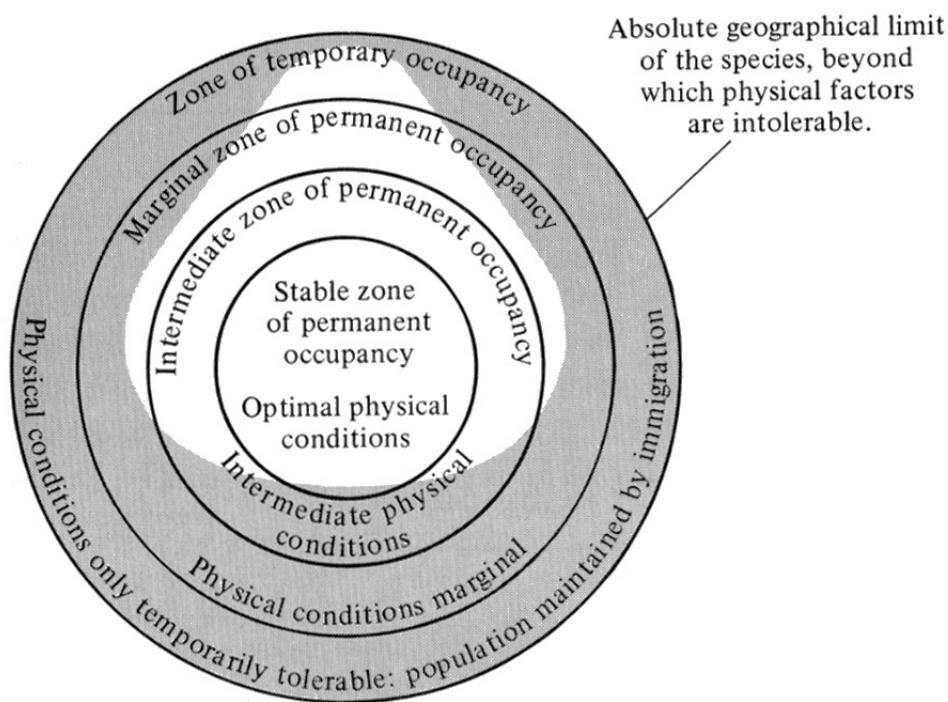


Fig.13.13: Azione dei meccanismi di regolazione e di dominanza in differenti parti del range vitale delle specie.

Un esempio per capire la teoria complessiva è il fenomeno delle fluttuazioni cicliche delle popolazioni. I cicli nelle popolazioni sono fluttuazioni, in periodi relativamente costanti di medio e lungo termine, della densità delle popolazioni. Queste fluttuazioni si verificano in varie parti del mondo in differenti tipi di esseri viventi, ma malgrado diversi anni di studio non ci sono ancora delle adeguate spiegazioni.

Ruolo della predazione nella regolazione delle popolazioni

L'interesse nell'interazione predatore-preda fu stimolato dagli studi di Elton sulle fluttuazioni cicliche delle popolazioni animali. Nella metà degli anni '20, una semplice equazione fu derivata per descrivere, per popolazioni con generazioni sovrapposte e con allevamento continuo della prole, gli effetti di preda-dimensione della popolazione sul predatore e viceversa. Questo include una modificazione delle curve di crescita geometrica per perdite dovute ai predatori.

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N$$

diventa

$$\frac{dN}{dt} = (r_1 - k_1 P) N$$

dove: N è il numero di prede
 P è il numero di predatori
 r_1 è la capacità di incremento delle prede
 k_1 è una costante che misura la capacità delle prede di fuggire ai predatori.

L'equazione per la popolazione di predatori in assenza di prede (assumendo un declino geometrico in assenza di cibo) è:

$$\frac{dP}{dt} = -r_2 P$$

dove: r_2 è la velocità di morte dei predatori in assenza di prede ed è modificata come segue in presenza di prede:

$$\frac{dP}{dt} = (-r_2 + k_2 N)P$$

dove: k_2 è una misura dell'abilità del predatore a cacciare la preda.

Risolvendo entrambe queste due equazioni, partendo dallo stesso valore iniziale, si producono oscillazioni (fuori fase) delle due popolazioni (fig. 13.15).

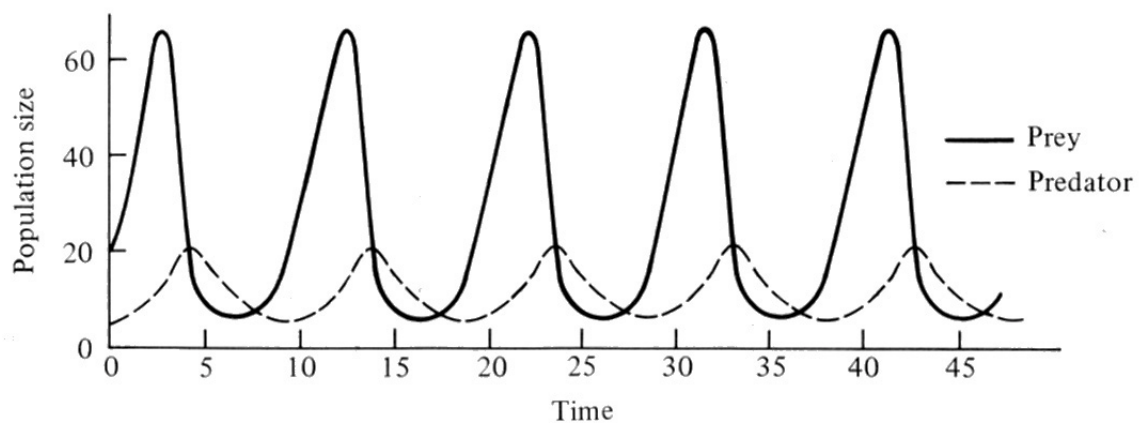


Fig.13.15: Classica oscillazione preda-predatore come predetto dalle equazioni descritte nel testo, con $r_1=1.0$ $k_1=0.1$, $r_2=0.5$ and $K_2=0.02$.

L'importanza delle oscillazioni dipende dalla densità iniziale della popolazione. Un esempio classico di questo ciclo oscillatorio è quello della lince e della lepre nella Baia di Hudson in Canada.

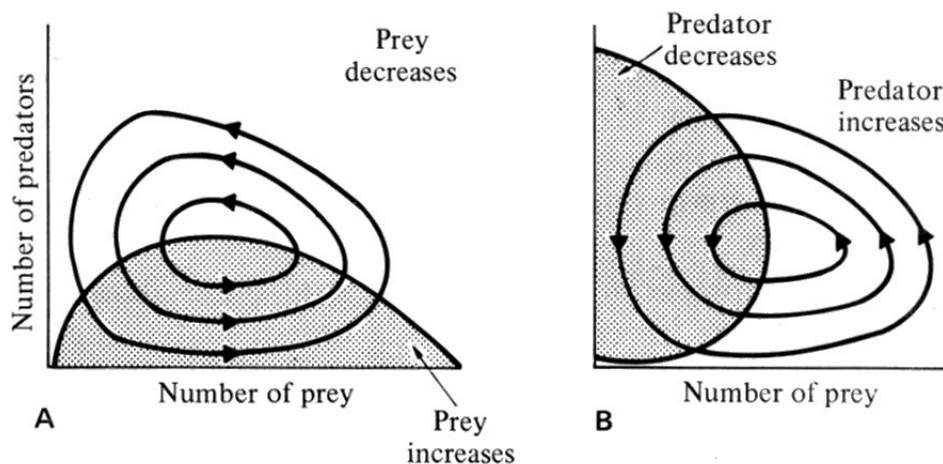


Fig.13.16: La figura rappresenta le oscillazioni predatore-preda espresse senza la dimensione del tempo, sotto forma di un diagramma di fase. Le curve mostrano la direzione dei cambiamenti, nel tempo, dei rapporti numerici predatore-preda partendo da diverse combinazioni iniziali. La pendenza delle curve dipende dai valori di r_1 e k_1 , r_2 e k_2 . Le linee concentriche rappresentano differenti combinazioni iniziali predatore-preda.

Risposte funzionali e numeriche dei predatori

Holling (1965) lavorando su una popolazione di European Pine sawfly, in Canada, studiò la capacità di risposta di un predatore alle variazioni della disponibilità di prede. La capacità era valutata come variazione del numero di prede mangiate per predatore per unità di tempo, in risposta alla variazione delle prede. L'indagine rivelò 3 tipi principali di risposta funzionale:

- nel primo tipo il numero di prede consumate per predatore per unità di tempo aumenta linearmente all'aumentare della densità di prede, fino a raggiungere il valore di saturazione, in cui il numero delle prede catturate per predatore diventa indipendente dalla densità di prede.
- nel secondo tipo, la crescita del numero di prede catturate per predatore è inizialmente esponenziale e dopo un lento declino si assesta sui valori massimi diventando così indipendente dalla densità delle prede.
- nel terzo tipo, la risposta segue una curva sigmoideale, ed è tipica di predatori vertebrati che sono polifagi. Infatti la risposta del predatore, alla crescita della popolazione di una particolare specie di preda, è limitata a basse densità di preda: poichè il predatore guadagnerebbe poco in termini assoluti, trasferendo la sua ricerca da altre prede a questa specie. Comunque con l'aumentare della densità il predatore si indirizza sempre più verso questa specie, dato che la riconosce facilmente e sa dove e quando può predarla, aumentandone quindi la velocità di predazione.

Questi tre tipi di curve sono mostrati nella figura 13.18.

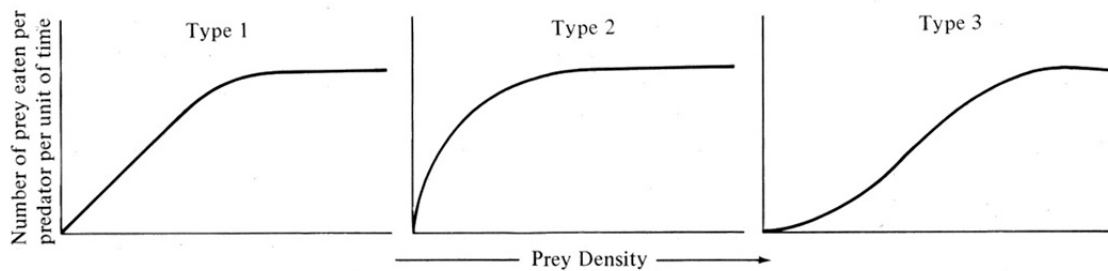


Fig.13.18: Le tre principali curve di risposta per una popolazione di predatori all'incremento della popolazione di prede.

La pendenza delle tre curve varia in accordo con l'efficienza del predatore a trovare le prede. Nel terzo tipo dipende anche dal grado di polifagia del predatore.

I predatori possono rispondere a un maggior numero di prede anche con una maggiore densità di popolazione (risposta numerica). Questo è ovviamente un fenomeno a lungo termine e poiché ci sono dei ritardi, la risposta numerica tende a generare le oscillazioni predatore-preda.

Possono verificarsi tre tipi di risposta numerica:

- 1) Le popolazioni di predatori possono aumentare
- 2) Le popolazioni possono non dare risposta
- 3) Le popolazioni possono diminuire quando la popolazione di prede aumenta

La risposta funzionale numerica è importante, ma è una “risposta totale” che è di reale interesse solo valutando l'importanza della predazione nella regolazione della popolazione.

Comunque, per ogni specie e per la loro attività combinata, esiste una densità sopra la quale essi diventano sempre meno efficaci come fattori di controllo. Questa densità di prede è definita come “densità di fuga”.

Biologia delle popolazioni vegetali

Le piante sono più facili da studiare degli animali poiché sono stazionarie, facili da elencare e di comportamento facilmente individuabile. Comunque, dal punto di vista della dinamica delle popolazioni, le piante possono presentare dei problemi, poiché per certi aspetti una pianta è più simile ad una colonia che ad un individuo animale. Ogni foglia compete con le altre per gli elementi necessari al proprio sostentamento: acqua, nutrienti, luce e spazio.

Le popolazioni di foglie possono avere generazioni separate, come nelle piante decidue pluriennali o nelle piante annuali, oppure generazioni sovrapposte, come nelle conifere nelle latifoglie sempreverdi.

La biologia delle popolazioni vegetali è classificata da Harper in differenti fasi.

La prima fase, chiamata disseminazione è analoga ai due processi delle popolazioni animali di natalità e dispersione. Le piante hanno una fecondità determinata geneticamente ed una determinata dai fattori ambientali. La disseminazione varia in funzione della distanza dalla pianta (fig. 13.20), del vento ed altri fattori che influenzano la dispersione del seme.

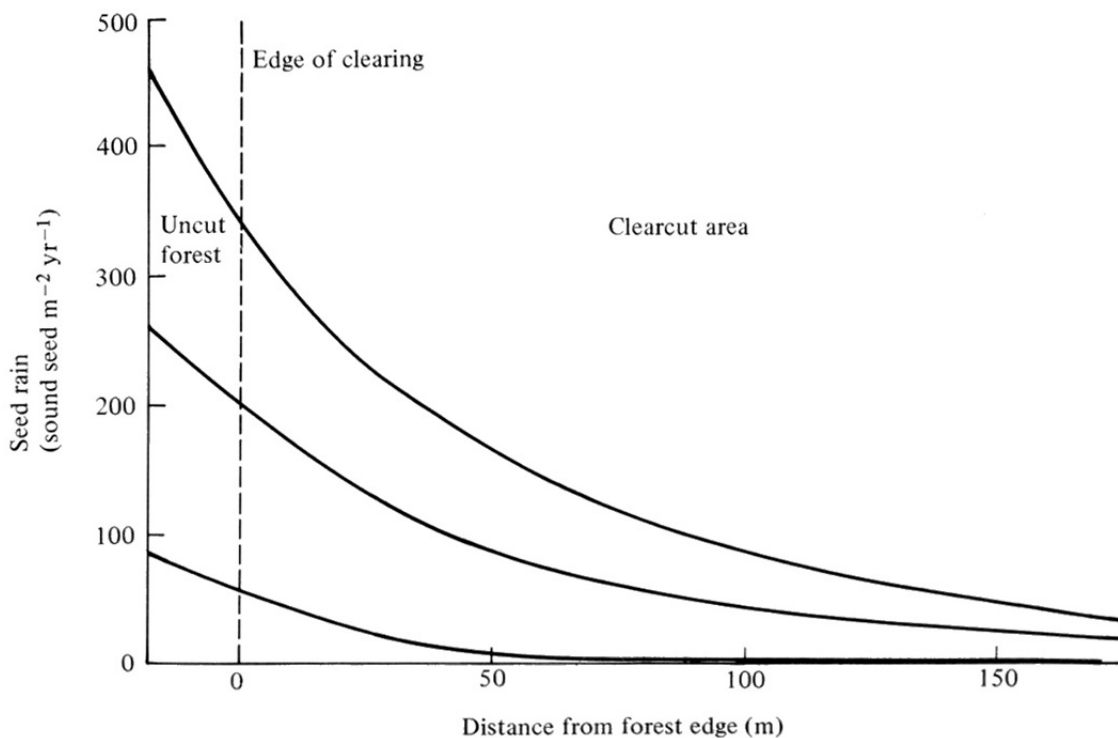


Fig.13.20: Disseminazione in un campo di fieno in Galles. Il grafico mostra la distribuzione della vitalità dei semi di varie specie a diversa distanza.

Le popolazioni forestali hanno curve di sopravvivenza e di distribuzione in classi di età che variano ampiamente tra le specie e con lo stato di sviluppo della comunità.

Specie pioniere tendono ad avere una distribuzione molto ristretta delle classi di età essendo spesso specie tipiche di popolamenti coetanei. Specie climax, tolleranti l'ombra, in foreste in pieno sviluppo, hanno una distribuzione delle classi di età più regolare.

La figura 13.24 rappresenta le curve di sopravvivenza per varie specie forestali nel versante orientale delle Rocky Mountains, Colorado. Le diverse pendenze delle curve rappresentano lo stato successionale delle differenti specie.

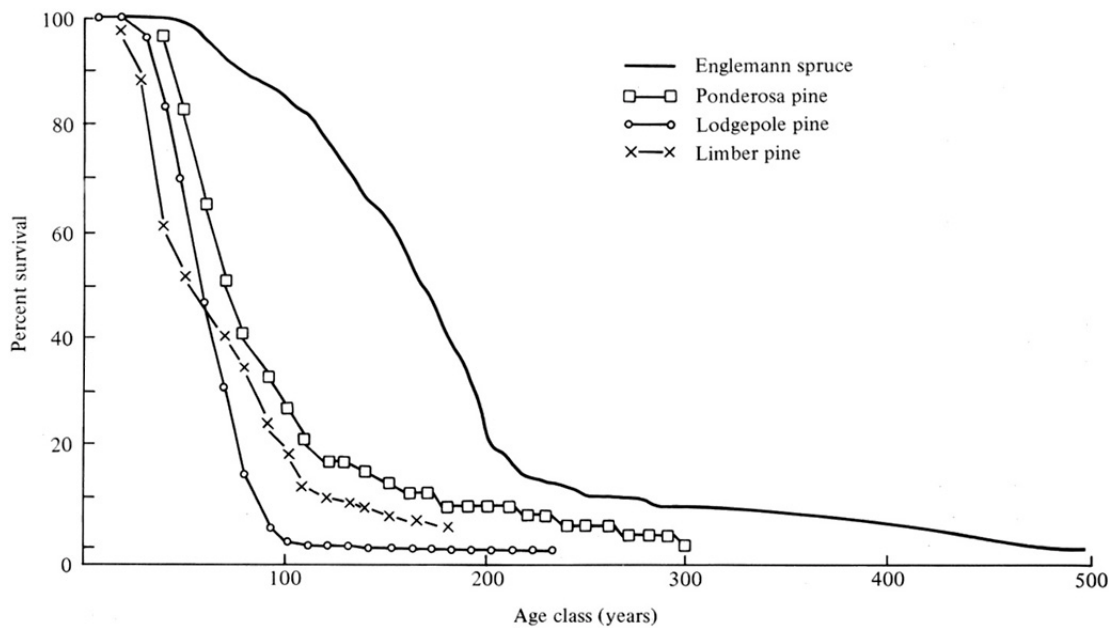


Fig. 13.24: *Engelmann spruce* e *Pinus ponderosa* sono specie climax su suoli evoluti, mentre il *Pinus contorta* è una specie pioniera che colonizza le aree percorse dagli incendi.

Le piante competono per le limitate risorse del loro ambiente; lo sviluppo della popolazione e la capacità portante possono essere determinati da fattori densità-indipendente.

La competizione interspecifica è un fattore importante; specie non tolleranti l'ombra possono essere dominate completamente da specie tolleranti.

COMUNITA' ECOLOGICHE

Introduzione

La sopravvivenza, l'abbondanza e la distribuzione di una specie dipende dall'adattamento all'ambiente fisico e agli altri organismi viventi con cui divide quell'ambiente.

Gli organismi non vivono isolati, tranne in ambienti sperimentali artificiali, né vivono a contatto con parassiti, competitori o nemici di una sola specie. Formazioni monospecifiche esistono in natura ma sono assai meno diffuse delle comunità miste.

La comunità biotica è stata definita come un insieme di piante, animali, batteri e funghi che vivono in un ambiente ed interagiscono formando un sistema di vita distinto con una sua composizione, struttura, rapporti ambientali e sviluppo.

Ogni comunità è caratterizzata da una particolare composizione di specie, struttura verticale, modelli di mutamento nel tempo, biomassa, produzione di energia e ciclo nutritivo.

In comune con il termine ecosistema la comunità non ha nessuna definizione implicita di estensione spaziale o delimitazione, sebbene la sua estensione geografica può essere definita da un gruppo di piante o dalla fitocenosi.

Per motivi di studio e di descrizione si può dividere la comunità in tre categorie: comunità di piante, comunità di animali, comunità microbiche; è conveniente fare questa suddivisione, ma bisogna ricordare che il grado fondamentale di unione e di azione reciproca tra queste tre componenti richiede che non debbano mai considerarsi isolate.

Infatti abbiamo già visto che, sebbene una chiara comprensione del meccanismo intraspecifico dell'aumento e della diminuzione degli organismi è essenziale per una comprensione totale della struttura e della funzione dell'ecosistema, soltanto quando una tale comprensione è collocata entro una struttura dell'ecosistema attribuirà poteri attendibili di predizione circa l'ecosistema stesso.

Lo sviluppo delle analogie tra le comunità e l'organismo individuale, vengono attribuite all'ecologo americano Clemens. Egli paragonò le fasi di sviluppo di una comunità, come essa progredisce per mezzo di gruppi pionieri che invadono un territorio e successivamente si evolvono e vengono sostituiti, con le fasi di un individuo dalla nascita alla morte. Il fatto che l'apice di una comunità può riprodursi ripetutamente attraverso un regolare schema di fasi che si susseguono, dopo sconvolgimenti naturali, fu adoperato per sostenere l'analogia.

Il concetto di comunità inteso come "super-organismo" non ha mai avuto piena accettazione da parte di molti studiosi. Tuttavia è stato riconosciuto che le comunità sono entità organiche in cui c'è un notevole grado di collegamento interno dei suoi componenti. Si può quindi affermare che esistono delle somiglianze e dei possibili confronti tra l'individuo e la successione.

I primi studi in materia riguardarono principalmente le piante che costituiscono la maggior parte della biomassa vivente, oltre ad essere i membri delle comunità fisicamente dominanti e più facilmente studiabili. Al contrario la comunità animale ha importanti ruoli nella sua composizione e nella sua struttura.

Le comunità vegetali sono caratterizzate da diversi parametri. Tra i più importanti abbiamo: la struttura, la forma, l'estensione, le specie, lo sviluppo, la biomassa e i processi funzionali.

La struttura

La struttura si riferisce alla disposizione verticale delle piante considerate nel loro insieme spaziale e temporale. In un bosco, la vegetazione è disposta in più strati, ognuno dei quali caratterizzato da un determinato gruppo di specie o ciò che viene definito "synusie".

La stratificazione di una foresta temperata è caratterizzata da una synusie perenne arborea, una arbustiva, una erbacea annuale ed una erbacea pluriennale (bulbose e tuberose). La struttura, ovvero la stratificazione di una foresta, si modifica non solo tra aree diverse di una regione, ma anche tra regioni diverse. La struttura delle foreste boreali è molto diversa da quella delle foreste temperate, ed entrambi i tipi sono diversi dalle foreste tropicali pluviali.

La struttura verticale delle comunità vegetali è il risultato delle diverse forme morfologiche e di sviluppo delle piante.

La crescita complessiva delle comunità è attribuita alla loro fisionomia che è definita dalle specie dominanti, anche se un gran numero di comunità includono specie che compaiono organizzate in uno o più strati subordinati.

Per esempio, la maggior parte delle foreste è costituita da 5 strati (fig.14.2):

- 1 - piante arboree, di altezza superiore ai 3 m
- 2 - piante arbustive, di altezza inferiore ai tre metri e diametri generalmente piccoli
- 3 - piante erbacee
- 4 - tallofite (funghi ed alghe che vivono al suolo)
- 5 - epifite

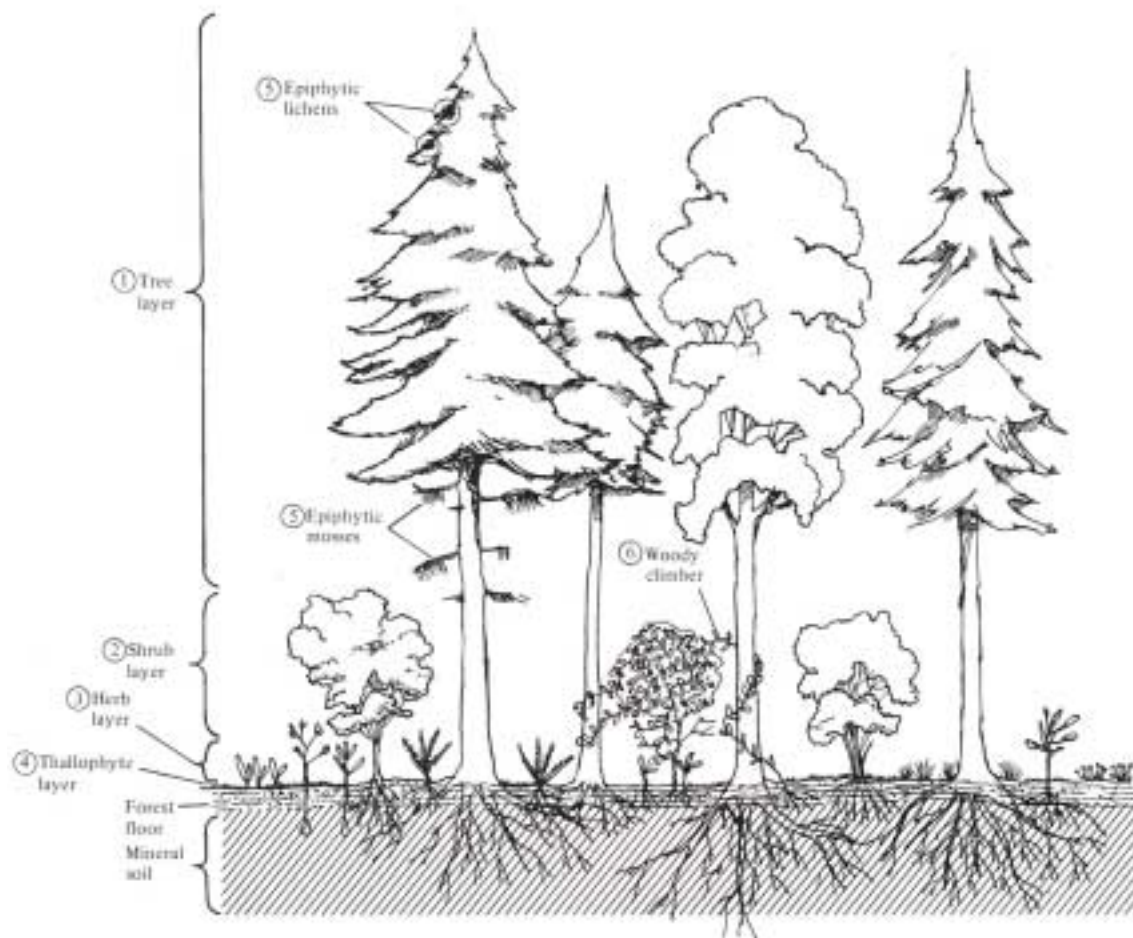


Fig.14.2: I cinque principali strati di una formazione forestale. Ogni strato può essere diviso in sottostrati.

Nel descrivere le comunità vegetali, gli ecologi suddividono lo strato arboreo in 3 sottoclassi e quello arbustivo in 2 sottoclassi.

Altri studiosi dividono lo strato arboreo in diversi sottostrati in base alle capacità di competizione: dominante, subdominante, dominato, subdominato, intermedio.

Per quanto riguarda la forma si hanno diverse suddivisioni; gli alberi si possono dividere in alberi a foglie aghiformi, squamiformi, a foglie larghe, a foglie persistenti o caduche.

Le tallofite si possono dividere in: tallofite che crescono sul terreno e tallofite di aree paludose.

Le epifite si possono classificare a seconda che vivano sulle foglie, sui rami o sui fusti.

Alberi esposti alla forza del vento, alla luce solare diretta ed ad intensa evapotraspirazione hanno fusti e rami robusti, apparato radicale profondo e molto largo, foglie con caratteristiche xeromorfe. Le felci invece, essendo specie del sottobosco, non hanno bisogno di fusti robusti contro le avversità, ma devono poter fotosintetizzare efficacemente avendo a disposizione una intensità luminosa limitata. La mancanza di un tessuto legnoso di sostegno implica che, per mantenere una buona turgidità delle cellule, le felci devono svilupparsi solo in zone ricche di umidità così come, per garantirsi un' appropriata fotosintesi, devono svilupparsi, data la scarsa illuminazione, su terreni fertili ricchi di nutrienti.

Luoghi aridi come i deserti e le praterie spesso hanno uno o due strati vegetazionali: uno strato di piante erbacee perenni ed uno di piante effimere. Passando da ambienti aridi ad ambienti più umidi il numero degli strati vegetazionali aumenta.

La disposizione delle piante in un particolare area, insieme alle comunità animali e microbiche, è associata all'ambiente fisico e viene chiamata BIOMA, ovvero un gruppo di ecosistemi in cui i produttori hanno le stesse forme di sviluppo ed i consumatori hanno gli stessi metodi di nutrimento.

Biomi analoghi, presenti nelle varie parti del mondo, formano un BIOMA TIPO, come quello delle foreste temperate decidue o delle foreste pluviali tropicali. L'ambiente fisico di un bioma ed è definito "LIFE ZONE".

Distribuzione delle specie nei gradienti ambientali

Le comunità cambiano nella loro composizione a seconda delle variazioni ambientali, ed i gradienti locali e regionali dei fattori fisici sono uniti a modelli dei vari tipi di ecosistemi e di biomi. La natura esatta dei modelli di comunità in evoluzione e dei gradienti ambientali è risultata uno degli argomenti più importanti e dibattuti della SINECOLOGIA.

La serie di comunità biotiche in un gradiente ambientale viene definita "GENOCLINE". Il raggruppamento di fattori ambientali che mutano spostandosi in un genocline viene definito come "COMPLEX GRADIENT", mentre la comunità-gradiente ambientale viene definita "ECOCLINE".

A - Possibili raggruppamenti nella distribuzione delle specie

Esistono diverse possibilità circa la distribuzione delle specie, animali o vegetali, nei gradienti ambientali. Si riporta in figura 14.3 l'andamento grafico di sette diversi modelli di distribuzione delle specie.

- 1) Se c'è un raggruppamento tra la vegetazione dominante e quella secondaria, e se il gruppo dominante occupa segmenti non definibili del gradiente ambientale, le piante si raggruppano in specie e in strato, e questi gruppi sono ben definiti in ogni strato. In tale situazione la competizione tra le varie specie dominanti causa una reciproca esclusione, così che ogni specie dominante occupa una sezione speciale del gradiente e forma un habitat particolare (Fig. 14.3 A). I gruppi costituiti rappresentano l'adattamento della vegetazione subalterna alla specie dominante ed all'ambiente fisico; questo è il modello dei gradienti ambientali rigidi.
- 2) Simile al primo modello, ma con estensioni che si sovrappongono più ampiamente a causa della competizione meno intensa, ci sono raggruppamenti identificabili che includono tutti gli strati, ma la loro estensione si sovrappone ampiamente (fig. 14.3 B). Questo modello è caratteristico degli ambienti moderati.

- 3) Se le specie di ogni strato competono fortemente con altre, ma mostrano solo una debole risposta alle specie di altri strati, c'è poca sovrapposizione tra le specie, ma nessun tipo di raggruppamento tra gli strati. Questo si verifica dove il gradiente complesso e la competizione nello strato sono i maggiori determinanti nella distribuzione delle specie (fig. 14.3 C).
- 4) Simile al modello 3, ma con estensione del numero di specie che si sovrappongono ampiamente. C'è qualche livello di esclusione reciproco in uno strato, ma nessun raggruppamento di specie in strati diversi (fig. 14.3 D)
- 5) Se le specie dominanti non presentano un'esclusione reciproca, ma quelle subordinate sì, le prime hanno una distribuzione sovrapposta mentre le seconde mostrano un marcato raggruppamento. Questo modello è visibile là dove poche specie dominanti sono influenzate dai fattori climatici, mentre le subordinate sono influenzate dai fattori edifici (fig. 14.3 E)
- 6) Se tutte le specie si distribuissero lungo il gradiente solo in risposta alle tolleranze ambientali e non dipendenti dalla presenza di altre specie, le specie di tutti gli strati comparirebbero e scomparirebbero in forma irregolare mentre ci si muove nel gradiente complesso. Non ci sarebbe né un raggruppamento identificabile tra gli strati né un'esclusione di specie da uno strato. Piuttosto ci sarebbe un "continuum" nella variazione vegetazionali (fig. 14.3 F)
- 7) La distribuzione di specie lungo il gradiente può presentare combinazioni diverse dai modelli precedenti in punti diversi del gradiente, oppure può avere una distribuzione bimodale o multimodale (fig. 14.3 G).

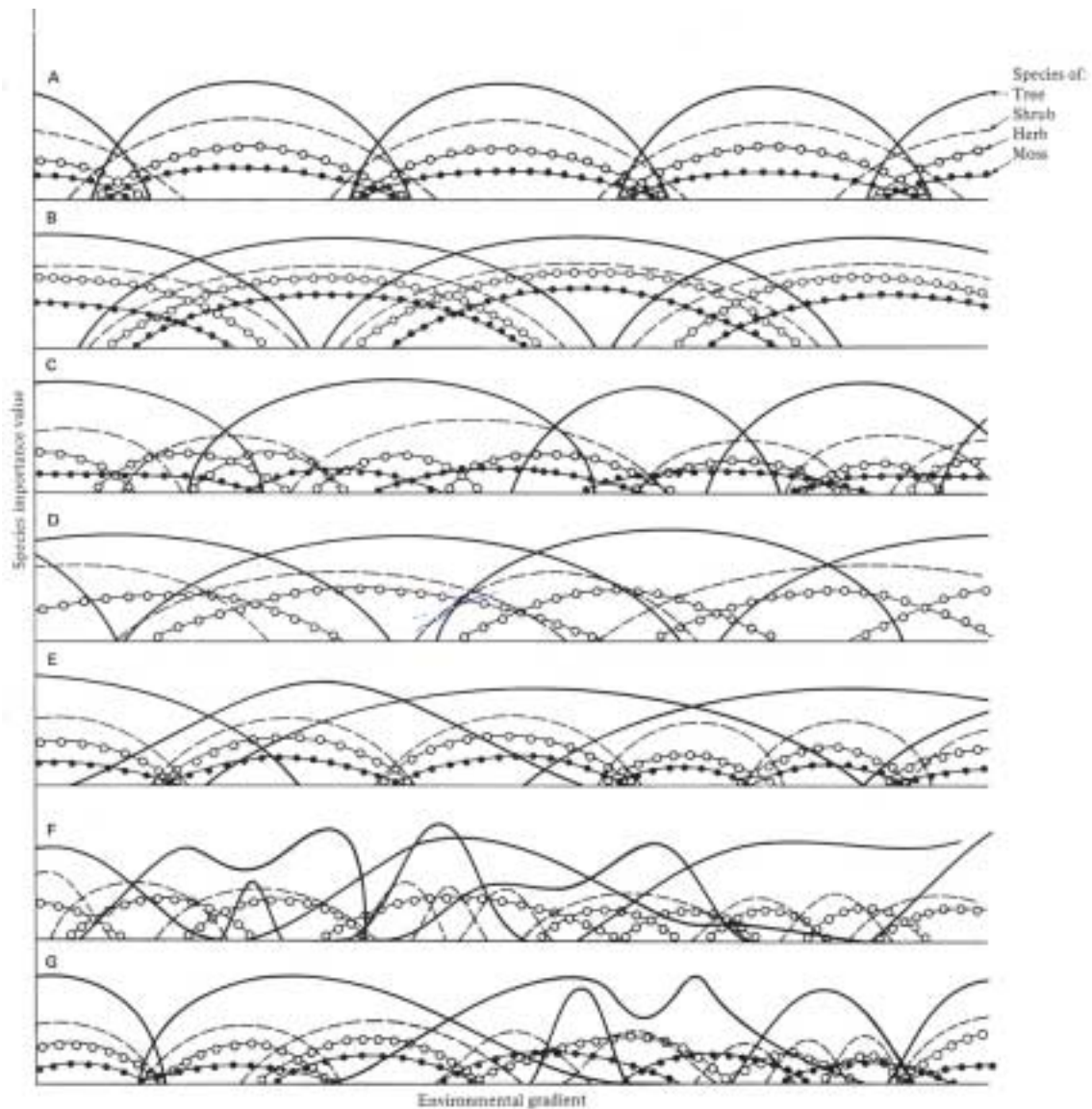


Fig. 14.3: I sette ipotetici strati di distribuzione di specie vegetali lungo un gradiente ambientale quale l'umidità o l'altitudine.

B - Maggiori scuole di pensiero interessate alla distribuzione delle specie

Le scuole europee di sinecologia sostengono che le specie sono associate in gruppi caratteristici, più o meno esclusivi e limitati da confini ben distinti; tali gruppi sono definiti "ASSOCIAZIONI", ovvero comunità di piante appartenenti a specie definite e a fisionomia particolare, che crescono in particolari condizioni di habitat omogeneo (fig. 14.3 A). L'associazione è definita nella sua complessità dalla fitocenosi e dalla zoocenosi, ovvero dalla biocenosi.

Gli ecologi americani sono portati ad estendere il significato di associazione a tutte le comunità dominate da una specie particolare. Per esempio, l'associazione "abete di Douglas" includerebbe tutte le comunità vegetali di una regione in cui l'abete è la specie dominante.

L'essenza del concetto di associazione delle scuole europee è la seguente:

- 1) Le singole specie dell'associazione si adattano reciprocamente

2) L'associazione è costituita da specie con le stesse necessità ambientali

3) L'associazione ha una certa integrazione olistica.

Il concetto di associazione comprende l'idea dei "gruppi ecologici". Sebbene in nessun caso 2 specie possono avere identici rapporti ecologici, molte specie sono così affini tra loro nella tolleranza ai cambiamenti abiotici e nella distribuzione territoriale che si possono considerare aventi gli stessi adattamenti ambientali ed appartenenti allo stesso gruppo ecologico.

L'esistenza di gruppi ecologici e l'adattamento reciproco dei membri di una associazione risulta dal raggruppamento di specie nei gradienti ambientali.

Un concetto diverso di vegetazione fu sviluppato negli anni '20 da Rameusky, in Unione Sovietica e da Gleason in U.S.A. Questi autori considerarono le specie come distribuite nei gradienti ambientali soltanto in rapporto alla tolleranza e all'adattamento individuale. La comunità di piante presente in un habitat consiste di popolazioni di quelle specie capaci di colonizzare, sopravvivere e riprodursi in quell'ambiente. Ogni specie è distribuita senza tener conto delle altre in rapporto alle caratteristiche genetiche, fisiologiche ed al ciclo vitale che determina rapporti sia con l'ambiente fisico che con le altre specie.

Le comunità formate da specie che si sovrappongono si modificano continuamente, tranne nei casi di notevoli disformità ambientali causate dal fuoco, dai tagli o da altri fattori. Questa "ipotesi individualistica" è sostenuta dall'analisi della distribuzione delle piante che considera la vegetazione di una regione come una serie di popolazioni di specie nei gradienti fisici dell'ambiente.

La dimostrazione di cui si serve Whittaker per sostenere l'ipotesi individualistica fu realizzata durante gli studi sulla distribuzione della vegetazione arborea ed arbustiva lungo i gradienti altitudinali delle regioni montuose degli Stati Uniti.

Sebbene tutte le piante siano influenzate sia dal clima che dai fattori edafici, le specie arboree tendono ad essere più influenzate maggiormente dal primo fattore, mentre la vegetazione minore dal secondo.

Un problema importante, nel considerare la distribuzione delle piante nei gradienti ambientali, nasce dalla confusione tra i gradienti di umidità del suolo e di fertilità con quelli climatici (fig. 14.6). Le specie possono avere distribuzioni spaziali discontinue formando associazioni locali ed allo stesso tempo mostrare un mutamento continuo nei gradienti regionali climatici.

ecotoni si osservano più facilmente là dove due comunità adiacenti hanno una fisionomia molto diversa, come nel caso di un pascolo ed una foresta; questi ambienti sono assai interessanti perché le piante crescono spesso in condizioni di notevole difficoltà biotica o fisica.

Tra gli ecotoni il più conosciuto è quello costituito dal punto di incontro della foresta con un campo agricolo o un prato. Tale situazione può verificarsi in diversi ambienti, ad esempio:

A - Limite foresta-prateria a basse altitudini

Tale limite lo troviamo nella zona di foresta che degrada verso una prateria; l'ecotono può essere molto limitato, con un netto passaggio dal prato alla foresta, come avviene tra le foreste di conifere e le praterie nelle montagne dell'ovest del Nord America. Oppure si può verificare un passaggio più graduale tra le due formazioni, come nella transizione dalle grandi praterie alle foreste di latifogli decidue del Midwest. I limiti vegetazionali arborei a basse altitudini sono spesso il risultato di bruschi cambiamenti nella tessitura del suolo che induce, a sua volta, a limitate disponibilità idriche. Tali condizioni favoriscono lo sviluppo di specie erbacee a discapito di quelle arboree.

Per esempio, il suolo di molte valli della Columbia Britannica meridionale si è originato da depositi lacustri, molto profondi, lasciati dai grandi laghi post-glaciali. Con il clima attuale questi terreni sono troppo aridi per il sostentamento di un soprassuolo arboreo, e la vegetazione dominante è costituita da cespugli e piante erbacee annuali. I pendii invece sono caratterizzati da suoli con buona struttura, ben drenati, atti alle coltivazioni agricole o al sostentamento di foreste di abete di Douglas o di pino ponderosa.

Gli ecotoni delle praterie sono controllati fondamentalmente dal clima. Piccole zone coltivate e nuclei arborei si trovano sparsi nella prateria. Il fuoco ed il pascolo svolgono un ruolo importante per il mantenimento delle situazioni originaria, sia singolarmente che con un'azione combinata. Il fuoco è un importante fattore naturale nelle praterie, in particolar modo gli incendi autunnali innescati dai fulmini o causati dall'uomo. A volte però l'incendio può essere svantaggioso per le piante erbacee rispetto a quelle arbustive ed arboree perché riduce fortemente l'umidità negli strati superficiali del terreno.

Il pascolo influisce sulla natura e sull'ubicazione dell'ecotono in quanto elimina e danneggia la rinnovazione arborea in favore delle specie erbacee, le quali però possono essere a loro volta danneggiate da un carico eccessivo di erbivori che invece favorisce gli arbusti.

La colonizzazione di una prateria da parte di alberi ed arbusti è favorita da estati piovose, abbondanti nevicate invernali, bassa frequenza di incendi e pascolamento limitato. Al contrario lunghi periodi di siccità (come nel 1934-41 nel Midwest, quando circa il 50-60% degli alberi del Nebraska e del Kansas seccarono), una elevata frequenza di incendi nonché interventi di disturbo antropici, favoriscono l'espansione della prateria.

La rinnovazione che si sviluppa in un'area ecotonale (tra foresta e prateria) ha un indice di sopravvivenza superiore alla media, in quanto in tali zone c'è accumulo di neve

maggiore che, allo scioglimento, mantiene il suolo umido per un periodo più lungo, riducendo così il periodo di siccità estiva.

B - Limiti foresta-prateria ad alta quota

L'ecotono situato tra i pascoli e le foreste alpine è sicuramente il più conosciuto ed il più studiato. Il termine "TIMBERLINE" (limite della vegetazione arborea) è talvolta usato come sinonimo di "TREE LINE", ma i due termini sono differenti.

Timberline si riferisce al limite altitudinale della foresta utilizzabile commercialmente, o quanto meno il limite della foresta fitta. Oltre questa linea inizia l'ecotono, caratterizzato da piante di limitate dimensioni, spesso raggruppati ad "isole", di basso valore commerciale.

Alberi isolati possono crescere a molte centinaia di metri dal limite della foresta, così che il limite dell'ecotono è diverso dal limite della vegetazione arborea. In altri casi, come nelle foreste di *Notofagus australis*, in Nuova Zelanda, il limite massimo degli alberi isolati e quello della foresta fitta coincidono, si verifica così un brusco passaggio dalla foresta ai pascoli alpini.

Nelle zone ecotonali altitudinali dell'emisfero Nord, la vegetazione arborea dominante è costituita da specie appartenenti alle famiglie delle pinacee e delle cupressacee (*Pinus*, *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Juniperus* e *Chamaecyparis*) in forme arbustive e prostrate.

Numerosi fattori ambientali impediscono lo sviluppo della foresta fitta oltre un certo limite altitudinale. L'influenza dei vari fattori cambia a seconda delle specie e delle circostanze.

1) Temperatura

Parecchi fattori suggeriscono che la vegetazione arborea è fortemente influenzata dalla temperatura.

a) L'altezza della vegetazione arborea aumenta passando dalle regioni polari a quelle equatoriali, stabilizzandosi a 30° Nord e 25° Sud, con lieve riduzione a ridosso dell'equatore.

b) L'altezza della vegetazione è inferiore sulle coste rispetto a quella sulle montagne interne; ciò rispecchia l'isoterma estiva che diminuisce maggiormente verso Sud, lungo la costa, che non nell'interno dei continenti. La differenza può dipendere anche dall'effetto "Masseurhebung", se le montagne costiere sono meno elevate di quelle interne.

c) Gli alberi sono più alti si trovano su versanti esposti a Sud rispetto a quelli esposti a Nord, nell'emisfero settentrionale, dove la mancanza di calore estivo è l'elemento limitante sulle catene montuose interne.

L'analisi dello stretto rapporto tra fenomeni biologici e termometrici avalla la tesi che la temperatura svolga un ruolo importante nel determinare l'altezza delle piante.

Al di sopra della timberline il calore è insufficiente per consentire la crescita, così le specie arboree, che si sono evolute in zone limite, hanno imparato a maturare ed a lignificare i nuovi germogli in tempo utile per sfuggire ai rigori del freddo (tab.14.3).

Species	Elevation, m	Latitude	Location
<i>Abies lasiocarpa</i>	1850–1900	50°N	Garibaldi Park, B.C.
<i>A. mariessii</i>	1400–1500	41°N	Mt. Hakkoda, Japan
<i>Betula pubescens</i>	1000	63°N	Harjedalen, Sweden
<i>B. utilis</i>	3500–4200	29–35°N	western Himalaya
<i>B. verrucosa</i>	up to 2500	41–44°N	Caucasus Mts., U.S.S.R.
<i>Eucalyptus coccifera</i>	1200–1300	43°S	Mt. Field, Tasmania
<i>E. niphophila</i>	1850–2000	36°S	Snowy Mountains, N.S.W., Australia
<i>Larix decidua</i>	up to 2300	46°N	Poschiavo, Switzerland
<i>L. griffithii</i>	3800	28°N	eastern Himalaya
<i>Nothofagus menziesii</i>	1200–1300	42°S	west coast South Island, N.Z.
<i>N. pumilo</i>	1650	40°S	Andina de Nenquen, Argentina
<i>Picea engelmannii</i>	2150–2300	50°N	Rocky Mts., Alberta
	3350–3600	39°N	Fron Range of Rocky Mts., Colo.
<i>P. likiangensis</i>	4500	38°N	southeast Sinkiang, China
<i>P. sitchensis</i>	900	60°N	Haines, Alaska
<i>Pinus albicaulis</i>	3300	38°N	Sierra Nevada Mts., Calif.
<i>P. cembra</i>	1900	47°N	Glarns, Switzerland
<i>P. hartwegii</i>	up to 4100	19°N	Iztaccihuatl, Mexico
<i>P. sylvestris</i>	500	57°N	Cairngorm Mts., Scotland
	(600–700 potential)		
<i>Podocarpus compactus</i>	3900–4100	6°S	Mt. Wilhelm, New Guinea
<i>Polylepis tomentella</i>	up to 4900	19°S	northern Chile
<i>Rhododendron</i> sp.	3600–3800	27°N	eastern Himalaya

Tab.14.3: Timberline di alcune specie in varie località del mondo (Wardle, 1974)

Anche le temperature estive molto elevate possono limitare la vegetazione, così come le gelate tardive e precoci. Per esempio, temperature superficiali di 84 C° sono state registrate nelle regioni subalpine dell'Austria e la temperatura di un prato in British Columbia raggiunse il valore massimo di 49 C°, avvicinandosi molto alla temperatura letale per le piante.

Gli alberi modificano il loro portamento sotto l'influsso della temperatura, combinata con altri fattori, come si può ben osservare risalendo una montagna fino alla vetta.

2) Bilancio del carbonio

Numerosi autori hanno sottolineato che il limite arboreo rappresentano delle zone in cui le piante non possono più raggiungere un bilancio del carbonio positivo. Il fatto che le specie che si spingono a maggiori altitudini siano quasi tutte a foglie persistenti sembra sia dovuto all'impossibilità di compensare le perdite che avrebbero con foglie caduche. Ad una certa altitudine c'è insufficienza di fotosintesi indotta dalle basse temperature e la crescita stagionale è lenta e ridotta per sostenere la respirazione durante l'inverno e consentire la riproduzione. Ricerche condotte sul *Pinus cembra* in Austria hanno mostrato che questa specie utilizza il 33% di carbonio ogni anno per la respirazione e l'incremento della sostanza secca; ciò suggerisce che il bilancio del

carbonio non possa essere limitato. E' riconosciuto che il 67% del carbonio assimilato possa essere stato trasferito alle micorrizze.

Alcuni autori mettono in discussione l'importanza della teoria dell'equilibrio del carbonio, tuttavia non c'è dubbio che le piante erbacee alpine siano in vantaggio sulle specie arboree per il fatto che producono meno biomassa non fotosintetica e non devono provvedere alla respirazione durante l'inverno.

3) Il vento

Le piante delle Timberlines, in molte regioni extra tropicali, presentano notevoli adattamenti morfologici (dimensioni minori) indotti dal vento.

La colonizzazione avviene solo nelle zone protette ed al riparo dal vento, a ridosso delle rocce o di cavità naturali. Il limite dei boschi è normalmente più alto sui versanti sottovento (fino a più di 500 metri) rispetto ai versanti battuti dai venti dominanti. Pears (1968) ha mostrato che il limite arboreo sulle Grampian Mountains della Scozia è stato abbassato negli ultimi millenni dall'azione antropica e che il vento è l'elemento principale che ha impedito alla foresta di riconquistare la sua estensione originaria.

La realizzazione di piantagioni di conifere nelle ventose brughiere della Gran Bretagna è principalmente limitata dal vento.

All'aumentare dell'altitudine la velocità del vento aumenta più velocemente della riduzione di temperatura .

Sui versanti battuti dal vento, al limite della vegetazione arborea, spesso l'altezza delle piante è condizionata dallo spessore del manto nevoso che le protegge durante i mesi invernali dall'abrasione, dal disseccamento e dallo stress da eccessiva radiazione solare.

Nonostante la sua azione limitante il vento è un elemento che da solo non può influenzare la distribuzione spaziale delle piante.

4) Durata del manto nevoso

La durata del manto nevoso influisce in maniera determinante sui diversi ecosistemi; ad esempio un eccessivo periodo di copertura nevosa può ridurre notevolmente il calore necessario allo sviluppo delle piante.

In foresta la neve tende a sciogliersi prima a ridosso dei fusti, questo fa sì che la rinnovazione si affranchi più facilmente, mentre stenta ad attecchire nelle zone d'ombra dove il manto nevoso si conserva più a lungo.

La colonizzazione dei prati alpini e subalpini da parte della vegetazione arborea è un processo normalmente lento. Una volta che una pianta riesce a svilupparsi, la sua presenza riduce la durata del manto nevoso e consente la crescita intorno ad esso di altre piantine che porteranno successivamente alla formazione di gruppi isolati di alberi. La riproduzione vegetativa e quella sessuata favoriscono l'espansione dei vari gruppi fino a divenire delle isole di vegetazione che possono, in tempi lunghi, formare delle foreste.

5) Fuoco

Pochi sono i dubbi sulla capacità del fuoco di abbassare il limite arboreo. E' il più catastrofico degli eventi e i suoi effetti durano più a lungo di quelli del vento, delle valanghe o degli insetti poiché uccide le piante giovani e distrugge il sottobosco.

Le aree bruciate di solito sono invase da piante erbacee colonizzatrici; molti prati subalpini devono al fuoco la loro esistenza.

La ricolonizzazione arborea è spesso lenta in quanto le specie arboree che si insediano dopo l'incendio (ad esempio il *Pinus Contorta* in Nord America) non sono specie della timberline.

6) Animali

Il pascolamento intenso causato da popolazioni eccessive di animali selvatici o domestici, o infestazioni di insetti, possono influenzare l'altitudine del limite della vegetazione. Il pascolo è normalmente più dannoso degli attacchi parassitari, poiché questi ultimi si verificano solo periodicamente e non uccidono tutti gli individui. Le infestazioni di insetti non abbassano solitamente il limite arboreo, mentre il pascolamento eccessivo, eliminando la rinnovazione, impedisce la sostituzione degli alberi più vecchi deperenti, così che il limite gradualmente si abbassa.

La riduzione del limite delle foreste causa dei cambiamenti microclimatici che possono impedire la ricolonizzazione da parte delle specie climax.

La vegetazione erbacea che colonizza i terreni sopra la linea arborea è l'habitat ideale per gli animali scavatori come la marmotta; il movimento di terreno, il consumo invernale della vegetazione sotto la neve, il danno agli apparati radicali dei giovani alberi, possono limitare la ricolonizzazione da parte degli alberi delle zone in cui questi erbivori vivono.

7) Agenti patogeni

Gli alberi del limite arboreo sono sotto stress fisiologico e meccanico più di quelli situati a minor altitudine e perciò maggiormente soggetti a malattie e attacchi parassitari. Gli alberi nei prati alpini sono spesso affetti dal "fungo della neve", che può uccidere completamente o parzialmente la chioma.

Non vi è un'unica spiegazione per comprendere le differenti situazioni che determinano il limite arboreo. E' chiaro che concorrono una serie di fattori ambientali, la cui singola importanza varia da luogo a luogo.

Interazioni tra le specie in una comunità

In alcuni ambienti i fattori fisici sono di primaria importanza nel determinare le caratteristiche della comunità biotica, ma nella maggior parte degli ecosistemi gli stessi organismi e il modo in cui interagiscono tra loro sono ugualmente importanti.

La presenza di altre specie può essere essenziale per la ricerca o l'approvvigionamento di cibo o di rifugi, oppure può costituire una minaccia maggiore in termini di malattie, predazione, parassitismo o competizione. Le relazioni vantaggiose o svantaggiose possono verificarsi tra organismi della stessa dimensione, come nel caso dell'abete di Douglas e il pino occidentale, oppure tra organismi di dimensioni molto differenti come nel caso delle micorrize e gli alberi forestali. Anche relazioni poco evidenti possono essere il fattore determinante per la presenza di una specie in determinato ecosistema.

Le interazioni tra le varie specie possono essere classificate a seconda che esse siano vantaggiose o svantaggiose, se esse richiedano un'interazione permanente o temporanea e se siano obbligatorie o facoltative. Le relazioni possono modificarsi con il passare del tempo e con il cambiamento delle condizioni ambientali; per esempio, il mutualismo e il commensalismo possono trasformarsi in parassitismo.

A - Interazioni simbiotiche

Il termine simbiosi fu coniato nel 1819 dal botanico tedesco De Barry, per descrivere le relazioni che intercorrevano tra alcune specie di alghe e di funghi che vivevano insieme formando i licheni; lo definì come il vivere insieme di due organismi dissimili in una forte unione o associazione.

Benché il termine sia stato inizialmente coniato per tutte le interazioni tra più organismi oggi è comunemente limitato a quelle vantaggiose o che almeno prive di un effetto negativo su entrambi gli organismi. La simbiosi così definita può essere suddivisa in due tipologie: mutualismo e commensalismo (tab. 14.5).

Category of Interactions	Type of Interaction	Effect on	
		Species A	Species B
Symbiosis	Mutualism	+	+
	Commensalism	+	0
Antagonism	Exploitation		
	physical	+	—
	parasitism	+	—
	predation	+	—
	Antibiosis, including allelopathy	+	—
	Competition	—	—

Tab 14.5: Tipi di interazioni interspecifiche.

1) Mutualismo

Questo tipo di simbiosi include tutte le interazioni in cui entrambi gli organismi ne traggono beneficio. Esso include una varietà di interazioni, dal contatto intimo continuo tra gli organismi a situazioni in cui non c'è contatto fisico.

Esistono numerosi esempi di interazione di due organismi in contatto continuo. Uno dei più conosciuti è l'unione che si sviluppa quando le radici secondarie di un albero sono attaccate da un fungo micorrizogeno durante il periodo giovanile. Se la penetrazione è intercellulare l'unione è definita ectomicorrizica; se è intracellulare è

definita endomicorrizica; se invece la penetrazione è sia inter che intracellulare l'unione è definita ectoendomicorrizica.

Questa simbiosi facilita la solubilità dei minerali, migliora l'apporto nutritivo della pianta ospitata, protegge le radici dai patogeni, facilita il movimento dei carboidrati verso il fungo. L'interazione micorrizica non è una relazione permanente poiché la maggior parte delle micorrize si riforma ogni anno. Questo tipo di relazione si sviluppa solo quando entrambi gli organismi ne traggono beneficio.

Su terreni ricchi di nutrienti gli alberi formano un apparato radicale robusto e poco micorrizzato. Al contrario, può accadere che su terreni molto poveri le piante siano prive di micorrize perché queste ottengono troppo pochi carboidrati dalla loro relazione e possono trasformarsi in parassiti. La formazione delle micorrize è un argomento complesso che non dipende soltanto dal livello di carboidrati presenti nelle radici, anche l'equilibrio interno delle sostanze nutritive inorganiche e il metabolismo organico sono importanti.

Se un organismo non ha più bisogno dell'altro, la loro relazione si trasforma da simbiosi ad antagonismo.

Per alcune specie di alberi (ad esempio i pini ed alcune specie del genere *Quercus* e *Fagus*) la relazione con i funghi micorrizogeni è generalmente obbligatoria; molti rimboschimenti, con varie specie di pino, su suoli non forestali, fallirono finché le piantine non furono inoculate con l'appropriato fungo micorrizogeno.

Una micorriza ha una relazione mutualistica che esiste solo quando c'è un contatto continuo, sebbene gli organismi possano in alcune circostanze stare da soli; ciò è valido anche per la relazione mutualistica comunemente chiamata licheno. Anche se i licheni sono classificati con nomi specifici come ogni pianta o animale essi sono in realtà delle simbiosi tra funghi ed alghe, e questo tipo di organizzazione gli permette di vivere in luoghi particolarmente difficili e privi di competizione.

La difficoltà di ottenere l'azoto per lo sviluppo delle piante ha condotto alla formazione di relazioni mutualistiche tra batteri fissatori eterotrofi e piante autotrofiche incapaci di sfruttare l' N_2 atmosferico.

I batteri ottengono da questa relazione mutualistica protezione e carboidrati dalla pianta la quale a sua volta ottiene una fonte di azoto sicura e stabile.

Un altro importante esempio è la relazione tra i batteri dell'apparato digerente e l'animale ospite. Gli erbivori ruminanti possono nutrirsi di specie legnose perché i batteri nel loro stomaco alterano la cellulosa in forme chimiche che l'animale ospite può digerire. Trasformano quindi una grande quantità di azoto in sostanze non gassose che passano attraverso l'intestino animale, facilitandone così la loro utilizzazione.

Altre relazioni mutualistiche avvengono senza un contatto continuo tra i due organismi.

Per esempio, molti erbivori permettono ad alcune specie di uccelli di vivere su di essi per nutrirsi dei parassiti esterni come le zecche; molte relazioni simbiotiche sono state scoperte tra le formiche ed altre forme di vita (afidi, funghi, etc.).

Janzen ha descritto un caso affascinante di mutualismo formica-pianta tra la formica *Pseudomyrex ferruginea* e la pianta *Acacia cornigera* nell'America Centrale. Le formiche proteggono le piante di Acacia dagli insetti nocivi e ne favoriscono la competizione con le altre piante; in cambio le formiche ottengono cibo ed un nido dalla pianta. Per dare inizio ad una colonia, la regina perfora le foglie spinose dell'Acacia e crea nell'interno una cavità dove deporre le uova. Quando la prima foglia è piena di uova passa alla successiva e così via; il cibo è fornito sotto forma di essudati alla base delle foglie e da noduli molto nutritivi che si formano all'estremità fogliare. Per sostenere l'intensità della relazione, entrambi gli organismi hanno sviluppato un adattamento speciale; infatti le formiche sono attive 24 ore su 24 per fornire protezione alla pianta (normalmente hanno un comportamento tipicamente diurno) e l'Acacia è sempreverde, così da fornire costantemente sia cibo che il nido per deporre le uova (molte specie perdono le foglie nella stagione secca).

2) Commensalismo

Quando la relazione tra due differenti specie arreca vantaggi ad un solo organismo (parassita) e non arreca né danni né vantaggi all'altro organismo (ospite), viene definita simbiosi commensale o commensalismo. Come per il mutualismo, il commensalismo non è una relazione fissa. Se il parassita diventa troppo prolifico può danneggiare l'organismo che lo ospita e la relazione diviene antagonistica.

Un esempio comune di commensalismo è la crescita non parassitica di una specie vegetale su di un'altra. Alcune tipologie di foreste sono caratterizzate da un notevole numero di licheni, muschi ed altre epifite che vivono sui rami, così da evitare la competizione con arbusti e piante erbacee del suolo; inoltre riescono a sfruttare meglio la luce solare. L'organismo che ospita, virtualmente non subisce perdite se la crescita dell'epifita è limitata ed avviene sul tronco o sulle branche principali. Se invece lo sviluppo è eccessivo si avrà competizione per la luce e l'epifita diventerà un antagonista.

Alcune epifite sono fissatrici di azoto e quando muoiono rilasciano nei pressi dell'albero abbondanti dosi di azoto.

In modo simile i pesci remora, che si attaccano con una ventosa agli squali e alle balene, traggono beneficio in termini di trasporto e protezione, oltre a beneficiare degli avanzi di cibo degli organismi ospiti. La loro presenza non è avvertita dagli organismi ospiti a causa delle loro ridotte dimensioni.

La vegetazione in genere partecipa ad una relazione commensale con gli animali fornendo loro i rifugi. Molti animali hanno bisogno di una tana per sentirsi sicuri e spesso la ottengono senza danneggiare le piante.

B - Interazioni antagoniste

Tutte le relazioni in cui almeno uno degli organismi è sfruttato, sono incluse nella categoria generale dell'antagonismo. Simili relazioni svolgono un ruolo maggiore nel determinare l'abbondanza, la distribuzione e la diversità delle specie in una comunità. Inoltre sono importanti nell'evoluzione delle caratteristiche delle specie. Le relazioni antagonistiche possono essere suddivise in:

- 1) sfruttamento fisico senza consunzione
- 2) sfruttamento fisico con consunzione (include parassitismo e predazione)
- 3) antibiosi (che include allelopatia)
- 4) competizione

I primi tre tipi di relazioni generalmente arrecano beneficio ad un organismo e ne danneggiano un altro. Il quarto tipo provoca effetti reciprocamente avversi.

1) Sfruttamento fisico senza consunzione

Molte specie forestali investono una quantità considerevole della loro energia per creare un tronco resistente necessario ad esporre le loro foglie alla luce e a sopportare gli effetti dannosi del vento.

Non tutte le piante risolvono i loro problemi in questo modo. Le piante erbacee sciafile compensano la mancanza di luce con un fogliame più largo, attività fotosintetica stagionale e risparmiano energia facendo a meno del fusto legnoso. Anche le piante rampicanti fanno a meno del fusto usando altre piante come supporto. Ciò è particolarmente sviluppato nelle foreste tropicali, dove gli alberi sono ricchi di liane e piante rampicanti, ma sono anche presente negli ecosistemi temperati, dove le specie *Hedera helix* e *Clematis vitalba* utilizzano alberi e arbusti come supporto. Inizialmente le piante rampicanti possono agire come commensali, ma spesso crescono ed uccidono l'organismo che le ha ospitate.

Lo sfruttamento fisico è presente in molte specie di uccelli; il pinguino antartico, per esempio, ruba ad altri esemplari il materiale per costruire il nido e può anche appropriarsi di uova incustodite. Un comportamento piratico è assunto da uccelli quali l'aquila, lo stercorario e il gabbiano che attaccano gli uccelli predatori più piccoli che stanno trasportando il pesce al nido e li costringono a lasciare la preda per consumarla essi stessi.

Anche nel mondo degli insetti si ruba il cibo. Le mosche tropicali della specie *Bengalia* volano aspettando che le formiche ritornino dalla caccia e le costringono a lasciare la preda consumandola immediatamente (Clarke 1976).

Il cuculo (*Cuculus canorus*) sfrutta gli uccelli di altre specie in un modo particolarmente insidioso. Dopo essersi accoppiata, la femmina del cuculo cerca il nido di un uccello di specie diversa nel quale depone un uovo. Ciò accade generalmente dopo che

l'uccello padrone del nido ha già deposto la propria covata. La specie che ospita può riconoscere l'uovo del cuculo e gettarlo fuori dal nido, ma di solito ciò non accade e l'uovo del cuculo viene incubato e si schiude. L'uccello (che ha ospitato l'uovo del cuculo) nutre il pulcino che può disfarsi dei suoi compagni spingendoli fuori dal nido o può contribuire alla loro denutrizione, poiché i piccoli uccelli della specie ospite non possono competere con il cuculo vociferante. Il cuculo cresce nutrito dall'uccello che lo ha ospitato finché è pronto a volare. Questo tipo di relazione è spesso chiamata nidiata parassita e potrebbe anche essere considerata uno sfruttamento fisico con consunzione. Il cuculo certamente indebolisce e uccide la nidiata degli uccelli che lo ospitano.

Un simile tipo di relazione ma con un interessante adattamento esiste nei Cowbirds a Panama. In questa regione il Cowbird gigante è una razza parassita di un altro tipo di uccello, l'*Oropendula Castana* che costruisce un nido a forma di sacco che pende dai rami di grandi alberi. In uno studio sulla relazione tra l'oropendula e il cowbird nella zona del canale di Panama fu scoperto un fenomeno interessante (Smith, 1968). Si osservò che in alcuni gruppi di oropendula le uova dei cowbirds erano simili mentre in altri le uova delle due specie erano differenti. La spiegazione per questo enigma fu trovata in due relazioni reciproche: una parassita e l'altra commensale.

I pulcini di oropendula sono attaccati da mosche-bot che li parassitizzano nel nido depositando le uova sulla pelle implume degli uccelli appena nati. I piccoli di oropendula sono incapaci di rimuovere questi parassiti perché i loro occhi si aprono solo dopo 6 o 9 giorni dalla nascita. Invece i pulcini dei cowbirds, nati 5 o 7 giorni prima nello stesso nido, sono ricoperti da piume che impediscono alle mosche-bot di depositare le uova su di essi oltre ad aprire gli occhi entro 48 ore dalla nascita. I piccoli cowbirds afferrano qualsiasi cosa piccola si muova nel nido, incluse le mosche adulte, così da rimuovere anche le larve dalla pelle dei piccoli di oropendula (tab. 14.7). La covata parassita ha, in questo caso, una relazione sia mutualistica che sfruttatrice che apparentemente si compensano l'un l'altra in una naturale selezione. Di conseguenza non c'è un vantaggio selettivo per l'oropendula nella distinzione con le uova dei cowbirds dove esistono popolazioni di mosche-bot, e in queste aree la somiglianza delle uova non è stata selezionata. Smith scoprì inoltre che in tutti i gruppi di oropendula, in cui i cowbird deponevano uova uguali a quelle dell'ospite, i nidi erano vicini ad alveari di api o di vespe. Le mosche-bot raramente si avvicinano ai nidi di questi insetti, la cui prossimità conferisce agli oropendula un'immunità contro le tali parassiti (c'è una relazione commensale tra le api-vespe e gli oropendula). Questa immunità a sua volta eliminato il vantaggio di avere un cowbird nel nido e rende la sua presenza sfruttatrice piuttosto che neutralistica. Lo studio sulla relazione cowbird-oropendula è una dimostrazione della necessità di conoscere in modo approfondito le relazioni tra le specie, se si vuole capire la forma e la funzione degli ecosistemi.

Cowbird Nestlings	Number (Percent) of Oropendula Nestlings	
	With Bot Fly Parasites	Without Bot Fly Parasites
Present	57 (8.4)	619 (91.6)
Absent	382 (90.1)	42 (9.9)

Tab. 14.7: Relazione tra l'incidenza delle mosche-bot nei nidi di oropendula in presenza o assenza di cowbird (Smith, 1968)

2) Sfruttamento fisico con consunzione

Parassitismo. Questa categoria include relazioni in cui un organismo consuma parte del sangue o del tessuto adiposo di un altro organismo che lo ospita, indebolendolo o uccidendolo.

Come per molte interazioni fra le specie non c'è una netta distinzione tra parassiti e predatori. I parassiti sono normalmente molto più piccoli degli organismi che li ospitano e generalmente stabiliscono un contatto più o meno continuo con essi.

Quando una relazione ospite-parassita dura da molte generazioni, il parassita è raramente letale anche se può comunque debilitare l'ospite che può soccombere per altre cause. La situazione è molto differente quando si instaura una nuova relazione ospite-parassita; ad esempio, quando una pianta parassita è introdotta in un nuovo areale o quando un nuovo genotipo di patogeno si diffonde. Questo primo stadio della relazione parassitica che è chiamata fase epidemica ed è una fase transitoria poiché la selezione naturale sviluppa la resistenza dell'organismo che ospita e riduce la virulenza del parassita, al punto che viene a stabilirsi una relazione duratura. Un esempio di questa evoluzione nelle relazioni parassitiche è il parassita malarico che, in assenza di medicinali, può essere fatale alle popolazioni delle aree non malariche.

Le popolazioni umane esposte alla malaria da molte generazioni hanno un'alta percentuale di cellule malate nel loro sangue che le proteggono dai parassiti.

Ci sono molti casi interessanti di questo tipo di interazione nelle foreste.

Il castagno americano prima del 1900 era una delle specie principali nelle foreste degli Stati Uniti orientali. Agli inizi del '900, un fungo, l'*Endothica parasitica*, fu per caso introdotto dall'Asia dove viveva come parassita endemico. Nell'arco di 20 anni la maggior parte degli alberi adulti di castagno nella Nuova Inghilterra morirono. A partire dal 1940 lo stesso destino colpì i castagni distribuiti lungo l'estremità meridionale dei Monti Appalachi del Sud. I polloni di castagno continuano a rigenerarsi dalle vecchie ceppaie ma non sopravviveranno mai abbastanza per divenire adulti. Potrebbe accadere che la specie continui a sopravvivere come arbusto, oppure una relazione endemica più stabile potrebbe eventualmente evolversi, provocando così il ritorno di questa specie come specie dominante nella regione.

Un caso analogo si è verificato per l'olmo, a causa del fungo *Ceratocysti ulmi*. Questo fungo, che era endemico sugli olmi in Europa, dove causava solo occasionalmente la

mortalità dei rami, è stato diffuso dai coleotteri Scolitidi con i quali ha una relazione mutualistica.

Tronchi contenenti Scolitidi vivi furono spediti negli Stati Uniti nel 1930. Gli Scolitidi diffusero rapidamente la malattia sugli olmi indigeni del Nord America, che erano altamente sensibili, e li eliminarono virtualmente dagli Stati Uniti orientali e dal Canada. Durante questo periodo di epidemia, il fungo subì un'evoluzione in un ceppo più virulento che fu reintrodotta per caso in Inghilterra agli inizi del 1970 e di qui si diffuse in tutta Europa. Diffondendosi in anelli concentrici dal punto di introduzione (i porti, nei quali i tronchi infestati dagli Scolitidi erano stati sbarcati) la malattia ha eliminato più di 5 milioni di olmi nell'Inghilterra del Sud in pochi anni.

Predazione. I predatori sono spesso più grandi della loro preda, vivono liberamente ed hanno un unico incontro, spesso con esito positivo, con la loro preda.

Si dice qualche volta che il predatore trae il suo capitale dalla sua fonte di cibo, mentre il parassita utilizza l'interesse. Sebbene questa metafora è reale per l'organismo che ospita il parassita, essa perde in generale la sua veridicità quando è applicata al gruppo ospite-preda.

I parassiti possono indebolire gli organismi che li hanno ospitati provocando il declino della popolazione, mentre i predatori possono solo catturare organismi malati e vecchi e quelli in eccesso rispetto alla capacità portante dell'ecosistema. Così facendo i predatori contribuiscono a mantenere in salute la popolazione cacciata.

Come per la relazione ospite-parassita, anche una relazione predatore-preda può essere instabile.

Quando un predatore si introduce (o è introdotto dall'uomo) in un nuovo ambiente in cui è presente una popolazione-preda, vissuta senza predatori per un lungo periodo di tempo, la sua attività può virtualmente decimare la popolazione delle sue prede (questa è generalmente la base per i programmi di controllo biologico). Una relazione stabile può essere instaurata se entrambe le popolazioni sopravvivono attraverso i cicli predatore-preda.

La predazione può avvenire tra una larga varietà di organismi. Gli erbivori sono normalmente considerati predatori e le piante la loro preda, ma esistono anche piante come la *Drosera* spp. e la *Sarracenia* spp. che sono insettivore. Le piante in questo caso sono i predatori e gli insetti la preda.

Le varie specie di erbivori sono le prede per i carnivori primari, che a loro volta diventeranno le prede per i carnivori secondari. I predatori generalmente agiscono per rimuovere gli organismi malati o moribondi dalle popolazioni che essi cacciano. Inoltre aiutano a mantenere al di sotto della capacità portante (carrying capacity) la popolazione delle prede, evitando quindi danni alla popolazione e all'habitat in cui essa vive.

Esistono situazioni estreme ma ciò di solito rappresenta una interazione cui l'adattamento tra predatori e preda è stato sconvolto dall'azione umana o da altri fattori ambientali.

3) Antibiosi

Tutti gli organismi interagiscono gli uni con gli altri sia chimicamente che fisicamente. Simili interazioni chimiche si verificano tra forme di vita microbiche, tra piante ed animali, tra le diverse specie di animali e tra differenti specie di piante.

Simili interazioni sono definite antibiosi ed esistono molti esempi conosciuti di interazioni tra microbi.

Forse uno dei migliori esempi è la produzione della penicillina da parte di alcuni funghi (appartenenti al genere *Penicillium*) che impedisce la crescita dei batteri nella vicinanza di questi funghi.

Esiste di solito una intensa competizione chimica tra differenti specie di licheni crostosi che colonizzano le superfici rocciose e tra i funghi ed altri microbi che vivono nel suolo. Questi organismi utilizzano sostanze antibiotiche per influenzare la crescita della specie con le quali competono.

Molte specie di piante producono antibiotici che impediscono la crescita dei microbi (Stoesse 1970). Organismi della famiglia delle Cupressaceae, ben conosciuti per la loro durata e resistenza, producono una sostanza, la B-thujaplicin, che inibisce la crescita di una varietà di specie di batteri ed è battericida per numerose specie (Trust e Coombs 1973).

Molte piante contengono sostanze chimiche che le rendono sgradevoli alla tabulazione da parte degli erbivori. Ad esempio le larve della *Galena* possono nutrirsi solo delle foglie giovani di quercia perché le foglie vecchie contengono un alto livello di tannino che rende le foglie sgradevoli (Flenny 1968-70).

Gli alberi colpiti da attacchi di insetti che si nutrono di legno possono produrre polifenoli che impediscono la crescita e lo sviluppo degli embrioni di questi ultimi. L'alterazione del metabolismo dei polifenoli fu notato sul pino scozzese che era stato attaccato dalla *Teutredine Europea* (Mielges 1968), e vi sono molte evidenze che questo comportamento possa essere un fenomeno generalizzato (Haukiga 1980).

Recenti studi hanno suggerito che i salici di cui si nutrono le lepri, in Alaska, diventano sgradevoli producendo sostanze chimiche e che questo possa far parte di un meccanismo ciclico che si ripete ogni 10 anni (Bryant 1936; Bryant 1983; Bryant e Kuropat 1980).

Recentemente è stato suggerito che quando alcune specie di piante sono utilizzate dagli erbivori, esse possono produrre sostanze chimiche volatili che stimolano le difese delle piante vicine (Baldwin e Schulz 1983). L'interazione e il coadattamento chimico tra le piante e gli erbivori possono essere stati uno dei maggiori fattori nell'evoluzione delle diverse specie nell'ecosistema terrestre (Erlich e Raven 1967).

Qualsiasi analisi sulla biodiversità delle specie nelle foreste tropicali deve includere gli adattamenti chimici delle piante agli erbivori

4) Allelopatia (antibiosi tra le piante)

Uno dei casi più conosciuti di antibiosi è quello che si sviluppa tra le piante.

Il metabolismo delle piante è estremamente complesso, coinvolge un grande numero di molecole organiche coinvolte in molti processi. Molte di queste sostanze chimiche secondarie non hanno alcuna influenza per la pianta, altre ne hanno perché modificano la crescita e il comportamento di altri organismi a beneficio della pianta che le produce.

Le sostanze chimiche che impediscono la germinazione, la crescita e la riproduzione di altre piante sono definite allelochimiche ed il fenomeno è chiamato antibiosi allelochimico, o allelopatia.

Esempi di allelopatia sono riportati in letteratura fin dal XIX sec.

Uno dei casi più conosciuti è quello del noce comune (*Juglans regia*). E' stato a lungo osservato che poche specie di piante erbacee ed arbusti crescono sotto gli alberi di noce, ciò non è dovuto ad una semplice competizione per la luce, per l'umidità e per le sostanze nutritive. Il noce produce un allelochimico chiamato juglone che si forma in soluzione acquosa, sotto forma non tossica (idrojuglona), nelle foglie, nei frutti e negli altri tessuti. Questa sostanza è dilavata al suolo dalla pioggia ed ossidata a juglone. A questo punto può impedire la germinazione e la crescita di molte specie nell'area limitrofa alla pianta.

Un diverso caso di allelopatia è riscontrabile nel clima caldo-arido della California del sud. Le praterie di questa zona sono colonizzate da vegetazione bassa, a gruppi, conosciuta come Chaparral. Queste formazioni sono dominate da arbusti di salvia (*Artemisia californica*) e di menta (*Salvia leucoplilla*) che producono prodotti allelochimici volatili capaci di saturare l'aria (su un gruppo) con una caratteristica fragranza.

Vari esperimenti hanno mostrato che l'assenza di piante erbacee dalle aree di insidenza (proiezione delle chiome al suolo) e da quelle circostanti, per un raggio di 1-2 m, non è causata dalla competizione o dalla presenza di allelochimici solubili, ma è il risultato della volatilizzazione dei terpeni, quali canfora e cineola, dagli arbusti nell'aria circostante. Questi terpeni hanno un effetto inibitorio sulla germinazione e sulla crescita delle piante ed anche sui batteri del suolo. I terpeni sono assorbiti dalle particelle di argilla dello strato superficiale del suolo rendendolo inadatto alla crescita delle altre piante, finché le sostanze chimiche non sono eliminate da un incendio o dilavate dalla pioggia.

L'allelopatia è attualmente considerata una regola piuttosto che un'eccezione negli ecosistemi. L'evoluzione ha favorito quelle piante che hanno sviluppato prodotti metabolici allelopatici. Più si analizza questa forma di interazione interspecifica, più gli studiosi si accorgono che le sostanze allelochimiche hanno svolto un ruolo principale nell'evoluzione della diversità biotica e che sono il fattore principale che determina la forma e il funzionamento delle comunità biotiche.

Le sostanze allelochimiche possono essere rilasciate come gas (per lo più questo avviene in specie di zone aride che non in specie di zone umide) o come sostanze solubili in acqua che vengono espulse, trasudate e liscivate. Tali sostanze possono essere liberate da piante viventi, sul suolo o nel sottosuolo, oppure solo dopo la

morte. Tra le sostanze chimiche coinvolte nell'allelopatia, si includono acidi fenolici, cumarina, chinoni, terpeni, olii essenziali, alcaloidi e acidi organici.

Le sostanze allelochimiche agiscono in molti modi: possono impedire la germinazione dei semi, l'attività dei batteri azotofissatori o interferire con la formazione delle micorrize (Fig.14.14).

Per esempio l'erica (*Calluna Vulgaris*) che rende famose le brughiere scozzesi, libera sostanze che impediscono la formazione di micorrize sulle radici di alcune specie arboree. I primi tentativi per rimboschire queste brughiere, con *Picea sitkensis*, fallirono perché gli alberi piantati crescevano molto lentamente. La soppressione dell'erica favorì la comparsa del fungo micorrizico e il successivo sviluppo degli alberi (Haudley 1963). L'aratura che rimuove la zolla erbosa distruggendo l'erica sottostante, ha avuto un simile effetto benefico per le piantaggioni.

La felce aquilina (*Pteridium aquilinum*) si ritiene che abbia un effetto allelopatico sugli alberi giovani. Estese aree di felci (nelle foreste dense in Scozia) sono molto resistenti alla colonizzazione da parte di specie arboree; ciò in parte a causa della ridotta disponibilità di luce, delle carenti sostanze nutritive e della scarsa umidità del suolo, e in parte perché le fronde morte delle felci, oltre a determinare un effetto chimico, impediscono alle radici dei semenzali di arrivare al suolo umido.

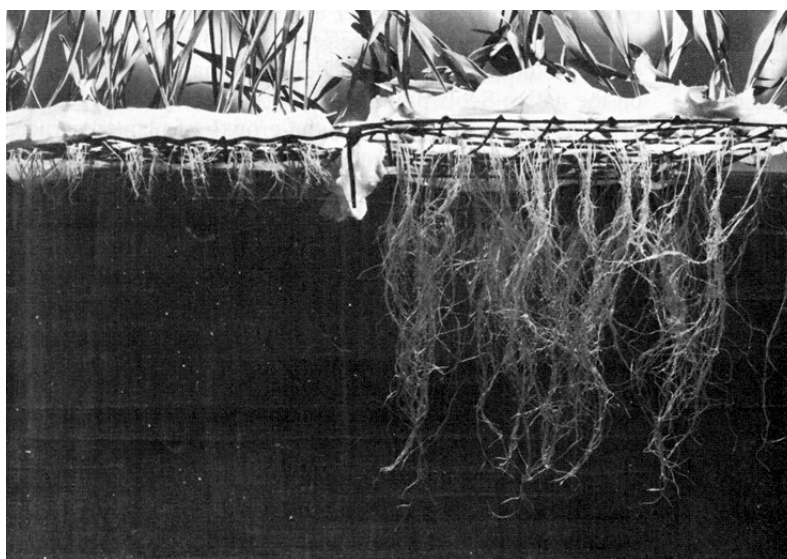


Fig. 14.14: Effetti degli acidi fenolici trasudati dalle felci sulle radici in accrescimento di piante di orzo.

E' stata più volte osservata l'interferenza causata dalle sostanze allelochimiche con i batteri fissatori di azoto. I prodotti in decomposizione di alcune specie erbacee con bassa presenza di azoto ostacolano i batteri azotofissatori nel suolo, che a loro volta ritardano la fissazione dell'azoto richiesto dalle varie specie (Rice 1964). Le piante pioniere possono interferire con la fissazione dell'azoto da parte dei batteri (Rice 1967); ciò effettivamente riduce la competizione e prolunga l'occupazione del sito da parte di tali specie. E' probabile che l'allelopatia si sia evoluta in molte specie pioniere.

I licheni crostosi, che ricoprono le rocce, competono gli uni con gli altri usando sostanze chimiche secondarie e la stessa persistenza del muschio pioniere può avere delle basi chimiche.

Le specie climax possono anche impedire l'invasione delle specie colonizzatrici, attraverso processi allelopatici, come nel caso della rinnovazione di Betulla gialla (specie pioniere) in cui è stato dimostrato che la crescita della stessa è ostacolata dalla presenza di piante di acero (specie climax). Questo impedimento è causata da sostanze allelopatiche emesse dagli apici radicali dell'acero.

Gli effetti allelopatici di una specie non sono stabili nel tempo, molte specie si adattano e l'effetto allelopatico può diventare meno dannoso.

Per esempio, aree coltivate con una specie di Eucalipto negli Stati Uniti, spesso non contengono altre piante, mentre aree coltivate con la stessa specie in Australia, paese di origine, possono presentare un rigoglioso sottobosco. La differenza è rappresentata dal fatto che in Australia c'è stato il tempo sufficiente per le specie secondarie di adattarsi alle sostanze allelochimiche, mentre negli S.U. le piante indigene non hanno avuto il tempo per adattarsi a questa specie recentemente introdotta.

In un modo simile, una specie di ranuncolo (*Ranunculus testiculatus*), originario dall'Europa sud-orientale e dell'Asia centrale, escluse tutte le altre specie quando fu introdotto in zone aride dell'Utah, dell'Oregon e di Washington. Alcune ricerche hanno mostrato che le sostanze allelochimiche estratte dal ranuncolo inibiscono la germinazione delle altre piante.

L'effetto è maggiore sui suoli sabbiosi e minore sui suoli con tessitura fine, nei quali le sostanze allelochimiche sono presumibilmente assorbite e rese inattive (Bechanan e Al. 1978).

Gli effetti allelopatici del piano dominante sulle piante dominate, si pensa, abbiano contribuito alla distribuzione irregolare della vegetazione inferiore che è caratteristica delle foreste miste.

Gli effetti allelopatici sono probabilmente molto più importanti di quanto si riconosca sia in campo forestale che in campo agrario.

5) Competizione

La competizione tra le specie si verifica quando due differenti specie cercano di utilizzare la stessa fonte energetica presente in quantità limitata. La competizione avviene anche quando la fonte energetica non è disponibile in quantità limitata, ma le due specie interferiscono l'una con l'altra per il suo utilizzo.

Abbiamo visto nel capitolo precedente che l'equazione di crescita è stata usata per descrivere la crescita della popolazione, inclusa la competizione tra le specie.

Le equazioni di Lotka-Volterra possono essere usate per descrivere la competizione tra le specie e per predire il probabile risultato di simili interazioni.

Quando si riconosce che l'ambiente ha una capacità portante e che gli individui competono per le fonti energetiche che determinano questa capacità, la semplice equazione di grandezza:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

diventa:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

Questa equazione deve essere ulteriormente modificata se sono presenti organismi di 2 specie che competono per la stessa fonte.

Per la specie 1, si potrà riscrivere l'equazione ed includere $-N_2$, l'effetto negativo dell'organismo della specie 2 sulla capacità portante dell'ambiente per la specie 1 o in competizione per una fonte comune o per l'interferenza nell'uso di una fonte:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - N_2}{K_1} \right)$$

oppure

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - \frac{N_2}{K_1} \right)$$

dove: r_1 è l'aumento procapite della popolazione della specie 1

N_1 è il numero degli individui della specie 1

K_1 è la capacità portante dell'ambiente della specie 1

N_2 è il numero degli individui della specie 2

N_1/K_1 è la quantità della capacità portante per la specie 1 usata da N_1

N_2/K_1 è la quantità della capacità portante per le specie 1 usata da N_2

Così, più grande è il numero degli organismi della specie 2 che competono con la specie 1, più basso è il valore di $(K_1 - N_1 - N_2)/K_1$. Allo stesso modo per la specie 2 avremo:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - N_1}{K_2} \right)$$

oppure

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - \frac{N_1}{K_2} \right)$$

Più grande è il numero degli organismi N_1 , minore è la capacità portante rimanente non utilizzata per la specie 2 e minore è la densità della popolazione.

Questa formula è applicabile finché entrambe le specie fanno riferimento ad una stessa fonte e la capacità di sfruttare la fonte è la stessa per gli organismi di entrambe le specie. Se esse differiscono, un'ulteriore modifica deve essere apportata. Piuttosto che ridurre la capacità portante per la specie 1 dal numero della specie 2, dobbiamo ridurlo dal numero della specie 2 espresso in termini di numero equivalente della specie 1.

Per esempio, se la specie 2 mangia 2 volte di più rispetto la specie 1 ($N_2=2N_1$), si dovrà ridurre K_1 di $-2N_1$ più che dal $-N_2$.

Per generalizzare avremo:

$$N_1 = \alpha N_2 \text{ e } N_2 = \beta N_1$$

dove $\alpha = N_1/N_2$, o la proporzione dell'uso delle fonti dalla specie 1; l'uso della fonte dalla specie 1 all'uso della fonte della specie 2, e $\beta = N_2/N_1$ ovvero la proporzione dell'uso della fonte dalla specie 2 all'uso delle fonti della specie 1.

I termini " α " e " β " sono chiamati coefficienti competitivi.

Se 2 specie competono in un determinato territorio, il numero di individui della specie 1 che l'area può mantenere è ridotto dal numero di individui della specie 2 presente moltiplicato dal coefficiente competitivo della specie 2, e viceversa.

In altre parole:

$$K_1 - N_1 - N_2/\alpha = 0 \quad \text{e} \quad K_2 - N_2 - N_1/\beta = 0$$

Il numero di individui relativo alle 2 specie dipenderà dai valori di α e di β . Tutto ciò può essere descritto graficamente (fig. 14.15).

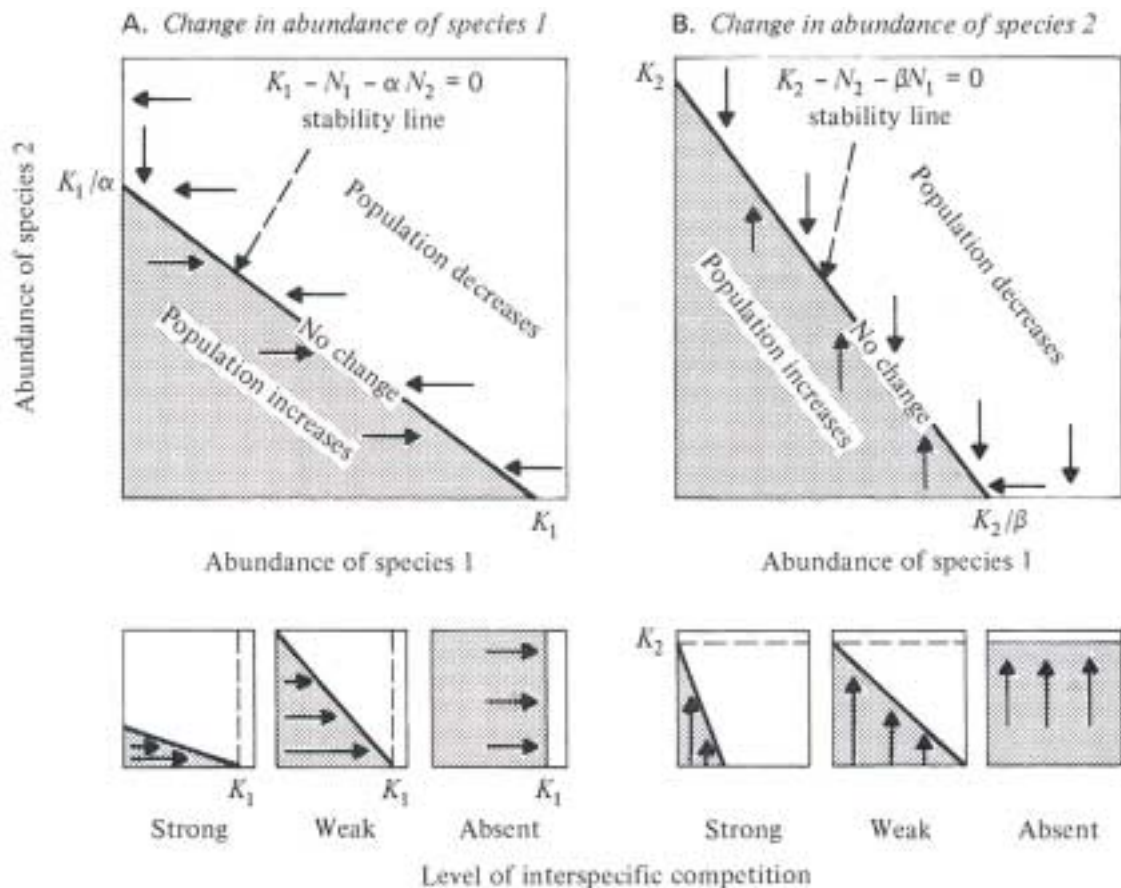


Fig.14:15: Andamento dei cambiamenti numerici di due specie in competizione tra loro.

La competizione tra le diverse specie ha attratto l'attenzione di molti biologi nei primi decenni di questo secolo, incluso il biologo russo Gause, che ha esaminato in laboratorio la competizione tra 2 specie di protozoi che utilizzano la stessa fonte di cibo. I suoi esperimenti si sono tutti conclusi nello stesso modo: una specie diviene dominante ed elimina l'altra specie (Gause 1934-35).

Questo tipo di esperimento è stato ripetuto molte volte, incluso il lavoro di Park (1962) ed i suoi colleghi con i coleotteri *Tribolium castaneum* e *Tribolium confusum*. Quando queste 2 specie vengono allevate insieme in una bottiglia di farina, una specie elimina sempre l'altra. Il successo di una specie sull'altra dipende dalle condizioni dell'esperimento. Il *T. castaneum* prevale in condizioni caldo-umide, mentre il *T. confusum* ha successo in condizioni fredde e asciutte sebbene quando si sviluppano indipendentemente entrambe le specie preferiscono condizioni calde-umide.

Un simile tipo di esperimento è stato realizzato con le piante (Harper 1961) ottenendo gli stessi risultati. Quando le 2 specie furono obbligate a competere (in un ambiente) solo una sopravvisse (Fig.14.16).

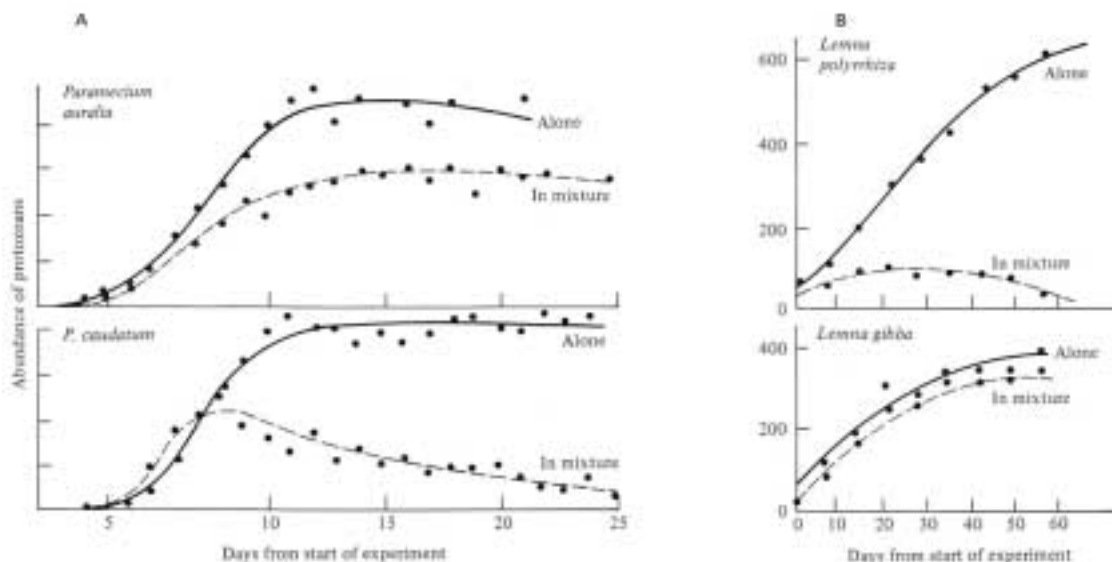


Fig.14.16: Studio sulla competizione tra due specie in un ambiente chiuso. (A) L'esperimento originale di Gause e (B) l'esperimento di Harper.

I risultati di questi esperimenti furono guidati dal “**principio di esclusione competitiva**” (Hardin 1960), il quale afferma che: 2 specie che competono per la stessa fonte non possono coesistere all'infinito. Una delle 2 specie dominerà.

Questo principio, che è qualche volta denominato come l'ipotesi di Gause, ha attirato molta attenzione alla fine del secolo scorso portando allo sviluppo del concetto di NICCHIA ECOLOGICA.

Il principio di esclusione, di competizione e il concetto di nicchie ecologiche

Il principio di competizione e di esclusione funziona bene in un laboratorio, con due sole specie in competizione, ma in natura si trovano numerosi esempi che sembrano contraddire questa teoria.

Generalmente le foreste sono popolate da una notevole varietà di specie di uccelli che vivono sulle chiome e che si nutrono di insetti; per esempio, le foreste del New England, sono popolate da 5 specie di usignoli, all'incirca delle stesse dimensioni, aventi alimentazione molto simile. Gli studi di Mac Arthure (1958) mostrarono che la coesistenza delle 5 specie era possibile grazie alla divisione temporale e fisica delle risorse, cosa che riduceva la competizione intraspecifica. In particolare un elemento fondamentale per tale ripartizione fu il diverso periodo riproduttivo e di allevamento della prole tra le 5 specie (Fig.14.17).

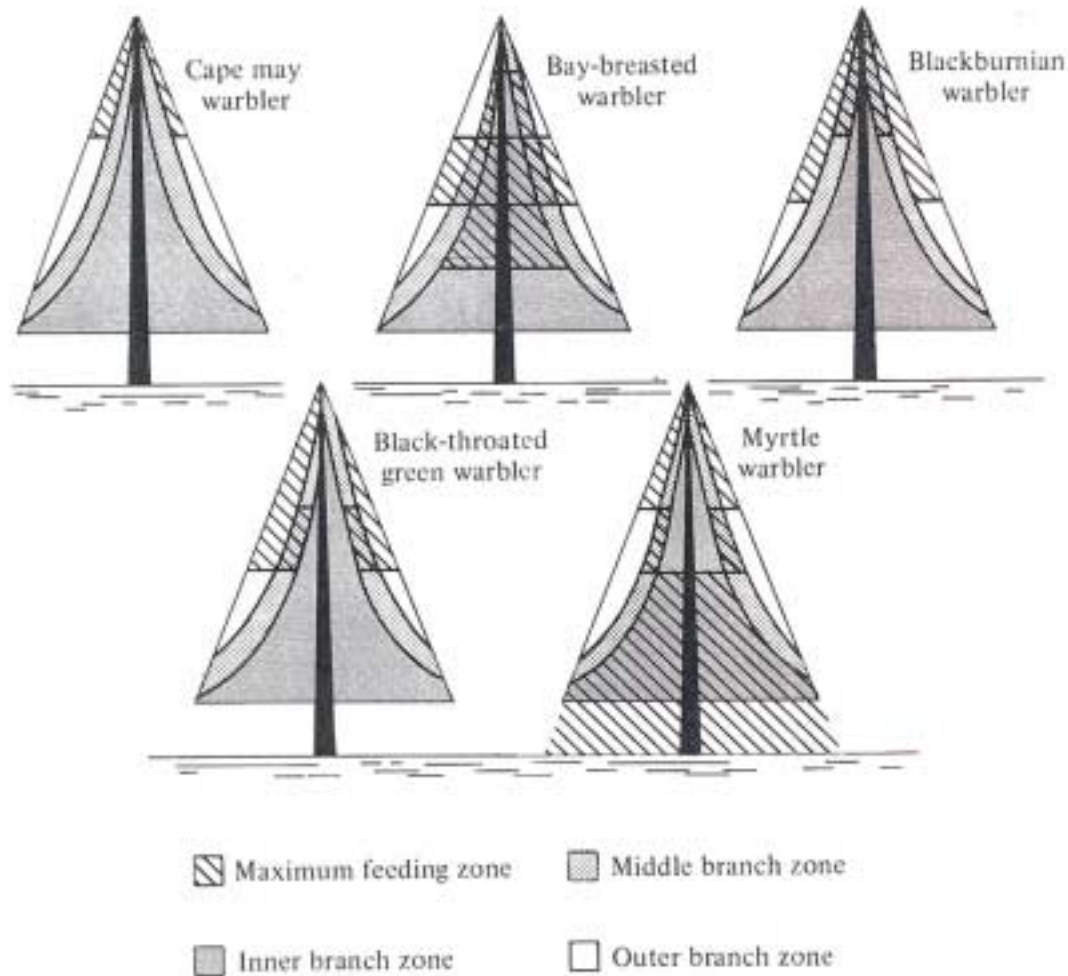


Fig.14.17: Distribuzione delle aree di alimentazione per le 5 specie di usignolo, nelle chiome di conifere nel nordest degli U.S.A. (MacArthur, 1958).

Questo studio sulla coesistenza adattativa ha mostrato come più specie con esigenze molto simili possano avere la capacità di dividersi le risorse disponibili dello stesso ambiente.

Un esempio simile di coesistenza è stato osservato studiando 6 specie di *Erythroneura* spp. su platano occidentale in Illinois (Ross, 1957). Tutte e sei le specie sembravano avere abitudini molto simili ed allo stesso tempo essere in grado di annullare l'esclusione competitiva. Questi insetti si nutrivano di linfa ed avevano un fabbisogno piuttosto modesto di cibo, così che un albero di media dimensione poteva sopportarne un numero notevole. Tutte e sei le specie furono ritrovate su gli alberi in zone con clima umido, mentre solo due specie furono rinvenute in zone a clima arido. La competizione intraspecifica era quindi molto forte, tra le sei specie, al variare delle condizioni climatiche e di conseguenza della disponibilità di cibo.

L'enigma della grande diversità delle forme planctoniche marine può essere spiegato con il fatto che, la competizione tra le varie specie non prosegue mai per un tempo abbastanza lungo da permettere l'affermarsi di una specie sulle altre a causa della

continua variabilità delle condizioni ambientali. Con queste condizioni di variabilità e di instabilità ambientale possono coesistere molte specie competitive.

In contrasto con questi esempi si possono analizzare casi in cui l'esclusione competitiva è stata ampiamente dimostrata. Per esempio, quando il fico d'India (*Opuntia ficus-indica*) fu introdotto in Australia, nel 19° secolo, si estese ben presto su gran parte del continente escludendo le specie indigene. Nel 1900 occupava 4 milioni di ettari che divennero 25 milioni nel 1925; sul 50% di questa area il fico d'India era diventato così denso da essere impenetrabile all'uomo e agli animali.

Specie in competizione possono evolvere differenti adattamenti, tolleranze e relazioni intraspecifiche.

L'osservazione delle relazioni tra le specie in funzione dei loro adattamenti ha portato a sviluppare il concetto di NICCHIA ECOLOGICA: ovvero, la definizione del ruolo di un organismo all'interno di un ecosistema. Il termine è stato usato per la prima volta dagli ecologi per indicare l'habitat, il luogo geografico e gli adattamenti a quest'ultimo per alcune specie di uccelli californiani. Attualmente questo termine indica tre concetti fondamentali:

- nicchia riferita al ruolo funzionale di una specie nell'ecosistema
- nicchia riferita all'habitat di una specie
- nicchia riferita ad un ambiente geografico ben definito, nel quale la specie è presente

La nicchia ecologica di una specie può essere rappresentata come un volume all'interno del quale la specie in esame è superiore alle altre dal punto di vista competitivo.

L'ecologo americano Hutchinson (1957) suggerì di visualizzare la nicchia come uno spazio multidimensionale o ipervolume all'interno del quale l'ambiente permette ad un individuo o ad una specie di sopravvivere all'infinito. Successivamente si identificò (1965) una **nicchia fondamentale**, il massimo ipervolume teorico occupato quando una specie non è inibita dalla competizione, ovvero gli intervalli delle varie risorse che possono essere utilizzati da una specie in assenza di competitori o di altri fattori di disturbo e una **nicchia realizzata**, un ipervolume più piccolo occupato dalla specie quando è sottoposta a stress ambientali, ovvero la porzione di nicchia fondamentale occupata in una determinata comunità in presenza di competitori o di altre limitazioni biotiche o abiotiche (Fig.14.18).

Come per lo spazio ecologico, è ovviamente difficile, se non impossibile, misurare tutti i parametri che caratterizzano la nicchia di una specie. L'analisi viene perciò di solito limitata ad alcuni parametri ecologicamente significativi: temperatura, umidità, spazio, cibo, ecc. (per cui si parla di nicchia spaziale, nicchia trofica, ecc.).

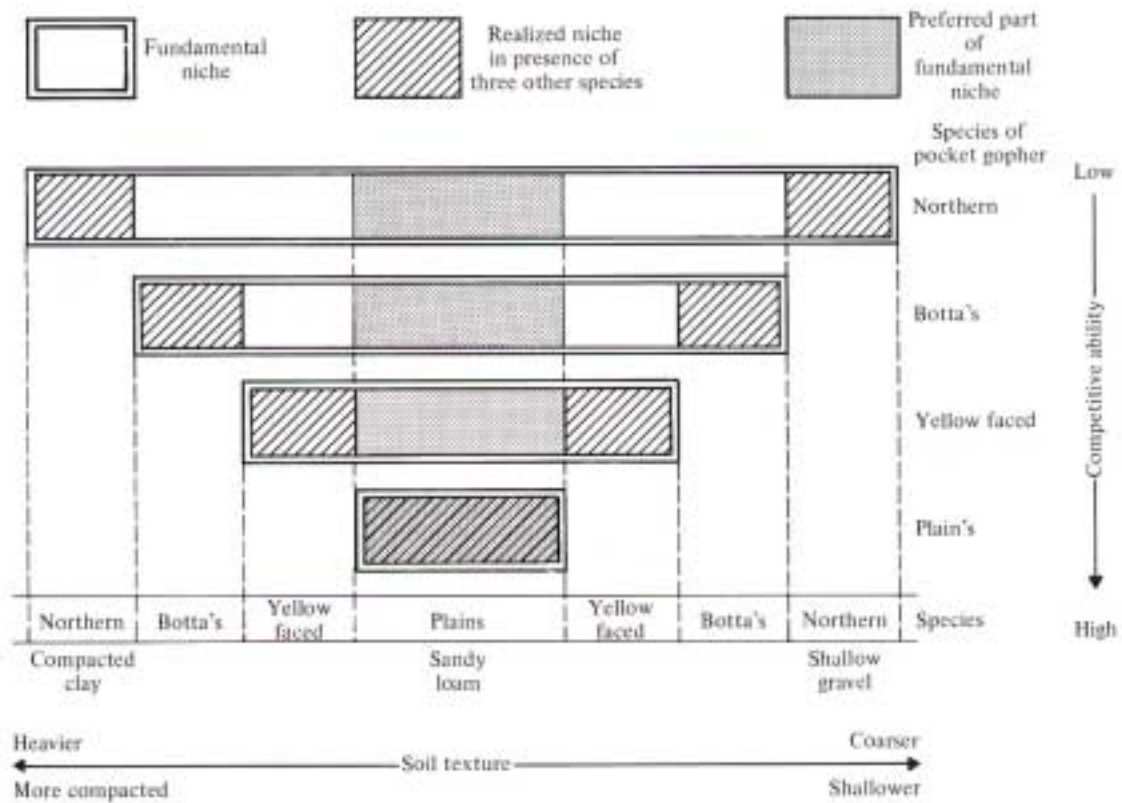


Fig.14.18: Nicchie fondamentali e realizzate per quattro specie di tartarughe in Colorado (U.S.A.) espresse in relazione alla tessitura del suolo.

Ad esempio se vogliono definire la nicchia ecologica di tre differenti specie arboree in termini di esigenze di luce, di nutrienti e umidità, possiamo rappresentarle graficamente come in figura 14.19.

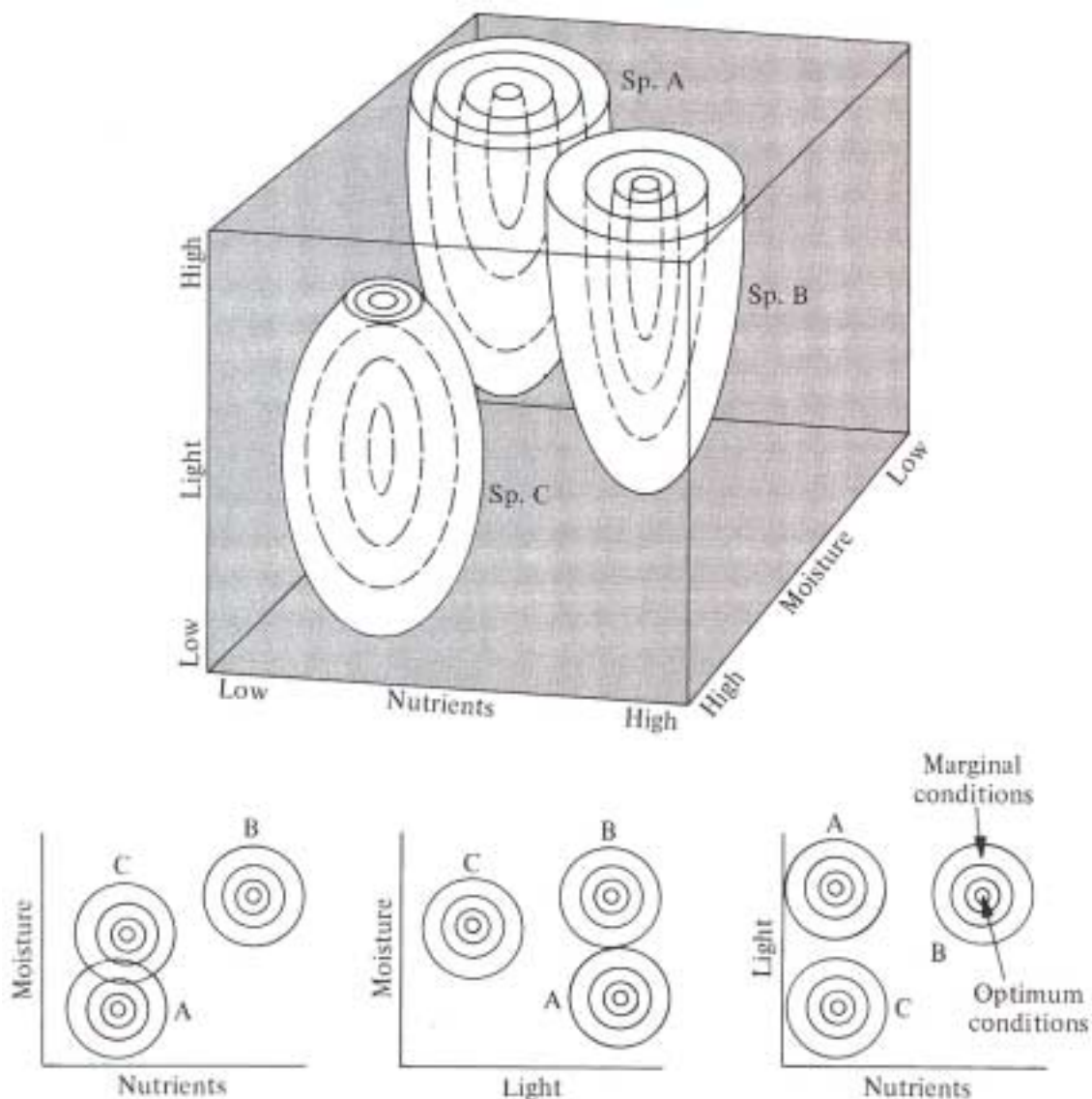


Fig. 14.19: Rappresentazione dell'ipervolume di nicchia per tre differenti specie arboree in funzione dei fattori luce, nutrienti ed umidità. I volumi concentrici rappresentano le varie parti della nicchia realizzata, dall'optimum al livello marginale.

Diversità ambientale o biodiversità

La diversità ambientale (concetto di ricchezza) fa riferimento al numero di differenti specie presenti in un determinato ambiente.

Ogni ecosistema è caratterizzato da una sua biodiversità che può essere utilizzata al fine di studiare tale sistema

Il solo elenco di specie presenti in un determinato ambiente, però, è un metodo troppo semplicistico per affrontare la situazione. Infatti, da un'analisi marginale come questa si possono ottenere pochissime informazioni relative al solo numero di specie presenti. Ogni analisi di diversità dovrebbe tenere conto dell'importanza individuale della singola specie. Tale analisi può essere effettuata in diversi modi, come ad esempio utilizzando il numero di individui per unità di area (densità), sebbene tale metodologia risulti più attendibile quando si fa un'analisi per specie animali. Per un'analisi delle specie vegetali è

preferibile utilizzare il valore di biomassa per unità di area, oppure la percentuale di copertura delle chiome. Quest'ultima, associata al concetto di abbondanza percentuale, viene generalmente usata per indicare l'importanza della specie. Anche la produttività può essere utilizzata come misura di importanza. Una volta stabilito il valore di importanza per ciascuna specie si possono riportare questi dati in un grafico, facendo il rilevamento dell'importanza relativa (la si calcola per ciascuna specie dividendo l'importanza di quest'ultima per la somma dei valori d'importanza di tutte le specie dell'ambiente) cercando così di ottenere la distribuzione delle risorse della comunità tra i membri della specie. (Fig. 14.20)

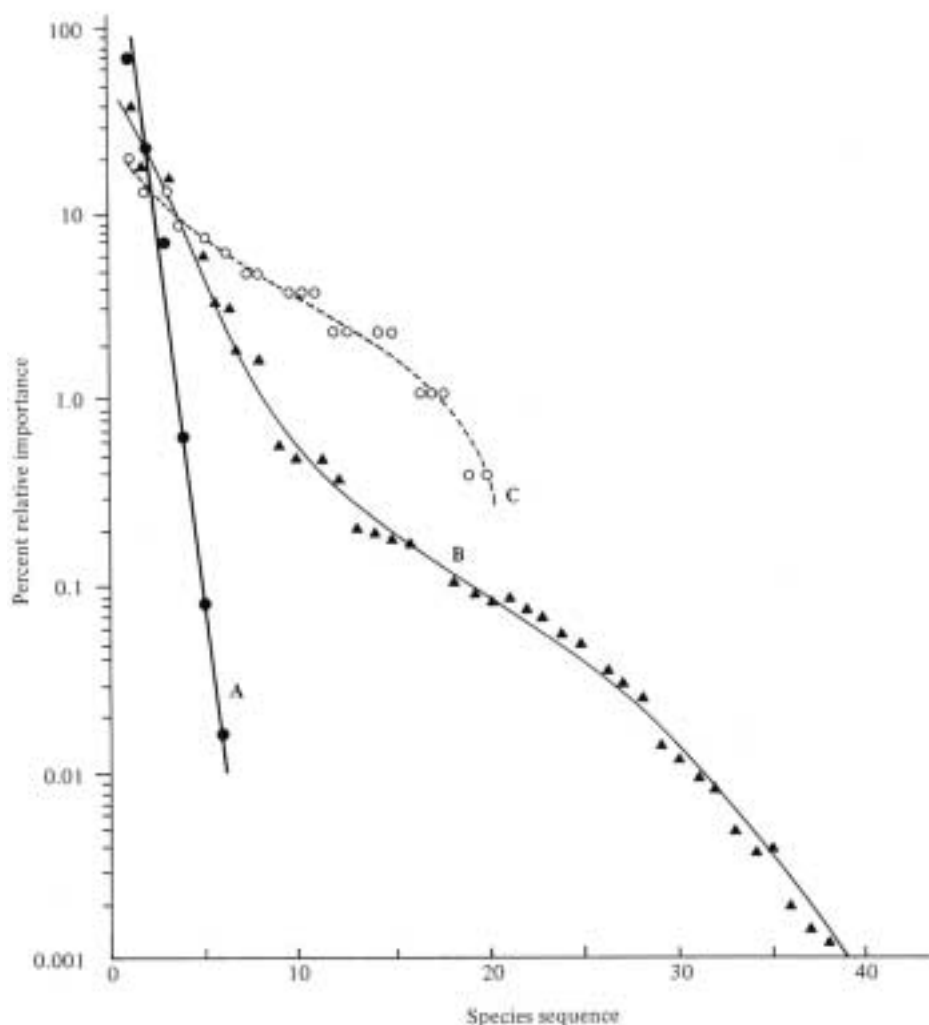


Fig. 14.20: Questo grafico, ottenuto su scala logaritmica, mostra tre diversi andamenti, o meglio, tipi di curva di importanza.

LINEA A: si vede chiaramente che si tratta di un sistema con bassa diversità, causata probabilmente da una dominanza di poche specie ben sviluppate. (Es. foresta subalpina e boreale)

LINEA B: (distribuzione logaritmica) è chiaramente derivato dall'analisi di un sistema con un'alta diversità in ambiente ricco di specie, tipico esempio di foresta pluviale tropicale.

LINEA C: rappresenta l'importanza delle specie di uccelli in una foresta decidua nel West Virginia, misurata a attraverso la densità di coppie nidificanti.

Molti sono stati i tentativi effettuati nel corso degli anni per dare un significato alle variazioni generali osservate nelle diversità delle specie in ambienti differenti. I primi tentativi si sono spesso dimostrati inadeguati, per questo si preferisce oggi utilizzare un

approccio più attento. Attualmente si identificano due diverse categorie di diversità; l' **α diversità**, cioè il numero di specie presenti in un territorio per un particolare ambiente (Foresta pluviale tropicale α diversità alta), e la **β diversità**, cioè la variazione della composizione specifica tra due ambienti contigui lungo un gradiente ambientale (terreno coltivato – foresta chiusa, β diversità maggiore di quella di un'area costituita da differenti formazioni forestali). Molte spiegazioni sono state addotte per analizzare la variazione di biodiversità lungo un gradiente latitudinale.

A - Ipotesi tempo

E' una delle prime ipotesi, basata sul presupposto che l'evoluzione degli ecosistemi tropicali è proseguita inalterata per milioni di anni, in quanto queste zone non sono state soggette a perturbazioni climatiche, come è invece accaduto agli ecosistemi nelle zone temperate.

Questi ultimi, infatti, a causa dei cicli glaciali ed interglaciali, hanno avuto tempi più brevi per raggiungere un grado di elevata biodiversità. I reperti fossili, anche se incompleti, suggeriscono un gradiente latitudinale nella biodiversità, ed è stato accertato come la varietà delle specie d'insetti presenti negli alberi sia legata al lasso di tempo in cui si è sviluppata la relazione insetto-ospite (Southwood, 1961).

Purtroppo questa ipotesi, proprio perché pone le sue basi in testimonianze fossili, non può essere ritenuta di grande validità in quanto tali testimonianze non possono considerarsi prove inequivocabili. (Fig. 14.22)

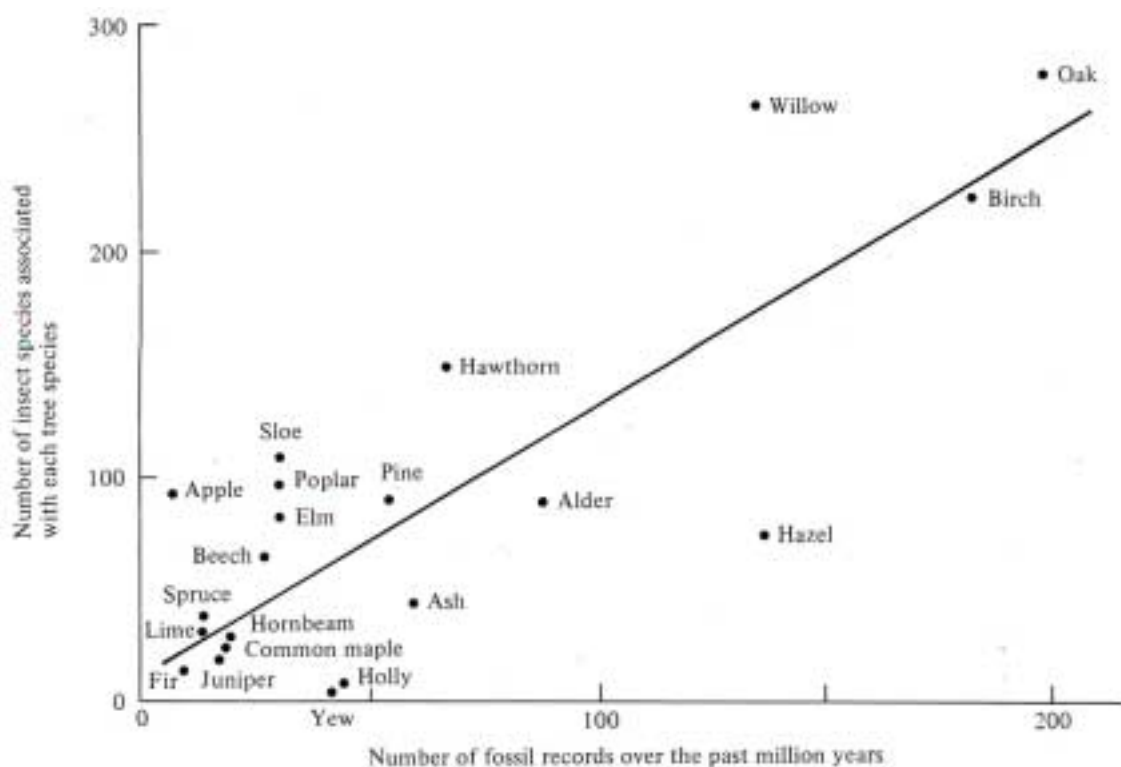


Fig. 14.22. Relazione tra l'età dei fossili in alcune specie arboree in Gran Bretagna ed il numero di insetti ad esse associato.

B - Ipotesi della speciazione

Il tasso di speciazione (evoluzione di nuove specie in un intervallo di tempo) è più veloce ai tropici che non nelle zone temperate o fredde. La stagione delle piogge più lunga e la mancanza di considerevoli variazioni climatiche, permettono più cicli generativi per anno ed il mantenimento di una popolazione prossima al fattore K (capacità portante dell'ecosistema). Questo intensifica la competizione interspecifica e crea condizioni ambientali più favorevoli alla speciazione.

La selezione naturale in zone tropicali avviene prevalentemente in risposta ai fattori biotici (interazioni interspecifiche), mentre a latitudini ed altitudini più elevate un ruolo prioritario viene giocato dai fattori fisici.

C - Ipotesi della predazione

Una terza teoria sulla biodiversità nelle aree tropicali suggerisce che ci siano più predatori e parassiti in queste zone che non altrove, in modo da tenere basso il numero di prede, affinché non ci sia concorrenza tra loro (Paine, 1966). Questo permette che nuove specie preda possano svilupparsi, ed a loro volta favorire lo sviluppo di nuovi predatori. La proliferazione di nuove specie tra le prede tende a ristabilire la competizione interspecifica, la quale a sua volta permette ulteriori speciazioni. Esistono prove a favore di questa teoria, in quanto è stato dimostrato che in alcune comunità la scomparsa di predatori riduce la diversità delle specie preda, permettendo lo sviluppo del dominio di un ristretto numero di specie.

La teoria viene avallata dal lavoro di Harper (1969), il quale dimostra come la vegetazione erbacea di un'isola della costa dell'Inghilterra fosse più diversificata quando intensamente brucata dai conigli, che non a seguito della riduzione della specie animale dovuta alla diffusione del virus della mixomatosi.

D - Ipotesi della stabilità ambientale

Questa teoria trova il suo punto di partenza nelle differenze climatiche tra gli ambienti polare e tropicale o meglio nelle differenze di stabilità ambientale di questi due sistemi. Il primo, quello polare, è a bassa diversità biotica in ragione di una estrema imprevedibilità e/o inclemenza delle condizioni climatiche; tali situazioni si ritrovano, in modo capovolto, negli ambienti tropicali, che sono quindi più stabili e/o prevedibili e nei quali di conseguenza si ha una grossa diversità biotica. Tutto ciò sembra essere avvalorato dal fatto che, per esempio, c'è una maggiore diversità nelle profondità marine, che non nelle acque poco profonde.

Questo sembrerebbe legato alla temperatura come “causa scatenante”, ma in realtà non è tanto l'alta o la bassa temperatura la causa generatrice, bensì la sua stabilità e prevedibilità nei cambiamenti. Il clima stabile facilita lo sviluppo di specie che si adattano con estrema facilità favorendo, di conseguenza, la creazione di potenziali nicchie ecologiche.

Per contro, però, bisogna notare come nelle zone semidesertiche e desertiche che hanno un' estrema variabilità pluviometrica, ci si trovi davanti a situazioni di elevata biodiversità: questo potrebbe in qualche modo influenzare la teoria secondo cui è la temperatura, anziché la stabilità ambientale o l'umidità, ad influenzare la diversità delle piante vascolari.

E - Ipotesi della eterogeneità ambientale

Sembra esserci una relazione tra l'eterogeneità ambientale e la biodiversità. Più l'ambiente fisico è complesso ed eterogeneo, più complesse sono le comunità animali e vegetali. Nelle zone di montagna il numero di specie è normalmente più elevato rispetto alle aree pianeggianti: ad esempio sulle montagne della Colombia sono presenti molte più specie di uccelli che non nelle foreste pluviali brasiliane, caratterizzate da un andamento topografico molto uniforme.

F - Ipotesi della dimensione ed isolamento spaziale dell'isola

Nelle isole, penisole, o nuclei di vegetazione circondati da zone coltivate, che non hanno contatti diretti con altre zone, lo sviluppo della biodiversità rappresenta un caso particolare: il numero di specie presenti dipende dalle dimensioni dell'isola e l'andamento della relazione risulta pressoché costante (fig. 14.24). Questo fattore è inoltre influenzato dal rapporto estinzione - reimmissione di specie.

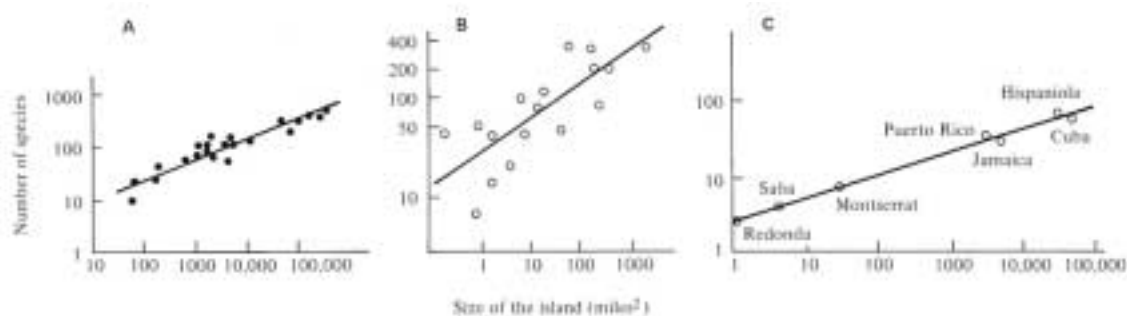


Fig. 14.24 diversità del numero di specie su isole di varie parti del mondo. I grafici mostrano come il numero delle specie aumenti con l'aumentare delle dimensioni dell'isola. A) Numero di uccelli terrestri e marini sull'isola di Sanda nelle Filippine. B) Numero di specie di piante terrestri sulle isole delle Galapagos. C) Anfibi e rettili nel sud est asiatico.

Oltre alle dimensioni dell'isola, un fattore molto importante per la determinazione del numero delle specie è legato alla disponibilità delle risorse.

La problematica esposta per le isole, riguarda anche i nuclei di vegetazione isolati sulla terraferma. Ad esempio, le aree costituite da parchi e riserve naturali tendono spesso a diventare delle "isole in un mare" di diverse tipologie vegetazionali e di uso del suolo, a causa del taglio incontrollato delle foreste. La definizione dell'area minima critica necessaria per la conservazione di una data specie o di una comunità è dunque essenziale per la progettazione di parchi e riserve naturali futuri.

Ad esempio, i requisiti di area minimale possono significare che è meglio avere un parco di grandi dimensioni rispetto a numerosi parchi di dimensioni ridotte, aventi in totale la stessa superficie.

Differenti fattori sono coinvolti nella determinare la biodiversità di gruppi di specie differenti: la struttura vegetale per gli uccelli, la stabilità ambientale per gli organismi bentonici, temperatura, umidità e nutrienti per le piante terrestri. La biodiversità può variare in tempi diversi per ogni singolo ambiente. Generalmente aumenta con il passare del tempo dopo un evento di disturbo, sia con fenomeni di ricolonizzazione (cambiamento nel breve periodo) sia attraverso l'evoluzione (cambiamento nel lungo periodo).

INDICI DI BIODIVERSITA'

Vengono descritti in questo capitolo numerosi indici di diversità che possono essere usati per caratterizzare le relazioni di abbondanza delle specie nelle comunità. La diversità consiste in due componenti distinte:

1. il numero totale di specie
2. l'omogeneità (evenness – parità, uniformità, regolarità, equità), ossia come i dati di abbondanza sono distribuiti fra le specie.

Poiché gli indici di diversità tentano spesso di incorporare entrambe le due componenti in un unico valore numerico, sorgono spesso controversie e confusione riguardo al loro corretto uso e interpretazione.

Introduzione

Il concetto di diversità specifica nell'ecologia delle comunità è stata intensamente dibattuto dagli studiosi di ecologia negli ultimi decenni. Infatti, Hurlbert (1971) arrivò a suggerire che la diversità era meglio definita come un “non-concetto”, a causa del gran numero di problemi semantici, concettuali e tecnici connessi al suo uso. Malgrado le controversie e gli inviti alla “prudenza” avanzati da molti, sul loro uso, gli indici di diversità sono rimasti molto ben visti dagli ecologi. Come per la maggior parte dei metodi è relativamente semplice acquisire una conoscenza rudimentale e andare avanti con le elaborazioni, ma è molto più difficile acquisire una prospettiva critica.

La diversità (species diversity) può essere pensata come una entità formata da due componenti. La prima è il numero di specie della comunità, che gli studiosi definiscono ricchezza di specie. La seconda componente è l'omogeneità (species evenness) o equità (equitability); si riferisce al modo in cui le abbondanze specifiche (ad. es. numero di individui, biomassa, copertura, etc.) si distribuiscono tra le specie. Per esempio, in una comunità formata da dieci specie, se il 90% degli individui appartiene ad una sola specie, ed il restante 10% è distribuito tra le altre nove specie, l'omogeneità dovrebbe essere considerata bassa. Se invece ognuna delle dieci specie avesse un numero di individui pari al 10% circa, si avrebbe il massimo di omogeneità. E' stato proposto un gran numero di indici per caratterizzare ricchezza e omogeneità. Tali indici sono definiti INDICI DI RICCHEZZA (richness indices) e INDICI DI OMOGENEITÀ (evenness indices). Gli indici che tentano di combinare in un solo valore ricchezza e omogeneità specifica sono quelli che noi chiamiamo INDICI DI DIVERSITÀ'.

La critica più rilevante a questi indici sostiene che essi cercano di combinare e dunque confondere una quantità di variabili caratterizzanti la struttura delle comunità quali, il numero di specie, abbondanze specifiche relative (omogeneità), struttura e estensione dell'area campionata (v. James e Rathbun, 1981). Questi problemi sono analizzati

successivamente, quando si descriveranno le procedure per l'elaborazione degli indici di diversità.

Metodi

1. Indici di ricchezza

Sembrerebbe che un indice speditivo e non equivoco di ricchezza sia **S, il numero totale di specie** in una comunità. Poiché S dipende dall'ampiezza del campionamento (e dal tempo utilizzato nella ricerca), è limitato al ruolo di indice comparativo (Yapp 1929). Perciò sono stati proposti molti indici per misurare la ricchezza indipendenti dall'area di saggio.

Questi sono basati sulle relazioni fra **S** e il numero totale di individui osservati **n**, che aumenta aumentando le dimensioni dell'area di saggio.

Due indici di ricchezza, storicamente ben noti, sono i seguenti:

$$\text{INDICE 1 di Margalef (1958)} \qquad R1 = \frac{S-1}{\ln(n)}$$

$$\text{INDICE 2 di Menhinick (1964)} \qquad R2 = \frac{S}{\sqrt{n}}$$

Quanto sono utili questi indici? Per rispondere a questa domanda, consideriamo le conseguenze pratiche dell'applicazione dell'indice R2 di Menhinick.

Supponiamo che R2 serva a misurare la ricchezza delle comunità ornitiche in tre aree di saggio, lungo il pendio di un monte:

alla quota più bassa	S=30, n=100 ➡	R2=3;
alla quota media	S=15, n=25 ➡	R2 =3;
alla quota più elevata	S=10, n=25, ➡	R2=2.

Basandoci su questi valori, dovremmo concludere che la ricchezza delle comunità ornitiche aumenta passando dai livelli più bassi a quelli medi della montagna, e che non ci sono differenze finché non si arriva alle altezze massime. Prima di trarre qualsiasi conclusione, è bene osservare che l'uso di R2 presuppone l'esistenza di una relazione funzionale, fra S e n nella comunità (relazione data da $S = K\sqrt{n}$, con K = costante).

Altrimenti R_2 varierà nei campionamenti aventi differenti valori di n e, conseguentemente, le comunità non potranno essere comparate. Inoltre, nell'esempio precedente, le conclusioni sulla ricchezza sono valide solo se la relazione funzionale fra S e n è realmente data da $S = K\sqrt{n}$, con K costante.

Come indicato da Peet (1974), se tali ipotesi sono errate, l'indice di ricchezza varierà con l'ampiezza del campione in qualche modo sconosciuto. Conseguentemente, si raccomanda l'uso di R_1 e R_2 come indici di ricchezza solo se tali ipotesi sono state espressamente definite. Si ha il sospetto che nella maggior parte dei casi tali assunti non siano giustificabili e che non dovrebbe esser tratta alcuna conclusione.

Un'alternativa agli indici di ricchezza è usare i conteggi diretti del numero di specie con campioni di uguali dimensioni. Non solo questo metodo è semplicissimo, ma evita anche alcuni dei problemi derivanti dall'uso degli indici, tipo quelli descritti sopra. In situazioni in cui i campioni non siano uguali (probabilmente la situazione più comune), un metodo statistico noto come "rarefraction" può essere adottato per permettere di confrontare il numero delle varie specie fra le comunità (Hurlbert 1971, Sanders 1968). Per usare tale metodo, assumiamo che la scelta soggettiva dell'ampiezza del campione, o le differenze di campionamento fra le comunità, possano essere superate con modelli basilari di campionamento, applicabili alle comunità. Un esempio di tale modello è il seguente:

Hurlbert indica che il NUMERO DI SPECIE ottenibile da un campione di N INDIVIDUI (definito $E(S_n)$) estratto da un popolamento di N individui totali, distribuiti fra S specie è:

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^S \left\{ 1 - \frac{\left(\frac{(N - n_i)!}{n!((N - n_i) - n)!} \right)}{\left(\frac{N!}{n!(N - n)!} \right)} \right\}$$

dove n_i è il numero di individui della specie i -esima. L'equazione calcola il numero previsto di specie in un campione casuale, di ampiezza n , come somma delle probabilità che ogni specie sia inclusa nel campione.

Un esempio eccellente dell'applicazione del metodo rarefraction ci è offerto da James e Rathbun, che studiarono 37 specie di uccelli in riproduzione censiti in un vasto numero di habitat, negli Stati Uniti e in Canada.

In figura 8.1 sono mostrate alcuni esempi dei risultati ottenuti.

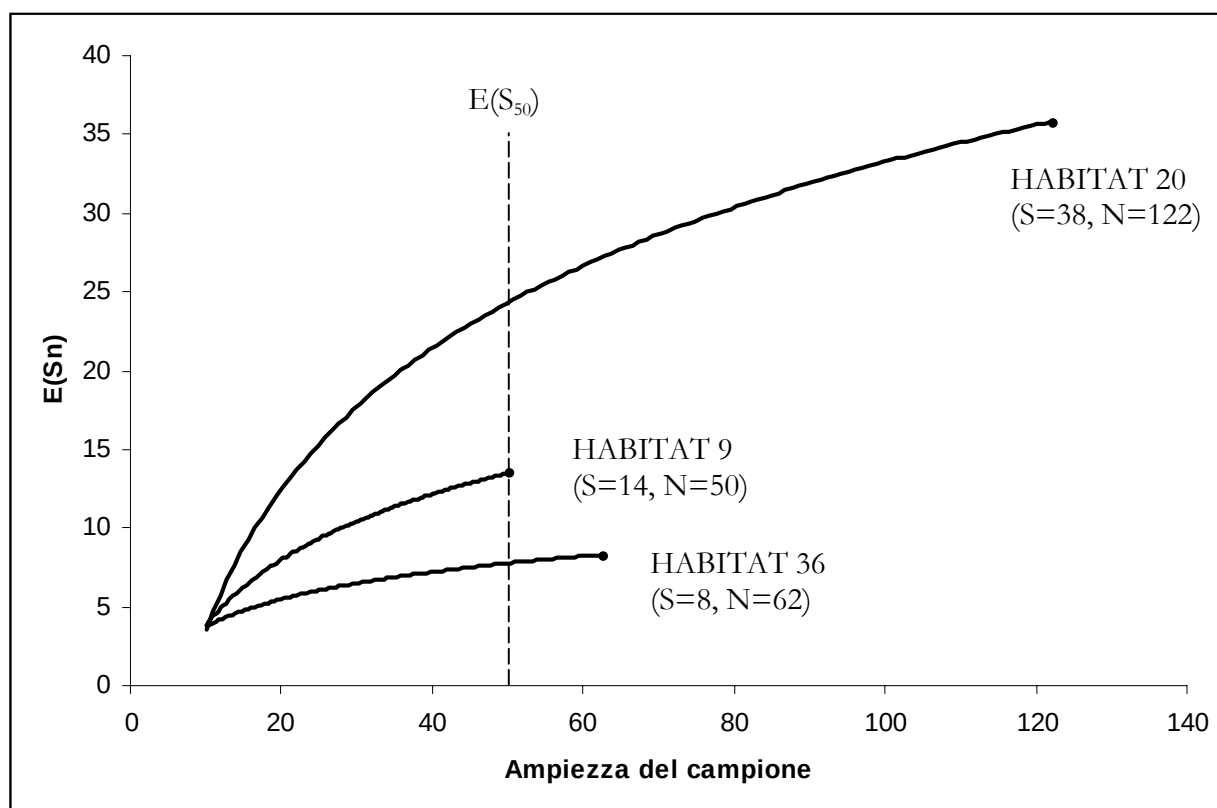


Fig. 8.1 Curve di “RAREFRAZIONE” (rarefraction) per tre habitat ornitologici, che mostrano il numero atteso di specie come funzione dell’ampiezza del campione (JAMES – RATHBUN 1981)

Il censimento condotto nell’habitat 20 (hardwoodpine) ha fornito un totale di 38 specie (S) su un totale di 122 (N) uccelli; nella figura precedente. Per calcolare la curva di rarefraction si è utilizzata l’equazione sopra citata per tale habitat, inserendo diverse misure del campione per ottenere il numero atteso di specie (es. $E(S_n)$ con $n=120, 110, 100$), come è mostrato nella curva superiore. (Nota che N è considerato come parametro del popolamento).

Lo stesso procedimento è stato seguito per gli habitat 9 (foresta di *Pinus banksiana* Lam. – *Betulla*), con $S=14$ e $N=50$, e 36 (deserto a mesquita – tamarisk – cespugli di *Creosotys*), con $S=8$ e $N=62$. Le curve per ogni habitat possono ora essere usate per superare le differenze fra i vari numeri totali di uccelli (rispettivamente $N=122, 50$ e 62).

James e Rathbun usarono campioni di 50 individui come standard, valore corrispondente alla grandezza minima dei campioni di tutte le 37 aree censite; ciò è illustrato dalla linea verticale tratteggiata in figura ($n=50$). Possiamo ordinare questi tre habitat in base alla loro ricchezza di specie. L’habitat 20 ha la più alta ricchezza, con un numero di specie previsto di 26,9, mentre l’habitat 36 ha la più bassa ricchezza, con un n° di specie. previsto di 7,8.

Si concorda con Hurlbert, James e Rathbun sul fatto che questi metodi di rarefraction siano da preferirsi ai semplici indici di ricchezza ottenibili quando le misure dei campioni delle comunità differiscono. Comunque, Peet mostra che per due comunità, aventi numero di specie e abbondanze relative molto differenti, questo metodo potrebbe

indicare che entrambe le comunità hanno lo stesso numero di specie per campioni poco numerosi. Quindi, usando tale metodo, si assume che LE COMUNITA' PRESE IN ESAME NON DIFFERISCANO NELLE RELAZIONI FRA SPECIE E INDIVIDUI (Peet, 1974).

Pertanto, se da una parte si raccomanda l'uso della rarefaction nel conteggio delle specie, si sottolinea ancora quanto già detto – attenzione alle limitazioni di qualsiasi metodo nel calcolo delle diversità.

2 Indici di diversità

Questi indici incorporano in un solo valore ricchezza e omogeneità. Per questo, Peet li definisce indici di eterogeneità. Probabilmente l'ostacolo maggiore da superare nell'uso degli indici di diversità è l'interpretazione del significato reale di questo singolo valore. Ad esempio, in certi casi un dato valore, di un indice di diversità, può risultare da varie combinazioni della ricchezza e della uniformità. In altre parole, lo stesso valore per un indice di diversità può essere ottenuto in una comunità con basso valore di ricchezza ed alta uniformità così come in una comunità con molta ricchezza e poca diversità. Nonostante esistano tali problemi, gli ecologi impiegano normalmente gli indici di diversità nelle loro ricerche, ignorando spesso alcuni dei ben noti problemi sulla loro applicazione.

La panoramica fin qui fornita serve ad introdurre alcuni degli indici di diversità più famosi, ponendo attenzione nell'interpretare (ove possibile) il loro significato. Esistono, letteralmente, infiniti indici di diversità (Peet, 1974). Le unità di misura di tali indici differiscono grandemente, rendendo difficoltoso e confuso il raffronto, e tutto ciò si somma al problema dell'interpretazione.

Le serie di “**numeri di diversità**” (diversity numbers) proposte da Hill (1973 b) siano probabilmente le più semplici da interpretare ecologicamente.

In forma di equazione, la famiglia di numeri di diversità di Hills è data da:

$$N_A = \sum_{i=1}^S (p_i)^{\frac{1}{1-A}}$$

dove P_i è la percentuale di individui (o di biomassa, etc.) appartenenti alla specie i -esima.

Hill mostra che il grado 0, 1° e 2° di questi numeri di diversità (es. $A=0, 1, 2$ nell'equazione precedente) coincidono con tre delle più importanti misure di diversità

I numeri di diversità di Hill sono:

NUMERO 0 : $N_0 = S$ (con S numero totale di specie)

NUMERO 1 : $N_1 = e^{H'}$ (H' = indice di Shannon, definito più avanti)

NUMERO 2 : $N_2 = 1/\lambda$ (λ = indice di Simpson, definito più avanti)

Questi numeri di diversità, che hanno come unità di misura il numero di specie, misurano ciò che Hill chiama NUMERO EFFETTIVO DI SPECIE presenti in un campione. Questo numero effettivo di specie è una misura del grado a con cui le abbondanze relative sono distribuite fra le varie specie. Più esplicitamente:

N_0 è il numero TOTALE di specie (a prescindere dalla loro abbondanza) del campione,

N_2 esprime il numero di specie MOLTO ABBONDANTI, mentre

N_1 misura il numero di specie ABBONDANTI nel campione (e sarà sempre intermedio fra N_0 e N_2). In altre parole, il n° effettivo di specie è una misura del numero di specie nel campione, dove ogni specie è valutata secondo la sua abbondanza.

I numeri di Hill differiscono solo nella loro tendenza ad includere o ignorare le SPECIE PIU' RARE presenti nel campione (Atalo e Atalo 1977).

Prendiamo come esempio un campione di 11 specie e 100 individui, in cui le abbondanze siano così distribuite: 90, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1. Ovviamente, poiché una specie è molto abbondante, ci aspetteremo che N_2 sia vicino a 1, come è in effetti ($N_2 = 1.23$). N_0 è naturalmente = 11, e N_1 è 1.74, valore intermedio fra N_0 e N_2 .

Come indici di diversità, i numeri di Hill sono intuitivamente interessanti per gli ecologi (Peet, 1974), anche se sulla loro interpretazione permane qualche incertezza (Hill 1973 b).

Le unità nei numeri di Hill sono le SPECIE e aumentando il numero: (1) si dà meno peso alle specie rare (N_0 , il numero più basso, è il numero di TUTTE le specie del campione) e (2) si ottengono valori più bassi per N_1 e N_2 , poiché essi misurano il numero di specie ABBONDANTI e MOLTO ABBONDANTI, rispettivamente, nel campione.

Come indici di diversità N_1 e N_2 sono adatti per rivolgere “qualsiasi domanda cui un indice di eterogeneità possa rispondere” (Peet, 1974). Inoltre, un gran numero degli altri indici più usati sono semplici varianti di N_1 e N_2 .

Nei calcoli esposti di seguito, useremo esclusivamente dati numerabili, cioè numero di individui della specie i -esima (n_i) e numero totale di individui campionati (n). Come indicano Hurlbert (1971) e Lyons (1981), quasi tutti gli ecologi concordano sul fatto che l'importanza di una specie in una comunità dovrebbe essere basata su grandezze quali produttività e biomassa, se tali dati sono disponibili. Questi parametri possono essere usati al posto dei conteggi. Comunque, è importante riconoscere che se si effettuano tali sostituzioni, i metodi usuali per il calcolo delle varianze per misurare la diversità non sono più appropriati.

Due indici sono necessari al calcolo dei numeri di Hills: Simpson (λ) e Shannon (H').

Indice di diversità di Simpson (1949)

E' il primo indice di diversità usato in ecologia:

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

dove p_i è l'abbondanza relativa della specie i -esima = n_i/N (con $i= 1, 2, \dots, S$), n_i è il numero di individui della specie i -esima, e N è il numero totale di individui per tutte le S specie del popolamento.

Tale indice, compreso tra 0 e 1, dà la probabilità che due individui presi a caso da una popolazione, appartengano alla stessa specie. Ossia, se tale probabilità è alta, allora sarà bassa la diversità del campione della comunità.

L'equazione precedente si applica solo a comunità finite, dove tutti i loro membri sono stati contati, ad es. $n = N$ dove n è il numero totale di individui del campione e N è il numero totale di individui nel popolamento. Poiché normalmente si lavora con popolamenti infiniti ove è impossibile contare tutti i membri, Simpson (1949) sviluppò uno stimatore non distorto ($\hat{\lambda}$) per campionamenti su popolazioni infinite:

$$\hat{\lambda} = \sum_{i=1}^S \frac{n_i(n_i - 1)}{n(n - 1)}$$

In pratica, questa equazione e la precedente coincidono approssimativamente sostituendo n con N . Il reciproco di λ dà il secondo numero di diversità di Hill, N_2 .

N_2 è preferito a λ da molti ricercatori in campi teorici e pratici (Atalo e Atalo 1977, Peet 1974 e Routledge 1979).

Indice di diversità di Shannon

E' stato probabilmente l'indice più usato nell'ecologia delle comunità. E' basato sulla teoria dell'informazione (Shannon e Weaver 1949) ed è una misura del grado medio di "incertezza" nel predire a quale specie appartenga un individuo, scelto a caso da un gruppo di S specie e N individui.

Questa incertezza media cresce aumentando il numero di specie e con l'uniformarsi della distribuzione degli individui fra le specie. Quindi H' ha due proprietà che l'hanno resa una misura della diversità molto nota:

1. $H' = 0$ se e solo se c'è una specie nel campione
2. H' è massima solo quando tutte le S specie sono rappresentate dallo stesso numero di individui. (massimo di uniformità).

L'equazione per l'indice di Shannon, che usa i logaritmi naturali ($\ln$) è:

$$H^I = -\sum_{i=1}^S (p_i \ln(p_i))$$

dove H^I è l'incertezza media/specie in una comunità infinita composta da S^* specie con abbondanze relative note $P_1, P_2, \dots, P_{S^*}$.

S^* e le p_i sono parametri del popolamento. H^I stimata per un campione è:

$$\hat{H}^I = -\sum_{i=1}^S \left[\left(\frac{n_i}{n} \right) \ln \left(\frac{n_i}{n} \right) \right]$$

dove n_i è il numero di individui appartenenti alla i -esima specie fra le S del campione, e n è il numero totale di individui del campione. L'equazione precedente è la forma più frequente dell'indice di Shannon usata in letteratura.

Comunque, questo stimatore è distorto perché il numero totale di specie nella comunità (S^*) sarà verosimilmente più grande del numero di specie osservate nel campione (S). Fortunatamente, se n è grande la distorsione sarà piccola.

De Jong (1975) dimostrò che H^I ha una relazione lineare con il logaritmo del numero di specie nel saggio; ossia, è l'indice di Shannon dato dal $N1$ di Hill, dove le unità sono LE SPECIE. In altre parole, $N1$ fornisce il numero di specie che, se ognuna fosse ugualmente abbondante, darebbe il valore di H^I del campione.

Questa affermazione sarà apprezzata meglio, probabilmente, con un semplice esempio numerico. Dato un campione della comunità costituito da tre specie, rappresentate da 100, 50 e 100 individui, $H^I = 1.05$ e $N1 = 2,87$. Quindi 2,87 specie con la stessa abbondanza danno $H^I = 1.05$.

3 Indici di uniformità o di omogeneità

Quando tutte le specie in un campione hanno la stessa abbondanza, sembra intuitivo che un indice di uniformità dovrebbe essere massimo e decrescere fino a zero man mano che le abbondanze relative delle specie divergono dall'uniformità.

Hurlbert (1971) fece notare che gli indici di uniformità hanno tale proprietà se possono essere rappresentati da:

$$V^I = \frac{D}{D_{MAX}} \quad (1)$$

oppure da:

$$V = \frac{D - D_{\min}}{D_{\max} - D_{\min}} \quad (2)$$

dove D è un indice di diversità considerato, $D_{\max}$ e $D_{\min}$ sono i valori massimo e minimo che tale indice può assumere. Ci riferiremo a queste due equazioni nella discussione che segue.

Nel tentativo di quantificare il fattore uniformità nella stima della diversità è stato proposto un gran numero di indici. Ci si limiterà alla descrizione di cinque indici, ognuno dei quali può essere espresso da frazioni dei numeri di Hill.

E1 (indice di uniformità 1) probabilmente l'indice di uniformità più comunemente usato dagli ecologi:

$$E1 = \frac{H^1}{\ln(S)} = \frac{\ln(N1)}{\ln(N0)}$$

Questo è il familiare J' di Pielou (1977) che esprime l' H' in funzione del massimo valore che (H') può assumere, quando tutte le specie del saggio sono perfettamente uniformi, anche con un individuo per specie (ad. es. $\ln S$). Nota che $E1$ è nella forma di equazione (1).

E2 Sheldon (1969) propose una forma esponenziale di $E1$ come indice di uniformità:

$$E2 = \frac{e^{H^1}}{S} = \frac{N1}{N0}$$

E3 Se $E2$ è scritto nella forma (2), cioè con il minimo sottratto, diventa l'indice proposto da Heip (1974):

$$E3 = \frac{e^{H^1} - 1}{S - 1} = \frac{N1 - 1}{N0 - 1}$$

E4 Hill (1973 b) propose come indice il rapporto $N2 / N1$:

$$E4 = \frac{(1/\lambda)}{e^{H^1}} = \frac{N2}{N1}$$

Questo è il rapporto fra le specie molto numerose e quelle numerose. Decrescendo la diversità di una comunità, cioè se una specie tende a dominare, sia $N1$ che $N2$ tenderanno a 1, in queste condizioni il valore di $E4$ tenderà a 1 (Peet, 1974).

E5 Scrivendo E4 nella forma (2) si ha il rapporto di Hill modificato:

$$E5 = \frac{(1/\lambda) - 1}{e^{H^1} - 1} = \frac{N2 - 1}{N1 - 1}$$

Atalo (1981) mostra che E5 si avvicina a zero quando una specie sola diviene sempre più dominante in una comunità (a differenza di E4, che tende a 1). Ciò è ovviamente una proprietà auspicabile per un indice di uniformità ed è per questo che E5 è preferito a E4.

Un indice di uniformità dovrebbe essere indipendente dal numero di specie del campione. Intuitivamente, sembrerebbe ragionevole che, prescindendo dal numero di specie presenti, tale indice non cambi. Peet (1974) ha mostrato che J' (=E1) è fortemente influenzato dal parametro ricchezza: aggiungendo una specie rara ad un campione contenente solo poche specie (S basso), il valore di E1 varia notevolmente.

Ciò è illustrato nella tabella seguente, dove una specie rappresentata da un solo individuo è aggiunta ad un campione di tre specie ben rappresentate. Anche E2 ed E3 sono molto sensibili alla ricchezza, mentre E4 e E5 ne sono relativamente indipendenti.

Campione	S	Abbondanze	E1	E2	E3	E4	E5
1	3	500-300-200	0.94	0.93	0.90	0.94	0.91
2	4	500-299-200-1	0.75	0.71	0.61	0.94	0.90

Il numero reale di specie. presenti in una comunità (S^*) dovrebbe essere noto usando E1, E2, o E3. In pratica, S^* è stimato normalmente dal numero di specie presenti nel campione S. Ciò porta di solito a sottostimare S^* , introducendo quindi una distorsione numerica nella stima dell'indice (Pielou, 1977). Peet notò che mentre tale distorsione non impedisce di per sé un'interpretazione ecologica di un modello generale, un'alta sensibilità a variazioni del campione può rendere un indice inutile. D'altra parte, E4 ed E5 restano relativamente costanti con variazioni di campionamento (ad es. introduzione di una specie rara, vedi tabella sopra), e tendono perciò ad essere indipendenti dall'ampiezza del campione. Questo perché E4 ed E5, essendo calcolati come rapporti in cui S compare sia al numeratore che al denominatore, cancellano l'influenza del numero di specie del campione.

L'omogeneità relativa delle comunità può essere anche confrontata valutando la ripidità delle rispettive curve di rarefraction. Un'omogeneità più alta è espressa da una curva più ripida. Nel primo esempio illustrato, l'habitat 20 ha la più alta uniformità, il 36 la più bassa.

ESEMPIO n°1: diversità fra le lucertole in un deserto

Assumiamo che un ecologo, contando le lucertole su un'area di un ettaro nel deserto, abbia trovato 6 specie con 32 individui totali. Usando tali dati, illustreremo i calcoli per i diversi indici di ricchezza, diversità e uniformità.

Specie di sauro	n° di individui
CNEMIDOPHORUS TESSELATUS	3
CNEMIDOPHORUS TIGRIS	15
CROTOPHYTUS WISLIZENII	1
HOLBROOKIA MACULATA	1
PHRYNOSOMA CORNUTUM	10
SCLEOPORUS MAGISTER	2
totale	32

Tab.8.2 Numero di individui contati per ognuna delle sei specie di lucertola in un'area saggio di 1 ha.

1. Indici di ricchezza

$$R1 \text{ (indice di Margalef)} = \frac{(6-1)}{\ln(32)} = 1.44$$

$$R2 \text{ (indice di Menhinick)} = \frac{6}{\sqrt{32}} = 1.06$$

2 Indici di diversità

Indice di Simpson, la probabilità che due individui scelti a caso appartengano alla stessa specie è

$$\lambda = [(3)(2) + (15)(14) + (1)(0) + (1)(0) + (10)(9) + (2)(1)] / [(32)(31)] = 0.31$$

$$[2^\circ \text{ numero di diversità di Hill (= numero di specie molto numeroso)} = 1/\lambda = 3.22]$$

Indice di Shannon, grado medio di incertezza nel predire a quale specie apparterrà un individuo preso a caso da un campione è

$$H' = - [(3/32) \ln (3/32) + (15/32) \ln (15/32) + (1/32) + (1/32) \ln (1/32) + \dots + (2/32) \ln (2/32)] = 1.33$$

[1° numero di diversità di Hill (= numero di spp. numerose) è $N1 = e^{1.33} = 3.78$]

Come ci si aspettava, $N1$ è intermedio fra $N0$ (6, numero totale di spp.) e $N2$ (= 3.22).

3 Indici di uniformità

Usando $S=6$, i 5 indici di diversità si calcolano così:

$$\mathbf{E1} = \ln (3.78) / \ln (6) = 0.74;$$

$$\mathbf{E2} = 3.78 / 6 = 0.63;$$

$$\mathbf{E3} = (3.78-1) / (6-1) = 0.56;$$

$$\mathbf{E4} = 3.22 / 3.78 = 0.85;$$

$$\mathbf{E5} = (3.22-1) / (3.78-1) = 0.80$$

ESEMPIO n°2: diversità ittica in un estuario della Florida

Consideriamo i dati sui pesci raccolti in un estuario a nord della Florida (Livingston 1976). Ecco i risultati di due raccolte giornaliere, ottenute con la pesca a strascico, fra dicembre '72 e giugno '73.

Specie di pesce	Dicembre	Giugno
Dasyatis s.	10	3
Ophichthus g.	3	0
Dorosoma p.	1	1
Anchoa m.	278	377
Arius f.	1	21
Hippocampus e.	1	0
Eucinostomus g.	3	0
Lagodon r.	1	0
Bairdiella c.	21	0
Cynoscion a.	19	30
Cynoscion n.	7	0
Leiostomus x.	18	238
Menticirrhus a.	217	4
Micropogon u.	40	279
Orthopristis c.	0	1
Peprilus p.	1	0
Prionotus s.	35	0
Prionotus t.	25	0
Etropus c.	29	0
Symphurus p.	50	3
Monacanthus h.	1	0
Bagre m.	0	1
Porichthys p.	0	4
Polydactylus o.	0	590
Paralichthys l.	0	5
Trinectes m.	0	5
n° tot. individui (N)	761	1.562
n° tot. specie (S)	20	15

Tab.3 Specie e numero di esemplari pescati.

Indici di diversità:		
INDICI	dicembre '72	giugno '73
Ricchezza		
N0	20.00	15.00
R1	2.86	1.90
R2	0.72	0.38
Diversità		
λ	0.23	0.26
H'	1.91	1.54
N1	6.78	4.69
N2	4.39	3.90
Uniformità		
E1	0.64	0.57
E2	0.34	0.31
E3	0.30	0.26
E4	0.65	0.83
E5	0.59	0.79

Tab 4 Comparazione degli indici di diversità

Gli indici di ricchezza R1 e R2 decrescono da dicembre a giugno. Ciò rispecchia la diminuzione del numero di specie (da 20 a 15) ed il notevole aumento numerico di pesci a giugno.

Usando un campione di numerosità pari a 761, il n° di specie atteso per la raccolta di dicembre (S 761) è 20 e per la raccolta di giugno (S 761) è 13. Quindi concludiamo che da questo raffronto, in cui abbiamo delle differenze nella numerosità dei campioni, la ricchezza di specie è stata minore nella pesca di giugno.

Tutti gli indici di diversità sono diminuiti da dicembre a giugno eccetto λ , naturalmente, poiché il valore di λ aumenta diminuendo la diversità.

N1 ed N2 sono i più facili da interpretare (la loro unità è in questo caso la SPECIE). Questi numeri indicano un incremento nella dominanza di meno specie nella raccolta di giugno. Ciò è chiarissimo in tale raccolta (giugno), dove N2, che misura le specie MOLTO NUMEROSE, è 3.9, e in effetti 4 specie sommano il 95% dei pesci totali. N1, misura delle specie. NUMEROSE, vale 4.69 a giugno, valore sempre maggiore di N2.

Gli indici di uniformità sono più difficili da interpretare. Diamo poca rilevanza agli indici E1, E2, E3, poiché essi dipendono troppo dal numero di specie campionate.

Sia il rapporto di Hill (E4) che il rapporto modificato (E5) aumentano dal campione di dicembre a quello di giugno. In questo caso, l'aumento sembra correlato alla co-dominanza di 4 specie su 15 e al loro numero quasi identico di individui (es. 377, 238, 279 e 590), raffrontato con le rimanenti 11 specie.

ESEMPIO n°3: diversità nelle formazioni forestali

Zahl (1977) raccolse i dati di area basimetrica totale di 20 specie arboree nella foresta – studio di Harvard, Petersham, Massachussets, fra il '56 e il '75. Il suo obiettivo era lo studio dei modelli di cambiamento nella diversità dovuti alla rinnovazione, dal momento che la foresta era stata tagliata nel 1918 e da allora lasciata indisturbata. Per questo esempio, usiamo i dati del '56 e del '75

Specie	1956	1975
Quercus rubra	15.158	27.554
Betula payrifera	8.601	11.845
Fraxinus americana	3.764	1.466
Acer rubrum	2.646	4.974
Pinus strobus	2.515	2.725
Betula lenta	2.240	2.210
Pinus resmasa	1.292	1.125
Hicoria ovata	0.622	0.680
Tsuga canadensis	0.527	0.808
Quercus alba	0.463	0.052
Acer saccharum	0.302	0.549
Quercus velutina	0.198	0.098
Pinus sylvestris	0.055	*0.000
Betula lutea	0.024	0.030
Ostrya virginiana	0.012	0.009
Tilia americana	0.012	*0.000
Populus grandidentata	0.006	*0.000
Prunus serutina	*0.000	0.012
Acer pennsylvanicum	*0.000	0.021
Castanea dentata	*0.000	0.009
area basimetrica tot. N =	38.438	54.166
n° totale di specie S=	17	17

Tab.4 Specie ed area basimetrica nella foresta di Harvard, Petersham, Massachussets (USA).

I risultati ottenuti dal calcolo degli indici portano alle stesse conclusioni generali di Zahl: c'è stata una diminuzione di ricchezza, diversità e uniformità dal '56 al '75.

INDICI	1956	1975
Ricchezza		
N0	17.00	17.00
R1	4.38	4.01
R2	2.74	2.31
Diversità		
λ	0.21	0.31
H'	1.84	1.55
N1	6.27	4.71
N2	4.79	3.25
Uniformità		
E1	0.65	0.55
E2	0.37	0.28
E3	0.33	0.23
E4	0.76	0.69
E5	0.72	0.61

Tab. 5 Indici di biodiversità ottenuti per la foresta di Harvard, Petersham, Massachussets (USA).

Ulteriori osservazioni sulla diversità

Peet (1974) classificò gli indici di diversità in due categorie, basandosi sulla sensibilità di ciascuno ai cambiamenti nella composizione di una comunità:

- 1) tipo I: quelli più sensibili ai cambiamenti nelle specie rare, ad es. N1
- 2) tipo II: quelli più sensibili a cambiamenti nelle specie comuni, es. N2. Nella tavola seguente si presenta un esempio attraverso l'uso di comunità artificiali per illustrare tali sensibilità.

	A		B		C	
indice	spp.	n° individui	spp.	n° individui	spp.	n° individui
	1	20.000	1	20.000	1	10.000
	2	20.000	2	20.000	2	10.000
	3	20.000	3	20.000	3	40.000
	4	200	4	20	4	20
	5	200	5	20	5	20
	...	...	...	...	...	...
	203	200	2.003	20	2.003	20
S	203	0%	2003	+50%	2003	
λ	0.12	+27%	0.12	-3%	0.18	
H'	3.45	+151%	4.37	-15%	4.23	
N1	31.55	+2%	79.24	-33%	68.99	
N2	8.12		8.28		5.55	

Si considerano 3 comunità, A, B e C, ognuna composta da 100.000 individui, distribuiti fra 3 specie comuni e un certo numero di specie rare. La comunità A è composta da 3 specie. comuni e 200 specie rare. Ogni specie rara ha l'1% del numero totale di individui (es. 200). Quando le specie rare rappresentano solo lo 0.01% del n° totale (es. comunità B, 20), il valore di N2 è relativamente stabile mentre il valore di N1 aumenta del 151%. Questo grande cambiamento in N1 è tipico per gli indici del I. tipo. Nella comunità C, la quantità di individui delle specie più comuni è stata alterata, mantenendo le specie rare con 20 individui ciascuna. Dal nuovo calcolo degli indici si nota che sia N1 che N2 sono variati, ma N2 (indice del II tipo) è variato maggiormente (-33%) di N1 (-15%).

Un altro argomento, che necessità di essere discusso, riguarda alcuni problemi legati alla stima della diversità per una popolazione infinitamente grande. Un censimento completo è normalmente impossibile, così occorre estrarre un campione, soggetto a errore. Spesso l'organismo da studiare occupa uno spazio continuo, così che si devono usare unità di campionamento artificiali (S.U, artificial Sample Unit), come ad es. un quadrato per una comunità vegetale o una rete a strascico per una comunità ittica. Quindi evidentemente, i risultati sono vincolati da fattori quali la distribuzione spaziale dei popolamenti, l'ampiezza e la forma delle SU. Zahl (1977) nota che la distribuzione del campionamento di ogni indice di diversità sarà funzione di tutti questi fattori.

Pielou (1975) ha proposto un interessante procedimento per stimare la diversità, e i suoi errori dovuti al campione, che provava a conteggiare alcuni di tali problemi di campionamento.

Il metodo di Pielou, noto come METODO DEI QUADRATI RIUNITI (pooled-quadrat method), implica la scelta di q quadrati casuali (Unità di campionamento) da una comunità, la loro disposizione in ordine sparso e alla fine il calcolo della diversità del primo, poi quella del primo più il secondo, e così via, mettendo in comune di volta in volta le osservazioni dei vari quadrati. Il valore dell'indice calcolato per i quadrati sommati inizialmente crescerà, ma tenderà a raggiungere un certo livello, continuando le somme. Tale valore dell'indice sarà preso come stima della diversità per quella data comunità.

Recentemente, molti autori hanno elaborato alternative al metodo di Pielou. Zahl ha introdotto un metodo per stimare tutti gli indici presentati in questo capitolo. Il metodo di Zahl raccoglie le stime delle deviazioni standard di questi indici, necessarie per il test delle ipotesi e per la stima degli intervalli di confidenza (Heltshe e DiCanzio 1985). Heltshe e Forrester (1983a, 1985) mostrano che in certe condizioni, lo stimatore di Zahl e il metodo dei quadrati combinati di Pielou sono equivalenti

Riassunto e raccomandazioni

- 1) Attenzione ai limiti delle varie misure di diversità, comprendenti indici di ricchezza, modelli di rarefraction, indici di diversità e omogeneità. Sono misurazioni facili da elaborare al computer, MA DI SOLITO DIFFICILI DA INTERPRETARE,.
- 2) Gli indici di ricchezza R_1 e R_2 non dovrebbero essere usati a meno che non ci sia una valida prova che sussistano le loro relazioni funzionali basilari, e gli assunti che li riguardano. IN PRATICA SI FA' NOTARE CHE CIO' SARA' PIUTTOSTO RARO.
- 3) Se le grandezze dei campioni sono uguali, raccomandiamo l'uso del CONTEGGIO DIRETTO delle specie, per paragonare la ricchezza di varie comunità. Laddove i campioni differiscano, raccomandiamo l'uso delle curve di rarefrazione. Comunque, è importante che siano simili le relazioni fondamentali specie-individui.
- 4) L'uso di S^* è raccomandato come indice di ricchezza di specie.
- 5) L'uso dei numeri di diversità di Hill N_1 e N_2 è raccomandato come misure di diversità delle specie. Da molti studi effettuati risulta che essi sono più interpretabili di altri indici di diversità, e hanno il vantaggio di essere espressi in unità pari al numero di specie.
- 6) Come misura della uniformità, raccomandiamo l'uso del rapporto di Hill modificato E_5 , che è il meno ambiguo e il meglio interpretabile. Non richiede la stima del numero di specie della comunità e la stima condizionata dalla numerosità del campione.

SUCCESSIONI ECOLOGICHE

Introduzione e terminologia

Il cambiamento è una delle caratteristiche essenziali degli ecosistemi, che si modificano quindi con il passare del tempo. Si possono identificare tre categorie di cambiamenti:

1) Cambiamenti a lungo termine dell'ambiente fisico

Lo spessore dei ghiacciai può aumentare o regredire, il suolo può evolvere o essere eroso e i laghi possono innalzarsi o prosciugarsi; questi tipi di cambiamenti avvengono di solito molto lentamente, e generalmente non ne possiamo osservare le conseguenze per le comunità biotiche a causa dell'intervallo temporale molto ampio.

Qualche volta il cambiamento può verificarsi più rapidamente ed allora si possono osservare e studiare gli effetti che questo ha sulle popolazioni animali e vegetali.

I cambiamenti climatici che avvengono nell'arco di alcuni decenni, generalmente, non causano consistenti cambiamenti direzionali nella flora e nella fauna di una zona.

2) Cambiamenti nell'informazione genetica degli organismi come risultato della selezione naturale.

Questo tipo di cambiamento avviene continuamente ed è chiamato evoluzione; può avvenire rapidamente in risposta ad una pressione fisica o biotica sulle condizioni normali oppure lentamente in risposta a lenti cambiamenti del clima, delle condizioni edafiche e di altri organismi.

3) Cambiamenti nei tipi, numeri e gruppi di organismi che occupano un'area e cambiamenti concomitanti con particolari caratteristiche microambientali.

Questo terzo tipo avviene in seguito ai due precedentemente elencati, negli ambienti non colonizzati precedentemente e in quelli in fase di colonizzazione a seguito di migrazioni di popolazioni.

Il termine successione può essere usato in due modi differenti. Può essere riferito ad una sequenza di comunità di piante, animali e microrganismi che occupano in modo successivo una determinata area in un certo periodo di tempo. L'esempio più evidente di tale successione lo si osserva nella colonizzazione di aree agricole abbandonate in un periodo di circa 100 anni (Fig. 15.1).

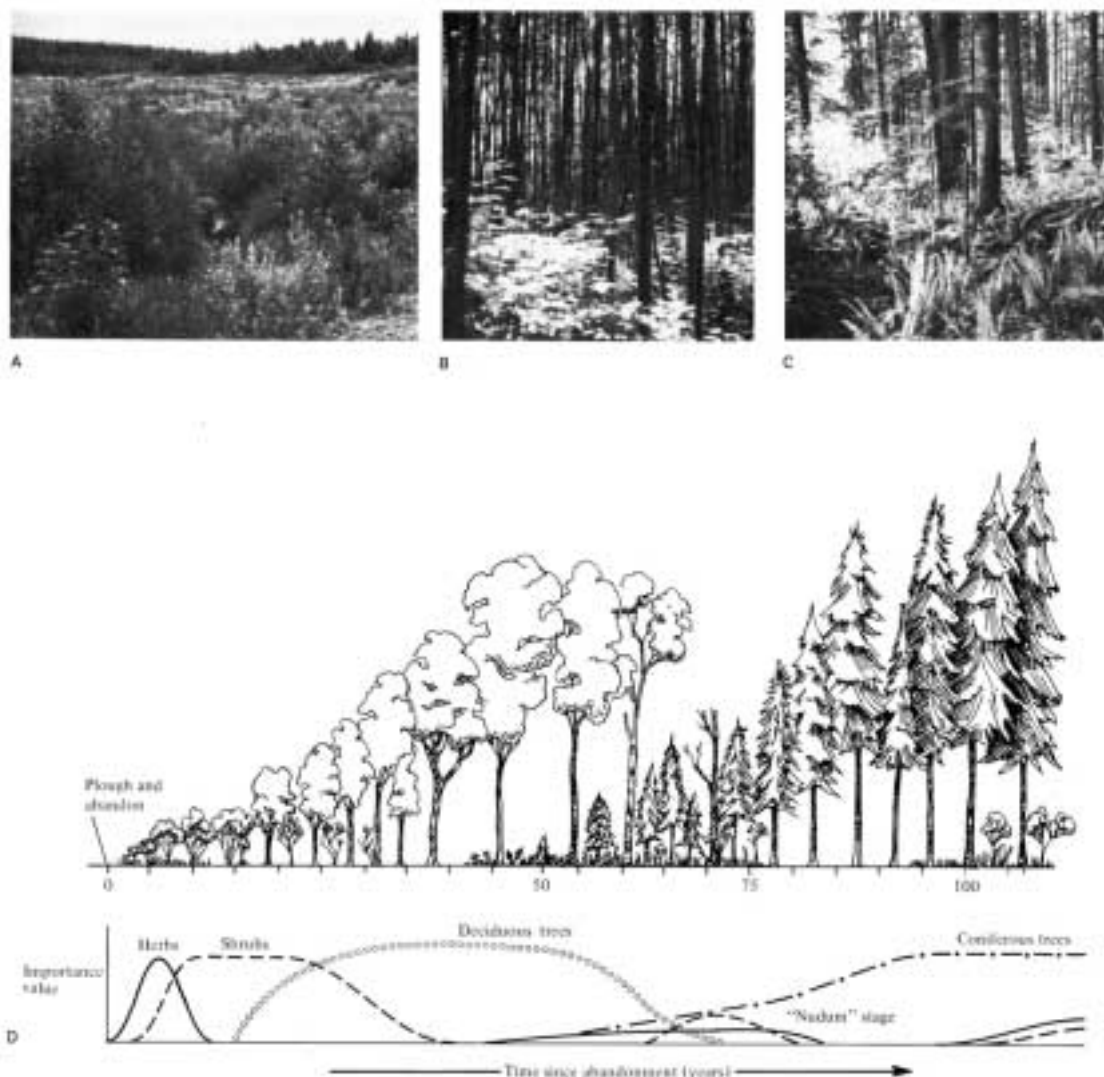


Fig.15.1 Sequenza delle comunità vegetali che possono essere osservate durante la colonizzazione di un campo abbandonato in un periodo di 100 anni nella Columbia Britannica (Canada).

Il termine successione può anche essere riferito ai processi di cambiamento in corso tra le comunità biotiche che si influenzano vicendevolmente e che infine determinano dei cambiamenti ambientali. La sequenza di comunità che si sostituiscono l'un l'altra in una determinata area viene detta **sere**: le comunità di transizione vengono chiamate **stadi serali** o **stadi pionieri**.

La comunità finale e stabile di una serie di stadi di sviluppo (sere) è la comunità **climax**. In teoria, la comunità climax si autoperpetua perché in equilibrio con se stessa e con l'ambiente fisico. Per una certa regione, è conveniente, sebbene arbitrario, distinguere un singolo climax climatico o regionale, in equilibrio con il clima generale e un certo numero di climax edifici o locali che sono stadi stazionari modificati, in equilibrio con le particolari condizioni dei locali del substrato.

Che lo sviluppo autogeno alla fine produca una comunità stabile è un'ipotesi in genere accettata in quanto poggia su solide basi teoriche ed empiriche. Comunque, esistono diverse scuole di pensiero nate da una diversa interpretazione della teoria. Secondo il concetto del **monoclimax** (che risale a F.E. Clements), qualunque regione ha un climax

teorico verso il quale tendono tutte le comunità, anche se lentamente. Secondo l'idea più realistica del **policlimax** è improbabile che tutte le comunità di una data regione climatica arrivino a creare un'unica comunità terminale, se le condizioni fisiche dell'habitat non sono in alcun modo uniformi. Non è infatti possibile che tutti gli habitat siano modellati allo stesso modo da una comunità entro un lasso di tempo ragionevole.

Un buon compromesso tra queste due teorie è distinguere un singolo climax climatico teorico ed un certo numero di climax edifici, a seconda delle modificazioni del substrato.

Si parla di **successione primaria** quando la comunità pioniera si impianta in un'area precedentemente disabitata (ad es. una nuova lingua di sabbia lungo un fiume, o una colata lavica, ecc.), e di **successione secondaria** quando la comunità pioniera occupa un'area abitata in precedenza da un'altra comunità, poi scomparsa (ad es. una zona di foresta distrutta da un'incendio, un campo coltivato abbandonato, ecc.).

Le successioni si distinguono poi in **successione allogena**, che si realizzano in risposta a modificazioni geofisicochimiche dell'habitat e **successioni autogene**, che si producono in seguito a processi biologici che modificano le condizioni ambientali, le risorse disponibili, ecc.

Alterazione delle caratteristiche fisiche dell'ecosistema

La sopravvivenza delle specie che hanno colonizzato un'area è una misura del loro adattamento e della loro tolleranza alle condizioni fisiche e biotiche del luogo.

Con la colonizzazione dell'area, le specie inevitabilmente cambiano le condizioni ecologiche dell'area stessa. Tali cambiamenti possono ridurre le capacità competitive delle specie residenti o accrescere quelle delle specie invadenti. Il risultato ultimo è la sostituzione di un gruppo di specie con un altro. Le modificazioni ambientali e pedologiche sono la forza trainante delle successioni primarie.

Tra i casi meglio documentati, circa le variazioni ambientali durante una successione primaria, vi sono gli studi riguardanti l'evoluzione del suolo e della vegetazione nelle aree di ritiro dei ghiacciai.

Durante il Pleistocene si sono verificati numerosi spostamenti di ghiacciai; il più recente arretramento del Glacier Bay (Alaska) si è verificato nella metà del Pleistocene per terminare alla fine dello stesso periodo. L'area soggetta ai movimenti di ritiro del ghiacciaio è stata di circa 96 km² ed ha visto alternarsi una serie di comunità vegetali nell'arco di 180 anni.

La successione ha inizio con la colonizzazione delle prime aree lasciate libere dal ghiaccio ad opera di specie pioniere, quali l'*Equisetum*, seguito poi da erbacee annuali e pluriennali, da cespugli di salici ed infine dalle prime specie arboree. Quasi tutte le maggiori specie dell'intera successione sono fisiologicamente capaci di colonizzare la nuda superficie, ma si notano differenze nelle comunità in parte dovute ad una differente dispersione del seme ed in parte dovute alla disponibilità di azoto nel terreno.

La successione dei vari strati vegetazionali (erbaceo-cespuglioso-arboreo) avviene con intervalli di tempo differenti, dipendenti dal grado di copertura realizzato e dal grado di maturità del suolo. Nei primi stadi il terreno è costituito da accumuli disomogenei di detriti morenici che mostrano piccole variazioni dimensionali a seconda della profondità. La colonizzazione vegetale modifica lentamente le proprietà del suolo a partire dagli strati più superficiali.

Il pH del terreno a causa dell'accumulo di residui vegetali si modifica a seconda delle comunità vegetali che vi si sono insediate, fino a diventare stabile quando si insedia la vegetazione climax. Queste variazioni riguardano in genere i primi 20 cm di terreno.

L'accumulo del carbonio organico, sia negli strati minerali che in quelli organici già formati, aumenta ad un ritmo costante fino allo stadio di foresta chiusa per poi stabilizzarsi (Fig.15.5).

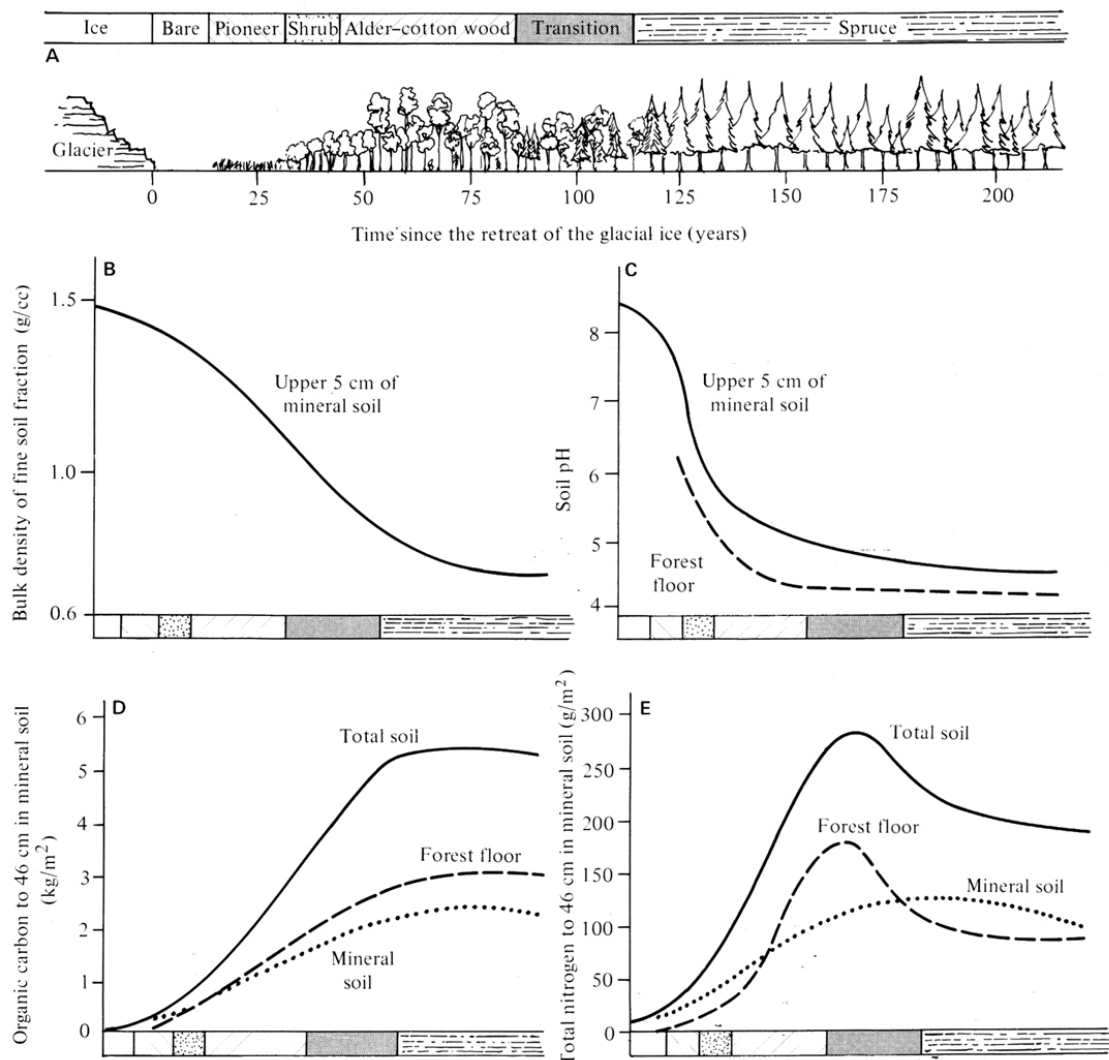


Fig.15.5 Cambiamenti delle caratteristiche del suolo a seguito di una successione primaria nel Glacier Bay (Alaska).

I cambiamenti di temperatura e di umidità, influenzati dallo sviluppo della vegetazione, diventano anch'essi elementi guida delle successioni; anche il concomitante

cambiamento dei contenuti di azoto e fosforo nel suolo svolge un ruolo importante. Con il procedere della successione le concentrazioni di azoto e fosforo disponibili diminuiscono, poiché l'abbassamento della temperatura del terreno e l'aumento dell'umidità determinano un accumulo di biomassa non degradata con scarso contenuto nutrizionale.

I tre maggiori tipi di sere

La successione e le risultanti sere avvengono su una grande varietà di substrati geologici: depositi alluvionali, argille moreniche glaciali, terrapieni di fiumi, dune di sabbia, superfici rocciose che possono variare chimicamente dal calcare alla sabbia silicea. Ci si deve perciò aspettare che sebbene ad una successione in genere ne segue un'altra più evoluta, i dettagli varino molto da un'area ad un'altra.

La principale classificazione delle sere non si basa direttamente sul tipo di suolo, profondità o stato chimico, ma sulle variazioni della disponibilità ecologica dell'acqua. Lo stato di umidità di un luogo è strettamente legato ad altre caratteristiche del suolo e tale classificazione implicitamente riflette molte altre proprietà fisico-chimiche.

Le sere sono classificate come: **xerosere**, **mesosere** e **idrosere**.

Questi termini vengono usati per indicare ambienti molto aridi, umidi e molto umidi.

Xerico, mesico e Hydrico esprimono gli estremi e le condizioni modali in cui vi è una continua variazione nello stadio di umidità. Molti siti rappresentano una situazione intermedia. Comunque questi tre tipi di sere servono come un'utile trama per discutere di successione ed i seguenti esempi di queste tre sere servono come modelli con i quali si può fare una comparazione.

Gli esempi che seguono si riferiscono alla zona bioclimatica degli Abeti canadesi occidentali sulla costa della Columbia Britannica (Krojima, 1965): una regione caratterizzata da un clima umido con estati calde, inverni miti e precipitazioni annue di 1100-4390 mm. I processi di cambiamento delle comunità descritte sono comuni alle successioni primarie di molte foreste temperate (Fig.15.2).

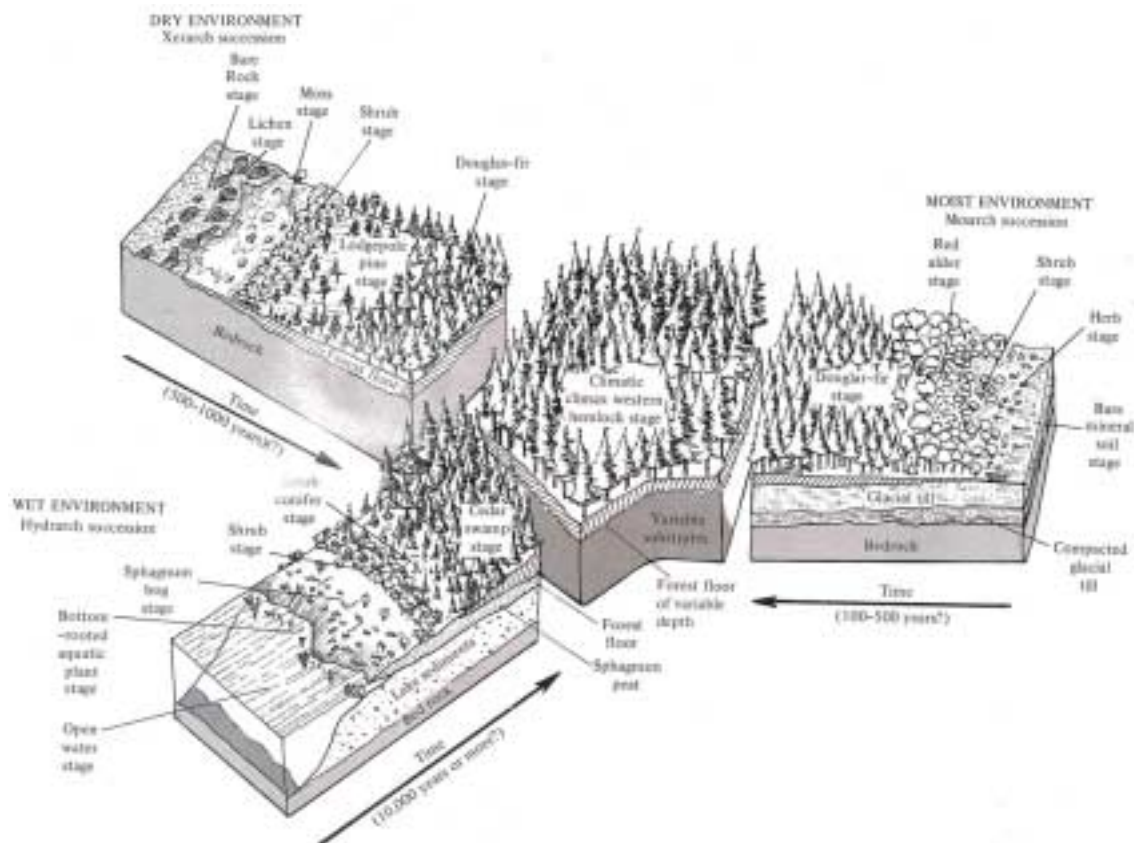


Fig. 15.2 Rappresentazione ideale di successioni ecologiche dei principali ambienti della costa occidentale della Columbia Britannica, Canada.

A – La successione primaria Xerosere

Una tipica successione primaria xerica (vedi Fig.15.2) può essere osservata su una superficie rocciosa scoscesa, una strada interrotta o una superficie percorsa da un incendio boschivo.

Tale successione inizia da uno stadio di LITOSERE.

L'ambito fisico all'inizio della sere è inospitale per la maggior parte delle forme di vita. C'è poca o addirittura assenza di acqua e questo fattore limita fortemente la crescita delle piante, specialmente durante il periodo vegetativo. Le temperature diurne possono essere molto alte per il grande irraggiamento diurno mentre il raffreddamento notturno può causare grosse fluttuazioni nell'andamento giornaliero. A meno che la roccia non sia ben frantumata e fessurata, la mancanza di suolo come supporto fisico preclude la crescita delle piante ad alto fusto.

La disponibilità di azoto è limitata. Le sostanze minerali nutritive che provengono dalla disgregazione della roccia madre sono spesso dilavate a causa della mancanza di siti a scambio cationico e di radici, per cui in questi casi la maggior parte dei nutrienti possono provenire dalle precipitazioni e dalla polvere. Semi e spore di molte piante arrivano in questi luoghi continuamente ma la maggior parte è portata via, dilavata, non riesce a germinare, oppure le giovani piante muoiono in breve tempo a causa della mancanza dei

requisiti minimi necessari. La comunità delle piante pioniere è limitata ai licheni crostosi ed ai muschi, come il *Rhaconitium* sp. che tollerano siccità, infertilità e mancanza di supporto fisico. Questo lichene cresce molto lentamente ma gradualmente copre la superficie della roccia con un sottile strato di materiale organico contenente azoto (fissato nei licheni dalle alghe) ed altri nutrimenti, procurando una limitatissima ma ecologicamente significativa ritenzione idrica. Lo strato organico prodotto dai licheni senza dubbio dà un vantaggio all'invasione dei muschi, sebbene ci possano essere meccanismi allelopatici che proteggono i licheni contro la crescita di un manto di muschi.

I muschi crescono più lentamente dei licheni ed accelerano il processo di accumulo dell'humus ma, dipendendo dal clima e dalle specie coinvolte, la loro crescita nella prima fase del processo xerarco è generalmente lenta se comparata a quella delle piante più evolute che occupano l'area negli stadi serali successivi.

Nelle zone più aride delle coste della Columbia Britannica questo processo può durare molti decenni o addirittura centinaia di anni prima che i muschi sviluppino un sufficiente capitale nutritivo, capacità di ritenzione idrica ed un supporto fisico tale da permettere l'occupazione permanente a cespugli tipici di terreni aridi come la *Gaultheria Shallon* e certe specie di *Vaccinium*. Nelle aree a maggiore piovosità il processo può richiedere solo qualche decennio.

La velocità di accumulazione organica aumenta con lo svilupparsi degli stadi serali degli arbusti. L'area intorno a questi arbusti modifica moltissimo il microclima nelle vicinanze del suolo e la zona è invasa da differenti specie di muschi e licheni che non si trovano negli stadi pionieri. Dopo un periodo variabile di stadi ad arbusti, i semi che raggiungono queste aree e le piante erbacee che tollerano le condizioni xeriche e oligotrofiche del luogo (come per esempio Lodgepole Pine e la Douglasia) saranno in grado di sopravvivere.

La crescita per le specie arboree in questo stadio è tipicamente lenta e molti alberi muoiono quando raggiungono una certa dimensione perché il luogo non può più soddisfare la loro sempre maggiore richiesta di umidità e di nutrimento.

La caduta delle loro foglie contribuisce alla formazione di uno strato organico e la zona raggiunge una condizione tale da poter sopportare una copertura forestale a crescita lenta. L'insediamento di una foresta è seguito da un lungo periodo nel quale si ha un lento ma costante accumulo di sostanza organica e di lettiera, che in caso di prolungata assenza del fuoco può raggiungere lo spessore di 1 m o più se il clima è umido. Con la crescita dello strato di lettiera cresce la capacità di ritenzione idrica e di conseguenza cresce sensibilmente il potenziale nutritivo del luogo che può così sfruttare da specie sciafile come il Cedro rosso e l'Abete canadese.

Il processo di conversione da una foresta di Lodgepole Pine e/o Douglasia a un climax climatico di cedri e/o A. canadese è molto lento e richiede generalmente molti secoli con prolungata assenza di incendi, di malattie, di tagli e di importanti cambiamenti climatici.

Nelle zone costiere più aride della Columbia Britannica queste specie potrebbero colonizzare un'area e rimanerci come singoli individui dominati ma mai divenire parte del soprassuolo dominante.

B – La successione primaria Mesosere

La tipica successione mesarca (vedi fig. 15.2) avviene in suoli profondi (di solito > 1 m) di media densità (ed anche di moderata fertilità) o su un suoli ricchi di c materiale roccioso.

Se la topografia del suolo è molto acclive (ci deve essere un'area di drenaggio in salita per compensare la perdita d'acqua in discesa) questo tipo di sere si trova frequentemente. Si ritrova nelle aree montane, se il suolo è profondo ed ha una buona ritenzione idrica e nelle aree pianeggianti, dove il drenaggio del suolo è moderato, ma non c'è un drenaggio da risalita che porti ulteriore umidità.

La successione primaria è molto meno comune nei luoghi mesici che non nei luoghi xerici perché la probabilità di un disturbo che rimuova tutti gli elementi della precedente successione (materiale organico, suolo ben sviluppato, flora e fauna, accumulo di spore e semi di piante) è molto più bassa per un sito mesarca che per uno xerico. Di conseguenza molte successioni in siti mesici sono secondarie. La successione secondaria si sviluppa là dove il disboscamento o il passaggio del fuoco, seguiti da una forte erosione, rimuovono tutto lo strato H. Le aree soggette a disboscamenti meccanici, a frane, o a depositi di materiale alluvionale dovrebbero far parte della successione secondaria mesarca.

Lo stadio iniziale di questa sere è dominato frequentemente da piante erbacee, a meno che la disponibilità di azoto sia molto limitata (come nel caso di una successione primaria dove potrebbero dominare piante associate a batteri simbiotici azoto-fissatori).

Sulle coste della Columbia Britannica, per esempio, lo stadio erbaceo pioniero spesso manca o è poco sviluppato nei luoghi poveri di azoto: tali luoghi sono rapidamente colonizzati da densi gruppi di Ontano rosso, dotato di noduli radicali per la fissazione dell'azoto. Se il luogo è più fertile, la colonizzazione degli Ontani rossi potrebbe avvenire solo dopo lo stadio dominato dalle Felci (*Pteridium aquilinum*) e arbusti quali: *Vaccinium* spp., *Sambucus* spp. e *Rubus spectabilis*. L'Ontano rosso, che è la specie a più rapida crescita in queste zone, può occupare il sito per 30-60 anni, cedendo progressivamente spazio sia all'abete di Douglas o all'abete occidentale, sia al Cedro rosso occidentale a seconda del microclima. Se uno stadio serale dell'abete di Douglas si instaura, questo può durare a lungo, data la longevità della specie. Tuttavia, poiché l'abete di Douglas è una specie che non tollera l'ombra, la rinnovazione sotto popolazioni di questa specie sarà di A. occidentale e di Cedro. Questi probabilmente rimpiazzeranno ed escluderanno l'abete di Douglas, a meno che la copertura non sia sufficientemente aperta, tale da far passare la luce in modo che possa sopravvivere. Se si hanno queste condizioni, l'abete di Douglas può sopravvivere più o meno permanentemente in piccoli gruppi come comunità climatica tolleranti l'ombra.

C – La successione primaria Hydrosere

L'idrosere ha inizio presso laghetti appena formati, come quelli che si fcreano dietro la scia di un ghiacciaio che si ritira, o quando un fiume viene interrotto da una frana, o per interventi antropici. Il nostro interesse per le Hydrosere è concentrato sugli stadi successivi e cioè quelli terrestri e semi-terrestri.

Tutti i laghi subiscono un processo di riempimento. Per i grandi laghi, questo è, in ordine di tempo, un processo misurato geologicamente piuttosto che biologicamente, anche se grandi laghi possono riempirsi di sedimenti molto velocemente. Per esempio, il lago Meod, formato dalla Boulder Dam nel fiume Colorado nel sud-ovest degli U.S.A., si stima abbia avuto un'età di poco più di 150 anni prima di essere colmato da depositi fangosi portati dal fiume Colorado.

L'ingresso dei sedimenti nel lago, la polvere portata dal vento e l'accumulo di materiale organico riducono la profondità dell'acqua. Inizialmente la produzione organica nei laghi è limitata alla catena alimentare basata sul Fitoplancton. Nei laghi oligotrofici (contenenti pochi nutrienti) tale produzione è molto lenta ed il riempimento del lago avviene soprattutto a causa di processi geologici. Quando il lago completa il suo processo, le piante acquatiche e quelle che vivono sulle sponde, contribuiscono all'accumulo di sedimenti organici. Dove le sponde del lago si immergono dolcemente e dove il lago è mesotrofico o eutrofico, le piante di acquitrino e di palude come carici, giunchi etc., formano una zona distinta intorno ai margini del lago.

Nei laghi oligotrofici, l'ambiente periferico del lago potrebbe essere dominato da muschi del genere *Sphagnum* e cespugli che tollerano le condizioni acide del substrato. Dopo la morte vengono lentamente decomposti, producendo un ulteriore innalzamento del fondale o uno strato galleggiante o un bassofondo torboso. Lo strato galleggiante può diventare così spesso tanto che la sua superficie inferiore si può appoggiare sul fondo del lago, convertendo quell'area da un ecosistema acquatico a uno semi-terrestre. Una volta che uno strato continuo di *Sphagnum* si è stabilizzato, o che i sedimenti del lago hanno raggiunto la superficie dell'acqua, un'ulteriore crescita delle piante aumenta lo spessore dello strato organico. Ciò produce uno strato più secco che è colonizzato da cespugli che, in condizioni acide-oligotrofiche tipiche delle coste della B.C., comprendono la *Ledum Groenlandicum*, la *Myrica gale*, la *Kalmia polifolia* e la *Spirea douglasii*.

L'aumento dello strato di lettiera e l' evapotraspirazione della vegetazione diminuiscono la disponibilità idrica nel suolo al punto di consentire l'affermarsi di specie arboree quali, il lodgepole pine, il pino bianco occidentale, il cedro rosso occidentale oltre a specie arbustive, come il *Malus diversifolia*, il *Physiocarpus capitatus* e il *Viburnum edule*. Il suolo per effetto della nuova vegetazione diventa sufficientemente profondo da permettere la crescita produttiva di tutte le conifere sopra menzionate, anche se i pini che sono specie eliofile sono solitamente soppiantati, nel lungo periodo, da abeti canadesi, tsughe e thuye che sono invece specie sciafile.

Il risultato di una idrosere è la formazione di fasce concentriche di vegetazione, che si estendono radialmente verso l'esterno del lago.

Dal confronto di queste tre sere risulta evidente che: in ambienti caratterizzati da forte umidità, una successione di comunità serali è più o meno normale. Lo stadio serale dell'arbusto nella xerosere primaria non si ha prima che nella mesosere.

Le formazioni arboree generalmente non si sviluppano prima delle formazioni arbustive ed il climax climatico non si raggiungerà finché la foresta subclimax non ha indotto considerevoli cambiamenti nella disponibilità idrica del suolo.

Lo stadio serale dell'arbusteto, nell'hydrosere, non può svilupparsi finché i processi allogenici e autogenici non hanno migliorato lo stato di umidità del substrato in modo sufficiente; conseguentemente lo stadio serale della foresta chiusa non può evolversi se non dopo lo stadio dell'arbusto.

Nella mesosere le specie climax possono essere presenti nella comunità pioniera, specialmente se il microclima è fresco e umido (altitudini maggiori e di tipo nordico). Quasi tutti gli stadi serali intermedi possono essere omessi o in gran parte ridotti, sebbene la maggior produttività delle specie serali degli ultimi stadi sia dovuta soprattutto agli effetti delle modificazioni ambientali (accumulo di materiale organico e azoto) che accompagnano i primi stadi.

Velocità dei cambiamenti delle successioni

La velocità alla quale procede la successione è altamente variabile e dipende sostanzialmente da:

- 1) Il grado dei cambiamenti ambientali che devono avvenire prima che una comunità possa essere sostituita da un'altra. Più grande è il cambiamento, più prolungato è lo stadio.
- 2) La produttività degli organismi e l'efficienza con cui si producono cambiamenti: più alta è la produttività e l'efficienza degli organismi, più corta è la durata degli stadi serali.
- 3) La longevità dell'organismo dominante in ogni stadio serale: più a lungo vivono gli organismi, più a lungo può durare lo stadio.
- 4) Il grado con il quale le comunità, in ogni particolare stadio, occupano e dominano il sito e resistono alle invasioni di altre specie: migliore è lo sviluppo della comunità più resisterà alle invasioni e più a lungo durerà.

A - Grado di cambiamento ambientale durante una successione

Se si considera l'insieme delle condizioni ecologiche all'inizio ed alla fine di una mesosere, di una xerosere e di una hydrosere, si osserverà che i maggiori cambiamenti avverranno negli ultimi due tipi di sere. Una tipica xerosere litica inizia con un microclima non completamente modificato e con terreno poco evoluto o con un substrato grezzo ricco di materiale non consolidato. Il terreno ha scarsa o nulla capacità

di ritenzione idrica, ha pochi elementi nutritivi e non consente l'affermarsi di una vegetazione arborea perché non rappresenta ancora un ambiente favorevole per l'ancoraggio dei grossi apparati radicali. Nella fase climax troviamo un microclima forestale, uno strato organico ben sviluppato, gli inizi di un suolo minerale, un capitale nutritivo relativamente abbondante, un ciclo nutritivo attivo, una significativa capacità del terreno di trattenere l'umidità e un buon rapporto fisico per gli alberi. Anche la tipica hydrosere primaria è causa di grandi cambiamenti nell'ambiente fisico e chimico. Da un ambiente acquatico povero di nutrienti si arriva, attraverso una condizione semiterrestre, fino ad una condizione forestale che eventualmente porterà ad una stretta somiglianza con il climax climatico della xerosere e mesosere.

Le condizioni ecologiche tra l'inizio e la fine di una sere sono molto differenti. La tipica mesosere d'altra parte prevede minori cambiamenti ambientali.

I maggiori cambiamenti si hanno nel microclima e nelle condizioni della superficie del suolo. Come risultato di queste differenze le xerosere e le idrosere tendono ad essere lente, mentre le mesosere tendono ad essere più rapide.

B - Velocità alla quale la comunità vivente altera l'ambiente

La comunità vivente, all'inizio delle xerosere e delle hydrosere, è composta da piccoli organismi che crescono molto lentamente o sono caratterizzati da vita breve e accumulano pochissima biomassa.

I licheni crescono così lentamente che addirittura esiste una scienza, detta LICHENOMETRIA, che misura il tempo degli eventi storici in termini di crescita di questi organismi.

I muschi di una xerosere producono un accumulo di biomassa minore rispetto a quelli di una mesosere. Il PHYTOYLANCTON dell'inizio di una hydrosere può avere una grande efficienza nella fotosintesi individuale (se non impedita da bassi livelli di nutrienti), ma questi organismi non accumulano molta biomassa, perché hanno vita breve e le loro spoglie vengono decomposte rapidamente.

Come le radici delle piante superiori, i muschi e i licheni producono acidi organici che accelerano la corrosione delle rocce. Questa alterazione biochimica è importante, ma negli stadi xerici è limitata dalla mancanza di umidità e dalla bassa produzione biotica ed è certamente molto meno significativa della più estesa erosione chimica delle rocce che avviene sotto ben sviluppati e umidi strati organici più avanti nella successione xerarca. I grandi cambiamenti ecologici che avvengono all'inizio della xerosere sono associati a forme di vita molto spesso piccole e a crescita lenta. Conseguentemente le velocità delle successioni autogene sono molto lente in questi stadi serali. I processi autogeni della sedimentazione lacustre e l'erosione dei fondali sono estremamente lenti così che questi primi stadi sono generalmente molto lunghi (spesso centinaia o addirittura migliaia di anni).

La situazione di una mesosere è abbastanza differente, in quanto si hanno minori alterazioni ambientali e una comunità produttiva formata da piante a crescita rapida.

Molti stadi serali della mesosere coinvolgono una singola generazione di piante, invece molti stadi serali xerarchi e hydrarchi coinvolgono molte generazioni.

La successione avviene generalmente più velocemente nei climi umidi mesotermici che favoriscono le piante a crescita rapida, le quali inducono veloci cambiamenti autogeni.

La crescita lenta delle piante, caratteristica di climi molto caldi, molto freddi, molto secchi ed eccessivamente umidi (es. alcune foreste tropicali situate ad elevata altitudine), è associata a cambiamenti di successionali lenti.

C - Longevità degli organismi dominanti

Nella successione mesarca la lunghezza di uno stadio serale è in parte determinata dalla longevità degli organismi coinvolti, soprattutto negli stadi subclimax.

La durata dello stadio del “Alder-thicket” (ontano arbustivo) nella Bay Glacier (Alaska) è determinato dalla longevità fisiologica dell’ontano, che resiste all’invasione di altre specie fino a che non inizia ad invecchiare. Lo stadio di arbusto nelle zone umide e subumide sulle coste della Columbia Britannica può durare per molti decenni fino a che i rovi, che frequentemente si sviluppano in questi luoghi, iniziano ad invecchiare.

Il subclimax dello stadio “Douglas-fir” nella zona occidentale degli Abeti canadesi della Columbia Britannica può durare per molti secoli prima che sia sostituito poiché la douglasia raggiunge età elevate. Similmente lo stadio del subclimax della *Picea sitkensis* nella Columbia Britannica e sulle coste dell’Alaska può durare fino a 500 anni e oltre, prima che venga rimpiazzato da un climax climatico (Abete canadese occidentale), semplicemente a causa della sua longevità.

La breve durata dei primi stadi del mesosere può essere causata dall’alta percentuale di piante annuali o biennali caratteristiche di questa sere.

D - Grado con cui le comunità dominano il luogo e resistono all’invasione

La comunità climax resiste perché occupa tutto l’area; è dominante e resiste all’invasione di specie non-climax. Questo può accadere attraverso la competizione per la luce e l’umidità, rendendo meno disponibili le sostanze nutritive a tutte le specie ma non a quelle climax (cfr. ciclo nutritivo diretto), inibendo la germinazione dei semi di altre specie con meccanismi allelochimici. In modo simile le prime comunità serali possono durare molto a lungo specialmente se sono così ben insediate da poter dominare il luogo e resistere all’invasione. Gli arbusti in particolare, una volta ben adattati, possono diventare estremamente resistenti all’invasione e alla colonizzazione delle specie arboree dello stadio serale successivo.

Comunque, se l’invasione degli alberi inizia prima che gli arbusti abbiano occupato tutta l’area, dovranno passare molti decenni prima che possano far parte in maniera cospicua della comunità.

Le varie combinazioni di elementi determinano il grado della successione e la durata di particolari stadi serali.

I seguenti punti possono essere considerati abbastanza attendibili.

- 1) I primi stadi della successione sono generalmente molto più lenti nella successione primaria piuttosto che in quella secondaria, a causa di un più alto grado di alterazione ambientale.

In stadi serali confrontabili, nella successione primaria e in quella secondaria (stadi medi di successione primaria comparati con i primi stadi di quella secondaria) si ha una differenza in gradi che è minore dell'intera sere.

- 2) I gradi di successione sono molto più veloci nelle mesosere che nelle xerosere ed hydrosere.
- 3) I gradi di successione nei primi stadi di xerosere e hydrosere sono più lenti che negli altri stadi. Ma è vero l'opposto per la mesosere, nella quale i primi stadi avvengono più rapidamente che gli ultimi.
- 4) La durata di qualunque stadio sarà soprattutto influenzata dalla durata e dal grado di invasione del luogo per mezzo degli elementi propagatori degli individui dello stadio serale successivo.

Quando tale invasione è lenta o ritardata, la comunità delle piante serali potrebbe stabilirsi bene, resistere all'invasione e di conseguenza durare molto più a lungo, piuttosto che dove questa invasione è rapida ed immediata (cfr. rinnovazioni floristiche contro le composizioni vegetative iniziali). La relativa durata dei differenti stadi è di conseguenza molto variabile.

- 5) La successione sarà molto più veloce in climi che consentono alle comunità di avere un'alta PPN e maggiore accumulo di biomassa, piuttosto che in climi che limitano la crescita della pianta.

Successione lineare e ciclica; il problema del concetto di climax

La tipologia di successione che è stata finora descritta si basa sul presupposto che, dopo una condizione di disturbo, c'è uno sviluppo lineare finale che si perpetua da solo e perciò un climax stabile che persiste per lunghissimo tempo. Questa visione di successione direzionale (Knapp 1974) afferma che la comunità climax può anche invecchiare e che si rinnova in modo catastrofico attraverso il fuoco, il vento, gli insetti o le malattie. Ciò dà vita ad una successione lineare secondaria, che riporta allo stadio climax. Negli studi sulla vegetazione, in certi tipi di ecosistemi, si può osservare un miscuglio di comunità che si rimpiazzano l'un l'altra in sequenza ciclica. Questo ciclo potrebbe coinvolgere solo gli stadi finali delle sere oppure si potrebbe verificare una ripetizione ciclica dell'intera sequenza serale. Il primo caso è conosciuto come "complesso di rigenerazione o ciclo di attesa", l'altro come "successione ciclica" (Watt 1955).

Gli studi sulla mescolanza delle micro-comunità effettuati da Watt (1955) identificarono 4 fasi (pioniera, evoluta, matura e degenerativa) che portavano ad una nuova fase pioniera. Tale analisi fu effettuata su un certo numero di specie.

Un esempio (fig. 15.8 b) è quello della *Festuca ovina*, specie palustre, che crea una sequenza di condizioni microtopografiche che sono associate con 4 fasi vegetazionali. I semi, dispersi su aree di suolo minerale ed eroso, germinano e colonizzano l'area stabilizzando il suolo mediante il classico ciuffo. Arrivata alla quarta fase, la specie viene sostituita da varie specie di licheni e di briofite. Ciò non stabilizza il suolo che viene gradualmente eroso permettendo ai nuovi semi di festuca di germogliarvi ricominciando il ciclo.

Un ciclo di rigenerazione (Sprugel 1975) è stato documentato nelle Adirondack Mountains nel nord-est degli U.S.A. La specie climax dominante, *Abies balsamea*, diventa suscettibile ad alcuni di stress ambientali, in particolare modo al vento, quando si avvicina alla maturità (circa 60 anni).

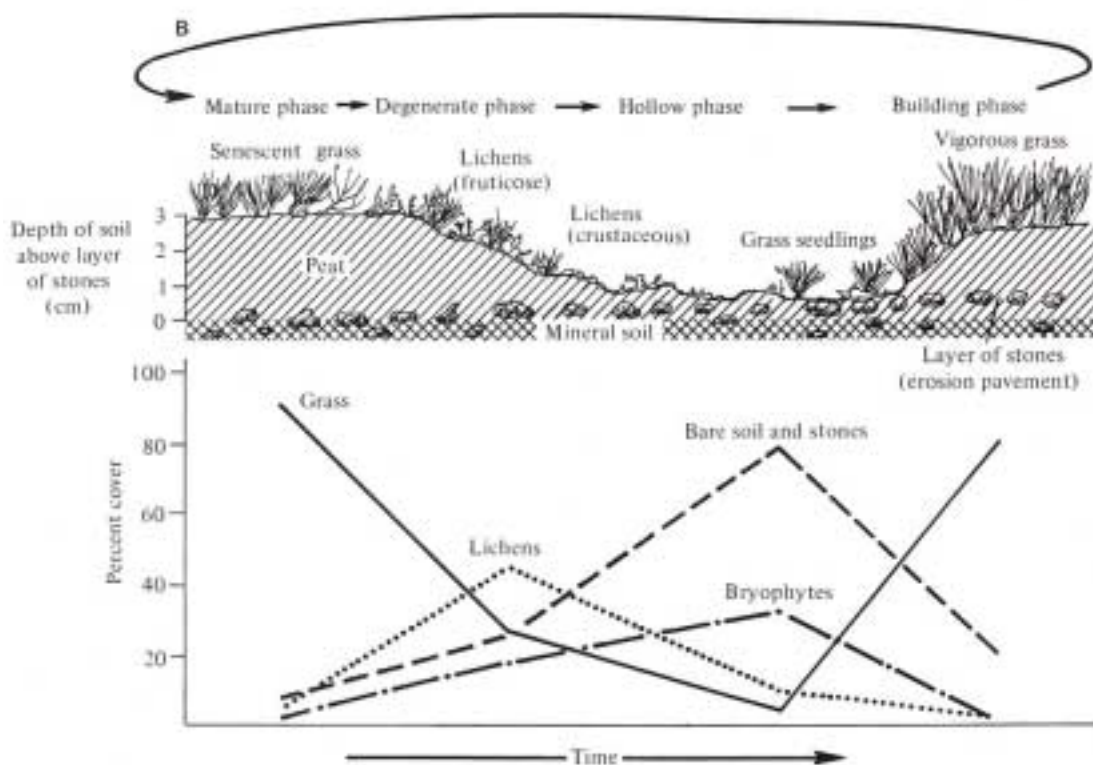


Fig.15.8b Fasi di rigenerazione della *Festuca ovina* in aree a prateria dell'Inghilterra.

Le cime delle chiome delle piante più esposte al vento sono prima danneggiate e poi uccise, esponendo di conseguenza un altro gruppo di piante sottovento allo stesso destino. Una produzione elevata e regolare dei semi di *Abies balsamea* assicura una pronta rigenerazione di questa specie sotto gli alberi morti o morenti. Il risultato di questi eventi ciclici è costituito da un'onda di alberi morti o morenti che si muove lentamente nella foresta con una frequenza di circa 60 anni (fig. 15.9).

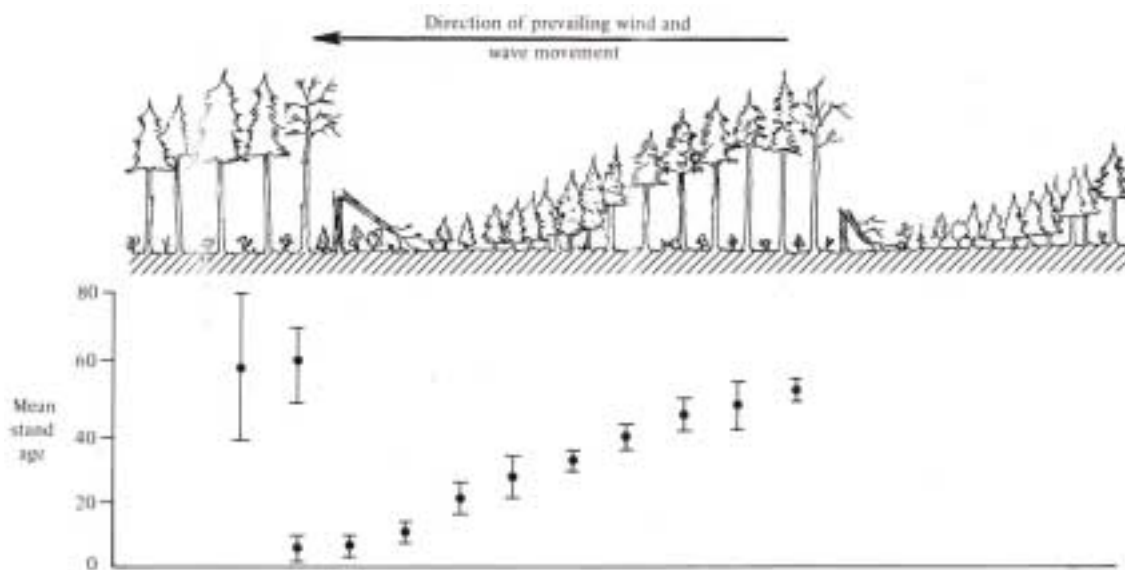


Fig.15.9 Rigenerazione ad onde in una foresta climax di *Abies balsamea* nelle Andirondack Mountains, Stato di New York. La larghezza delle onde varia da 50 a 150 m. e l'età media delle piante al passaggio dell'onda è di circa 79 anni.

L'analisi del climax in molti tipi di ecosistemi ha rivelato che il complesso rigenerativo, che consiste in un insieme di comunità o di condizioni di comunità, dove ogni parte dipende da ciò che gli è vicina e che si sviluppa da condizioni in parte imposte, è comune in molti tipi di ambienti. Questa osservazione suggerisce che il climax dovrebbe essere considerato uno “stato fisso” di ripetute variazioni cicliche a breve termine nella composizione della vegetazione.

I recenti modelli di successione

I concetti classici della successione esposta da Cowles (1899), Clemens (1916), Weaver e Clemens (1938) e sviluppati da Odum (1969), hanno ricevuto un alto numero di critiche da parte di altri ecologi, soprattutto da parte di quelli che lavorano sugli ecosistemi percorsi dal fuoco. L'idea che, a seguito di un disturbo, una comunità ritrovi gradualmente la composizione strutturale e floristica delle adiacenti comunità indisturbate, su suoli simili, è stato a lungo criticata. E' stato rivendicato, (Noble e Slatyer, 1977), che questa idea tradizionale richiede altruismo da parte delle specie, in ciascuno dei primi stadi della successione. Quindi risulterebbe vietato alterare il proprio ambiente affinché esso divenga meno idoneo alla loro persistenza e più adatto alla colonizzazione delle successive comunità serali. Teorie basate sull'altruismo non sono molto accettate in ecologia, ma questi modelli classici di successioni potrebbero avere rilevanza per la successione primaria in ambienti difficili, mentre non sono utili per le analisi delle più comuni successioni secondarie.

Una delle maggiori difficoltà riscontrate con i modelli classici di successione è la necessità di basarsi su una sequenza di ricollocamento che va di “comunità in comunità”, invece di procedere di “specie in specie”. L'idea di un ricollocamento individualistico, “specie a specie”, suggerita originariamente da Thoreau (1860) e poi sviluppata da Gleason (1926), è stata poi trasformata in una serie di modelli di successione da Gonnell (1972), Drury e Nisbet (1973) e Horn (1976).

Questi ecologi notarono come gli studi effettuati in diverse foreste avevano mostrato che la successione raramente era conforme al modello classico di Clemens, che le sequenze successive alla fase serale non sono consistentemente unidirezionali e che i climax serali sono da ritenersi molto comuni.

Le comunità esistenti spesso cercano di impedire piuttosto che facilitare lo sviluppo della successiva comunità. Queste osservazioni conducono alle seguenti ipotesi: la successione avviene come risultato della diversa resistenza e dello sviluppo di singole specie che si sono adattate a crescere meglio in differenti fasi nella sequenza successiva. Questa ipotesi conduce allo sviluppo del modello probabilistico di Markov.

A - Modello di Markov

Questo modello è basato sull'idea che le sequenze delle successioni sono il diretto risultato di processi stocastici (che avvengono a caso) e del ricollocamento delle specie di piante. Ogni pianta in una comunità ha una certa probabilità di essere sostituita da un altro individuo della stessa specie in un certo periodo di tempo e, per ogni altra specie che potrebbe sostituirla, c'è una certa probabilità di sostituzione.

L'andamento e il modello di una successione sono determinati solo dall'originale composizione della comunità e dalla matrice della probabilità di sostituzione per le specie del luogo.

Il modello è indipendente da quanto il sistema si è evoluto verso la sua attuale condizione. Per una data matrice di probabilità di sostituzione, la composizione della comunità sarà sempre tesa a convergere verso uno stato climax senza riguardo per la natura della perturbazione.

Un esempio di questo genere di modello è stato fornito da Horn (1976) per la successione in una foresta di latifoglie partendo da un ex suolo agricolo abbandonato negli Stati Uniti dell'est (Tab.15.2).

A. Probability that the species in vector A will be replaced by the species in vector B over a 50-year period.^a

Vector B	Vector A			
	Gray Birch	Black Gum	Red Maple	Beech
Gray birch	.05	.01	.00	.00
Black gum	.36	.57	.14	.01
Red maple	.50	.25	.55	.03
Beech	.09	.17	.31	.96

B. Predicted future composition of a forest initially composed of pure gray birch, using the probability matrix in A.

	Species composition of the forest at various times in the future (%)					Very Old Forest
	0 yr	50 yr	100 yr	150 yr	200 yr	
Gray birch	100	5	1	0	0	0
Black gum	0	36	29	23	18	3
Red maple	0	50	39	30	24	4
Beech	0	9	31	47	58	93

Source: After Hoen, 1976. Copyright Blackwell Scientific Publications Ltd. Used with permission.

^aFor example, the probability that a gray birch tree will be replaced by a red maple tree in this time period is 50% or one in two.

Tab. 15.2 Matrice delle probabilità di sostituzione di una specie con un'altra specie in una foresta decidua su un suolo ex agricolo del New Jersey (USA).

I modelli di Markov sono stati utilizzati per prevedere alcune successioni secondarie in maniera veramente accurata, ma presentavano un certo numero di svantaggi.

Si deve presupporre, infatti, che le probabilità di sostituzione siano costanti nel tempo e che le specie sostituenti si installino con intervalli brevi. La mancanza di ogni descrizione dei processi funzionali, coinvolti nella sostituzione delle specie, rende questo modello piuttosto rigido. Il modello di Markov può essere applicato nelle sostituzioni di comunità in comunità così come di specie in specie o di albero in albero.

B – Modello Stand

Nel tentativo di compensare alcune delle deficienze del modello di Markov, diverse ricercatori hanno sviluppato il modello Stand. Questo modello è molto più particolareggiato del semplice modello di Markov e può comprendere informazioni sulla capacità disseminativa, sulla crescita e sulla morte dei singoli alberi e su come essi competano con gli altri. Questo modello comprende una descrizione della distribuzione spaziale dei singoli alberi e della struttura verticale della comunità.

I simulatori dello sviluppo “stand” di questo tipo sono stati applicati su un ecosistema di conifere nel Nord-Pacifico (Reed e Clark, 1976).

La fig. 15.10 mostra alcuni dei dettagli di come il cambio di successione è simulato nel modello di Reed e Clark. Partendo da una particolare condizione dell'ecosistema si fa una comparazione tra questa condizione e le nicchie utilizzabili dalle specie.

Le perturbazioni facoltative possono essere applicate al modello e le loro conseguenze esaminate. Queste potrebbero provocare un certo aumento della mortalità delle piante e delle modificazioni ambientali, le quali definiscono lo stato dell'ecosistema all'inizio della successiva interazione. In alternativa, la mortalità potrebbe essere causata dalla composizione.

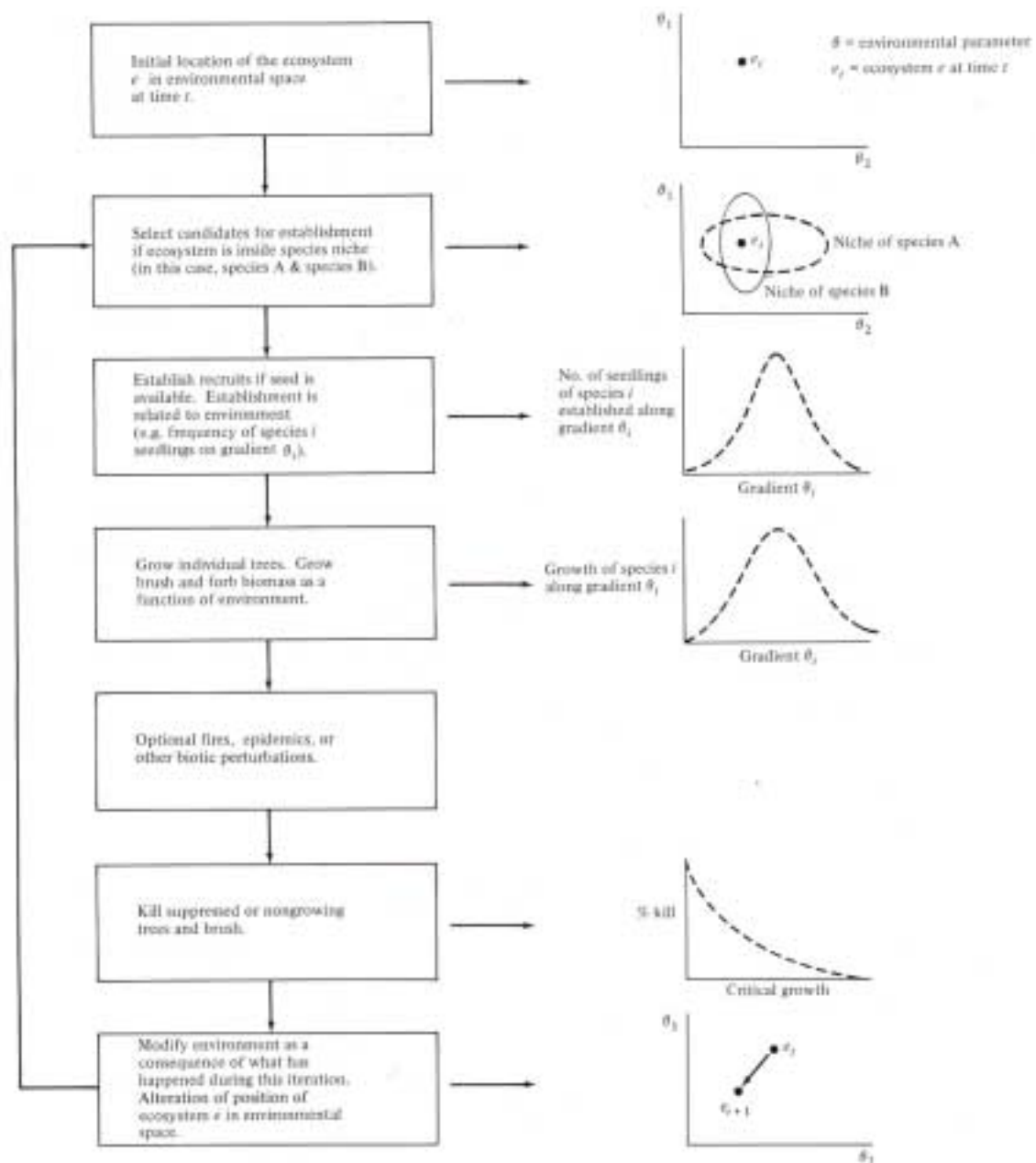


Fig. 15.10: Modello Stand per lo studio delle successioni sviluppato da Reed e Clark, 1976.

Uno dei più elaborati modelli di dinamica delle foreste, basato sulla crescita di un singolo albero, è "Forest" (Elk e Monserud, 1974), un simulatore di successioni sviluppato per le foreste miste del Wisconsin (USA).

C – Modello dei Tre-sentieri

Molti dei modelli più utilizzati comprendono un singolo campione di specie. Il modello di Egler (1954), che comprende due maggiori sentieri, è un'eccezione.

Recentemente, un modello più completo è stato proposto (Connel e Slatyer, 1977) ed è essenzialmente un ampliamento del modello di Egler per includere il concetto dei climax serali. Il modello dei tre-sentieri, mostrato nella figura 15.11, ha un sentiero (il sentiero della facilitazione) che è essenzialmente quello che sostituisce il modello floristico di Egler.

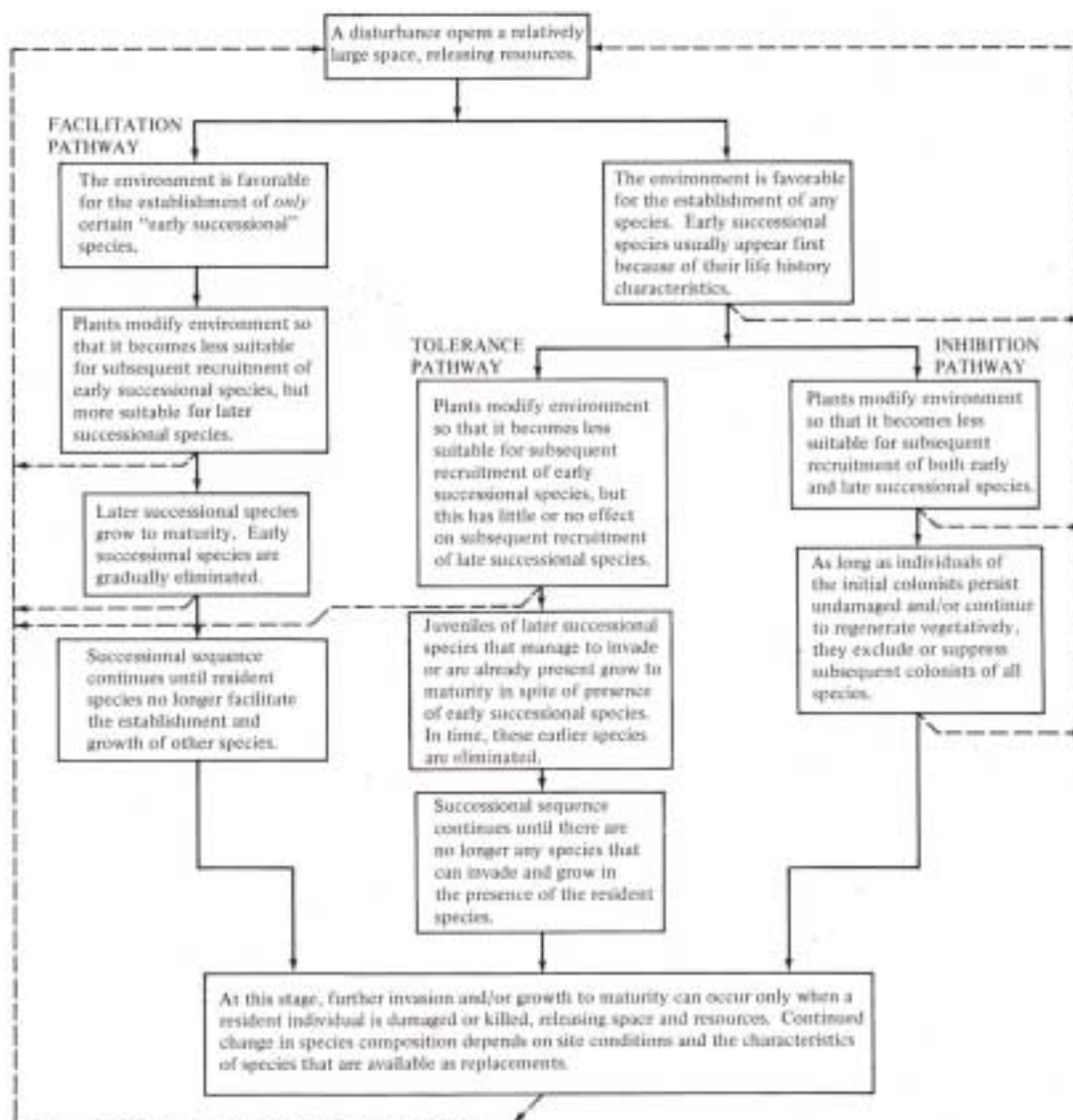


Fig.15.11: Modello di successione dei “tre sentieri”

I sentieri 2 e 3 sono basati sul modello della composizione vegetazionale iniziale. Il sentiero 2 (sentiero della tolleranza), si scosta poco dal secondo sentiero di Egler, infatti l'ambiente all'inizio della serie permette l'invasione da parte di alcune specie.

Le specie serali sono semplicemente quelle che si sono adattate rapidamente a colonizzare luoghi perturbati, che non tollerano l'ombra e che sono inoltre competitivamente escluse dalle specie serali più recenti tolleranti l'ombra.

Gli individui che per primi occupano un'area, agiscono per impedire, in ogni momento, l'insediamento dei semenzali delle specie serali. Il cambiamento di specie può avvenire solo quando la morte degli individui o una perturbazione offre la possibilità di una nuova colonizzazione.

Il ciclo del carbonio

I - Introduzione

Il carbonio è il principale elemento costitutivo di tutta la vita terrestre. Il carbonio inizia il suo ciclo terrestre principalmente attraverso l'ecosistema forestale allorché le piante assimilando CO_2 atmosferica, attraverso la fotosintesi, la riducono in zuccheri (fig.3.1). Circa la metà dei prodotti complessivi derivanti dalla fotosintesi (**PPL, produzione primaria lorda**) vengono consumati dalle piante tramite la respirazione autotrofa (R_a), per la sintesi e il mantenimento delle cellule viventi, con conseguente immissione di CO_2 nell'atmosfera. I rimanenti prodotti del carbonio (**PPL – R_a**) vengono utilizzati nella **produzione primaria netta (PPN)**: foglie, rami, fusti, radici e organi riproduttivi. Quando le piante perdono le foglie e le radici o muoiono, la materia organica morta forma la lettiera, sostanza che nutre animali e microbi, i quali, attraverso il loro metabolismo eterotrofo (R_h) liberano a loro volta CO_2 nell'atmosfera. Su base annuale, ecosistemi forestali integri di solito mostrano un piccolo incremento netto nello scambio di carbonio con l'atmosfera. Ciò rappresenta la **produzione netta dell'ecosistema (PNE)**. L'ecosistema può perdere carbonio se la fotosintesi diminuisce improvvisamente o quando i materiali organici vengono rimossi come risultato di eventi di disturbo (azione antropica). L'humus del suolo rappresenta il più grande accumulo di carbonio nella maggior parte degli ecosistemi poiché rimane inossidato (inalterato) per decenni. Esso rappresenta il più importante deposito di carbonio a lungo termine degli ecosistemi terrestri.

La figura 3.1 fornisce la struttura generale per un modello di ciclo del carbonio attraverso l'ecosistema ed è alla base dell'organizzazione del contenuto del presente capitolo. Tutte le variabili ambientali associate con il modello del ciclo dell'acqua sono strettamente associate al ciclo del carbonio. Quando si costruisce un modello per la fotosintesi, per la distribuzione del carbonio e per la respirazione, si devono anche prendere in considerazione le concentrazioni atmosferiche di CO_2 e la disponibilità di azoto (N) nel terreno. La fiducia nell'attendibilità del modello è notevolmente cresciuta con lo sviluppo della tecnica della correlazione turbolenta (eddy correlation) che utilizza sensori a risposta rapida per registrare lo scambio netto di CO_2 e vapore acqueo delle foreste o di altri tipi di ecosistema terrestre.

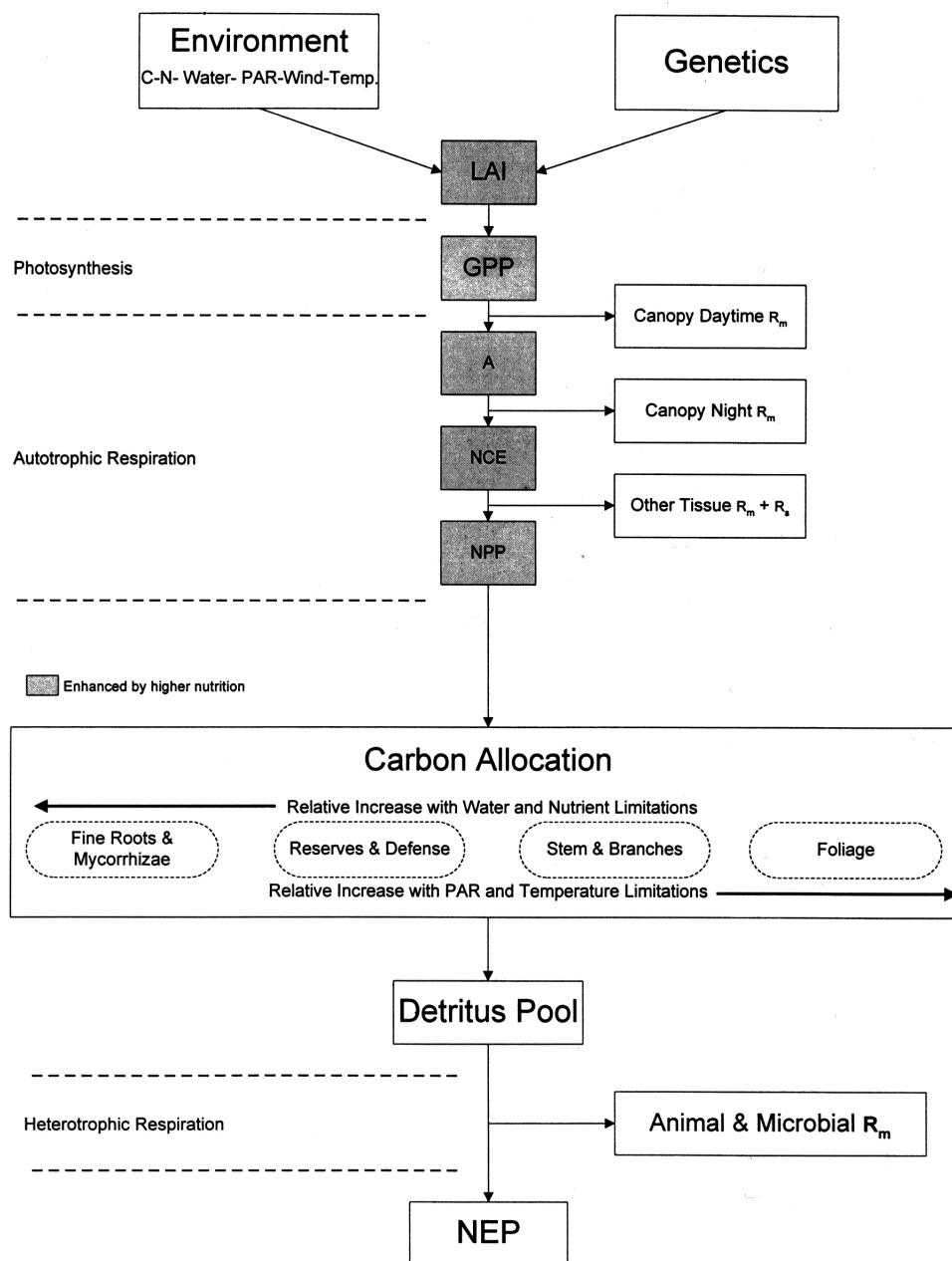


Fig.3.1 Modello del bilancio del carbonio che comprende i cicli dell'acqua e dei nutrienti per prevedere il carbonio assorbito e perso attraverso una serie di processi, a partire dalla fotosintesi e dall'assorbimento della radiazione solare da parte delle foglie.

Si ritiene che lo scambio di carbonio nel sistema, attraverso la fotosintesi, sia un flusso positivo e che la respirazione rappresenti una perdita per l'atmosfera. Gli scienziati che studiano l'atmosfera considererebbero questi segnali in modo opposto. Lo scambio netto dell'ecosistema (**NNE**) misurato durante le ore di luce include la fotosintesi complessiva (**P_g** = photosynthesis o **PPL**), la fotorespirazione (**R_p** = photorespiration), il mantenimento della respirazione (**R_m** = maintenance respiration) e la respirazione di

sintesi (crescita) (R_s = synthesis respiration) delle piante autotrofe così come la respirazione eterotrofa (R_h = heterotrophic respiration) degli animali e dei microbi:

$$NNE = P_g - R_p - R_m - R_s - R_h \quad (3.1)$$

Di notte i termini della fotosintesi P_g e R_p sono assenti:

$$NNE = -R_m - R_s - R_h = -R_e \quad (3.2)$$

dove R_e è la respirazione totale dell'ecosistema.

La R_e è in gran parte controllata dalla temperatura, il che permette di fare delle correzioni considerando gli aumenti che si verificano durante i periodi di luce rispetto ai valori notturni. La produzione complessiva dell'ecosistema (**GEP**) include la fotorespirazione, che è di solito molto piccola. Pertanto la GEP viene considerata uguale alla P_g (o **PPL**):

$$GEP = NNE \text{ diurna} + R_e \text{ diurna} = P_g - R_p = GPP \text{ (o PPL)} \quad (3.3)$$

Per valutare separatamente la quantità di CO_2 respirata dalle diverse componenti, si utilizzano delle camere chiuse e le emissioni di CO_2 vengono monitorate al suolo, sui fusti, sui rami e sulle foglie ad intervalli frequenti.

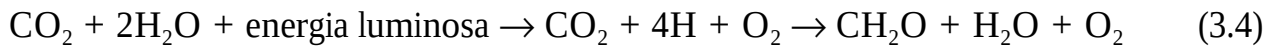
Alternativamente, le fonti di respirazione possono essere identificate monitorando la composizione isotopica del carbonio ($\delta^{13}C$) e dell'ossigeno ($\delta^{18}O$) nella CO_2 che può essere diffusa artificialmente all'interno dell' sistema. Il valore scientifico delle analisi del sistema, attraverso i risultati ottenuti con la tecnica eddy correlation, si è dimostrato enorme, soprattutto se condotte per una serie di anni (Goulden et al., 1996). Le stazioni di monitoraggio che utilizzano la tecnica Eddy correlation servono quindi per verificare le sottostanti ipotesi e l'accuratezza dei modelli stand – level dell'ecosistema.

Tra le specie esistono importanti differenze nello schema di distribuzione del carbonio. Queste differenze influiscono sulle relazioni competitive, sulla sensibilità ai vari livelli di stress e sul bilancio annuale di carbonio di un bosco. I forestali hanno sviluppato modelli empirici per stimare il volume di crescita degli alberi e di interi complessi boschivi. Questi sono stati utili nel confermare le ipotesi generali costruite su modelli stand – level dell'ecosistema; la crescita dei fusti, comunque, dipende molto dalla frazione di PPN distribuita dalle foglie verso le radici e pertanto è difficile fare previsioni poiché le condizioni ambientali cambiano stagionalmente e da luogo a luogo. In questo capitolo vengono presentate teorie diverse che forniscono la base per un

modello di distribuzione del carbonio. Identificheremo i principi generali che controllano il modo in cui l'ambiente influisce stagionalmente e nel corso di un anno sulla distribuzione del carbonio.

II - Fotosintesi

La **fotosintesi** è il processo attraverso cui le piante trasformano la CO₂ atmosferica in prodotti del carbonio. La fotosintesi avviene all'interno di cellule contenenti i cloroplasti. I cloroplasti contengono clorofilla e altri pigmenti che assorbono la luce del sole. L'energia prodotta dal sole fa sì che gli elettroni si eccitino e che le molecole di acqua si scindano in idrogeno e ossigeno:



L'idrogeno si unisce al carbonio della CO₂ per produrre semplici prodotti con tre o quattro molecole che infine vengono sintetizzate in molecole più grandi che vengono successivamente incorporate nella biomassa o consumate nei processi metabolici. La fotosintesi viene limitata da processi fisici o biochimici e coinvolge reazioni che avvengono in presenza ed in assenza di luce. A livello della superficie fogliare, gli stomi limitano la diffusione di CO₂ negli spazi intercellulari. All'interno della foglia, la CO₂ deve diluirsi in acqua e passare attraverso le pareti della cellula per raggiungere i siti interni dei cloroplasti dove avvengono le reazioni chimiche.

La fotosintesi ha tre componenti separate, potenzialmente limitanti: (a) reazioni della fase luminosa, in cui l'energia radiante è assorbita e utilizzata per generare composti ad alta energia (ATP e NADPH); (b) reazioni della fase oscura, che includono la riduzione biochimica di CO₂ in zuccheri attraverso l'utilizzazione dei composti ad alta energia precedentemente prodotti; (c) velocità con cui la CO₂ nell'aria circostante è fornita all'area di riduzione nel cloroplasto.

Nelle reazioni luminose la radiazione assorbita dalla clorofilla provoca l'eccitazione degli elettroni che vengono trasferiti lungo una catena di molecole pigmentate specializzate verso centri di reazione dove vengono formati componenti a bassa energia, l'acqua viene scissa e viene rilasciata CO₂ [Eq. (3.4)]. La parte iniziale della reazione luminosa è limitata soltanto dall'irradiazione e dall'ammontare di clorofilla presente. La velocità del trasferimento di elettroni è sensibile alla temperatura ma indipendente dalla concentrazione di CO₂. Nelle reazioni oscure le piante usano l'enzima ribulosio difosfato carbossilasi (Rubisco) per la fissazione primaria di CO₂. La fotorespirazione avviene anche nel processo di generazione di ribulosio bifosfato (RuBP), particolarmente quando la proporzione di O₂ nella CO₂ aumenta all'interno del cloroplasto. Componenti addizionali ad alta energia sono richiesti per creare zuccheri a sei atomi di carbonio e, come risultato, viene respirata CO₂ supplementare. Le reazioni

della fase oscura sono limitate dalla CO_2 e dalla temperatura e dipendono anche da quantità sufficienti di azoto o da altri elementi necessari per la sintesi dell'enzima Rubisco. La velocità con cui la CO_2 può essere fornita ai cloroplasti è limitata dalla pressione della CO_2 e dalla conduttanza stomatica, che limita la diffusione di CO_2 a 0.625 volte quella del vapore acqueo a causa della differenza della massa molecolare.

A causa dell'interazione della luce, della CO_2 e della velocità alla quale la RuBP può essere rigenerata, la fotosintesi netta/finale mostra sempre una curva asintotica con un'irradiazione crescente (fig.3.2).

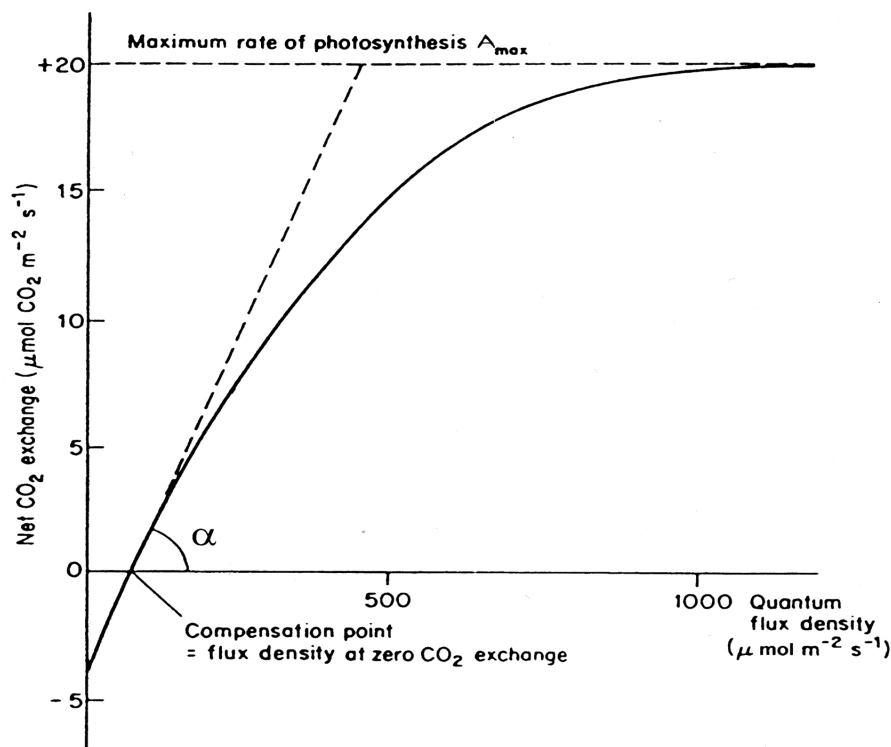


Fig.3.2 Risposta della fotosintesi netta ad un incremento di irradiazione.

In riferimento alla fotosintesi, dove è coinvolta l'energia luminosa di differenti lunghezze d'onda, l'irradiazione è espressa in unità di mole (mol) per fotone di luce; dove una mole è equivalente alla massa atomica del carbonio (12) o alla massa molecolare della CO_2 (44) fissata. ($4.6 \mu\text{mol fotoni m}^{-2} \text{s}^{-1} = 1 \text{ J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ o 1 W m^{-2} di assorbimento PAR (APAR)). Al di sotto di un certo livello minimo di irradiazione, l'assorbimento netto di carbonio (assimilazione, A) è negativo poiché la respirazione fogliare eccede la fotosintesi. Come l'irradiazione aumenta, viene raggiunto un punto di compensazione dove l'assorbimento di CO_2 attraverso la fotosintesi è esattamente bilanciato dalla perdita attraverso la respirazione. Al di sopra del punto di compensazione luminosa, l'assorbimento aumenta linearmente fino a che la disponibilità di RuBP e di CO_2 limita il processo. L'aumento di CO_2 nell'ambiente fa

crescere l'ammontare massimo di fotosintesi netta ($A_{\max}$) ma non la parte lineare della curva, poiché con un'irradiazione bassa, la fotochimica, non la CO_2 , limita il processo.

L'efficienza di quanto apparente (α) è l'inclinazione (A/PAR) della parte lineare della curva di irradiazione della fotosintesi, cioè l'ammontare dell'incremento nell'assimilazione con un'irradiazione al di sotto dei livelli in cui la CO_2 ha un effetto (ad esempio, non avviene fotorespirazione). L'efficienza quantica apparente è relativamente costante, con un valore medio di ~ 0.03 mol CO_2 /mol fotoni di APAR (equivalente a 1.65 g C MJ^{-1} PAR assorbiti) nella maggior parte delle canopy forestali (e molto al di sotto il massimo teorico di 0.08 mol CO_2 /mol fotoni di APAR) ma varia, come ci si potrebbe aspettare, al variare dei livelli di clorofilla (Jones, 1992; Waring et al., 1995a).

L'ammontare massimo di assimilazione, al contrario, decresce dall'alto verso il basso in una copertura forestale (fig.3.3a). La $A_{\max}$ è in generale più elevata nelle foglie delle specie decidue che in quelle sempreverdi (Ceulemans e Saugier, 1991) e più a lungo vivono le foglie, più la loro $A_{\max}$ è ridotta (Reich et al., 1995a). Una delle ragioni implicite per queste relazioni è che le foglie più spesse, associate alle piante sempreverdi, offrono una via di emissione della CO_2 più limitata di quella delle foglie delle piante decidue (Robinson, 1994). Una seconda ragione è che il fogliame sempreverde tende a trattenere meno azoto per singola area rispetto alle foglie decidue (Field e Mooney, 1986; Ellworth e Reich, 1993; Reich e Walters, 1994). Poiché parte dell'azoto nelle foglie è presente in forme differenti da quello necessario alla fotosintesi, il contenuto totale di azoto non è sempre direttamente connesso alla capacità di fotosintesi.

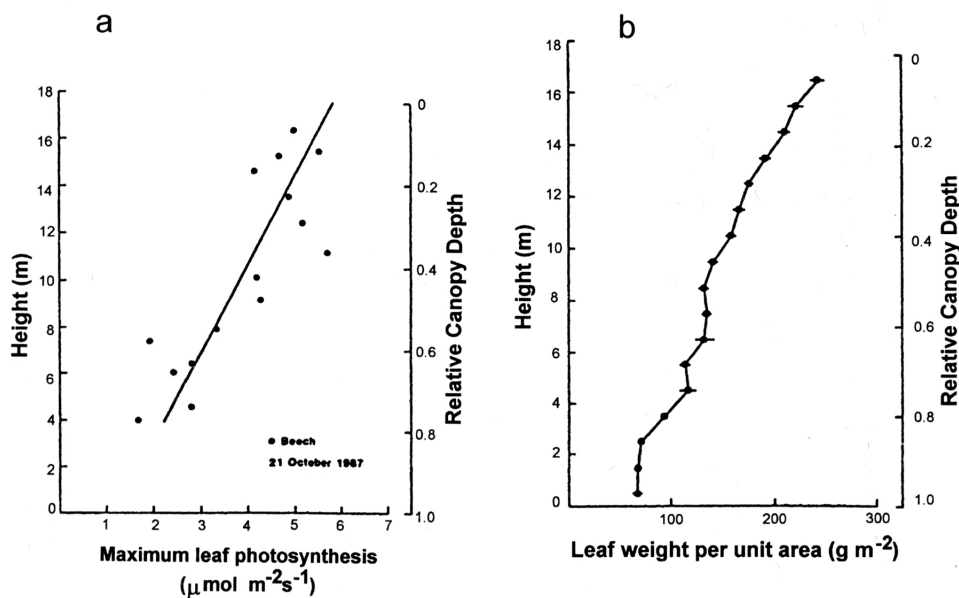


Fig.3.3. (a) la capacità fotosintetica ($A_{\max}$) decresce all'interno della chioma di *Nothofagus* parallelamente ai cambiamenti di peso fogliare per unità di area. (b) Il peso fogliare per unità di area, in una popolazione pura di *Nothofagus*, decresce dalla parte più alta a quella più bassa della chioma in funzione della luce intercettata (da Hollinger, 1989).

Sia l'azoto nelle foglie, sia la massa fogliare tendono ad aumentare con la PAR assorbita (Kull e Jarvis, 1995). Poiché il fogliame molto illuminato contiene più cellule fonte (cellule che hanno una maggiore concentrazione di clorofilla) rispetto le foglie in ombra, la **massa specifica della foglia** (SLM, kg m^{-2}) e la A_{max} generalmente diminuiscono in modo proporzionale all'interno delle chiome (fig. 3.3b). La massa specifica della foglia o la sua corrispondente area specifica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) è una componente essenziale per i modelli di distribuzione e tende a cambiare in modi prevedibili non solo con la luce, ma anche con la disponibilità di azoto e con le condizioni ambientali (Spetch e Spetch, 1989; Pierce et al., 1994). La reale concentrazione dei pigmenti di clorofilla per unità di area di superficie fogliare, comunque, offre una misura dell'efficienza di quanto e della capacità di fotosintesi più accurata di quella dell'azoto totale o della massa specifica della foglia (Warning, et al. 1995a). L'ammontare di clorofilla per metro quadro di fogliame varia considerevolmente tra le specie arboree e con le stagioni (Escaré et al., 1984).

La gamma ottimale di temperature per la fotosintesi varia a seconda delle specie, ma comunemente è compresa tra 15° e 25°C nelle zone temperate, con estremi indicati tra circa 10° e 35°C (Kozloski e Keller, 1996; Mooney, 1972). Le specie tropicali mostrano temperature ottimali più alte, tra 30° e 35°C (Lloyd et al., 1995). Una variazione nella temperatura ottimale può avvenire se altri fattori cambiano il livello intercellulare di CO_2 o l'efficacia del meccanismo della fotosintesi. In generale, l'aumento di concentrazione interna di CO_2 permette alla temperatura ottimale di essere spostata verso l'alto attraverso la riduzione della fotorespirazione. Con temperature al di sopra dei 40°C , la fotosintesi diminuisce bruscamente a causa dei cambiamenti nell'attività dei cloroplasti e degli enzimi (Berry e Downton, 1982.). Le proteine denaturano a 55°C (Levitt, 1980). Quale risultato di questi fattori, la capacità netta di assorbimento del carbonio da parte delle foglie di solito aumenta gradualmente fino ad una temperatura ottimale e, quindi, diminuisce più rapidamente quando il limite massimo di temperatura viene raggiunto.

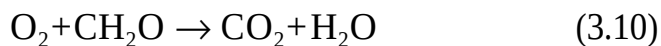
Poiché gli alberi si sono adattati ad un'ampia gamma di variazioni stagionali della temperatura, la frequenza e la durata di valori estremi sono più critici rispetto alla temperatura media nel limitare la fotosintesi (Van et al., 1994; Perkins e Adams, 1995). Per esempio tre ore di esposizione, in semenzai di *Pinus Sylvestris*, a temperature tra 5° e 12°C riducono l'efficienza di quanto dal 10 a più dell'80% (Strand e Oquist, 1985). Il recupero può essere ritardato di settimane o mesi con ripetute esposizioni al gelo, particolarmente se le foglie sono esposte ad alta irradiazione (Strand e Oquist, 1985). Possono agire meccanismi differenti, ma l'aumento di respirazione che segue l'esposizione a basse temperature suggerisce che è coinvolto il processo di recupero delle membrane danneggiate (Bassow et al. 1994).

L'acqua è essenziale per tutte le cellule viventi, pertanto ci si potrebbe aspettare che qualsiasi riduzione della sua disponibilità influenzi la fotosintesi, così come molti altri processi. La disponibilità idrica nel tessuto fogliare non è direttamente dipendente dal

contenuto di acqua. Cambiamenti nell'elasticità della parete della cellula, nella permeabilità della membrana e nella concentrazioni di sostanze disciolte nelle cellule, equilibrano gli effetti della diminuzione di contenuto di acqua (Edwards e Dixon, 1995). La variazione diurna del 5-10% del contenuto idrico nelle foglie non ha effetti diretti sulla fotosintesi (Hanson e Hitz, 1982). Infine, se il tessuto fogliare continua a perdere acqua, gli stomi sono costretti a chiudersi e la quantità di diffusione di CO₂ nella foglia viene ridotta o cessa. In condizioni di siccità prolungata, parte dell'enzima Rubisco sarà scomposto, riducendo le capacità biochimiche del sistema della fotosintesi. Vengono anche ridotti la concentrazione della clorofilla e di altri pigmenti importanti nelle reazioni della fotosintesi (Farquhar e Sharkey, 1983; Jones, 1992). I principali effetti delle limitazioni idriche sulla fotosintesi avvengono attraverso la riduzione nella conduttanza stomatica.

III Respirazione Autotrofa

La respirazione autotrofa (Ra) presuppone l'ossidazione di sostanze organiche in CO₂ e acqua, con produzione di ATP e di NADPH:



La respirazione autotrofa totale consiste in due componenti principali associate all'energia metabolica utilizzata nella sintesi di nuovi tessuti e al mantenimento del tessuto vivo già sintetizzato.

A. Respirazione di mantenimento

La respirazione di mantenimento, la quantità base del metabolismo, include l'energia utilizzata per l'assorbimento ionico e per il trasferimento all'interno della pianta. La riparazione di tessuti danneggiati può far notevolmente aumentare le quantità base del metabolismo. Poiché le piante, invecchiando, accumulano una grossa quantità di tessuti conduttori e di riserva, si è spesso ritenuto che la diminuzione osservata nel relativo ritmo di crescita associato all'età riflettesse un aumento del costo di mantenimento (Whittaker, 1975; Waring and Schlesinger, 1985). La maggior parte del tessuto conduttore negli alberi è rappresentato dall'alburno, che contiene relativamente poche cellule viventi.

Anche l'attività enzimatica, associata alla concentrazione di azoto nel tessuto vivente, è molto più bassa nell'alburno che nelle foglie (Amthor, 1984; Ryan, 1995). Il tessuto fogliare, con il 2% di N, potrebbe respirare giornalmente lo 0.45% del suo peso ad una temperatura di 10°C e lo 0.9 % a 20°C. Al confronto, un certo peso di alburno metabolizza meno di un decimo del peso equivalente di foglie. Ne risulta che il costo di mantenimento annuale dell'alburno in grandi alberi, di solito, è meno del 10% della GPP annuale.

Nel modello di respirazione di mantenimento (R_m), viene di solito osservato un aumento esponenziale, rispetto alla temperatura, all'interno del campo dell'attività biologica, come descritto nella formula:

$$R_m(T) = R_0 Q_{10}^{[(T-T_0)/10]}$$

Dove R_0 è la quantità di respirazione basale a $T=0^\circ\text{C}$ (o altre temperature di riferimento). Il parametro Q_{10} è il *quoziente di respirazione* e rappresenta il cambiamento nella quantità di respirazione per una variazione di 10° nella temperatura. Il Q_{10} è relativamente conservativo, di solito varia tra circa 2.0 e 2.3. Nelle condizioni esterne dove la variazione della temperatura giornaliera è ampia, dovrebbe essere presa in considerazione la non linearità nella risposta della respirazione di mantenimento. Ciò è stato ottenuto adattando una funzione sinusoidale alle differenze di temperatura minima-massima e integrando la risposta non solo giornalmente ma nell'arco di un anno. (Hagihara e Hozumi, 1991; Ryan, 1991a). Come indicato precedentemente, R_0 è molto variabile poiché dipende dalle proteine (o dall'azoto) contenute nel tessuto (Javris e Leverenz, 1983). I cambiamenti stagionali nel LAI e della massa delle radici fini, insieme alla possibile variazione nel rapporto tra enzimi attivi e inattivi, rende difficile stimare il consumo annuo di carbonio ad un valore più preciso di $\pm 25\%$. Questo è comunque un notevole miglioramento rispetto ai tentativi di stima precedenti e fornisce un importante avanzamento nell'analisi del bilancio del carbonio per le foreste (Ryan, 1996).

B. Respirazione di Crescita e di Sintesi

La crescita richiede il metabolismo di più risorse rispetto a quelle che si possono trovare nel prodotto finale. Le quantità di *respirazione di sintesi* (R_s) variano per i diversi tessuti, poiché dipendono dai percorsi biochimici coinvolti.

La produzione di 1g di lipidi richiederebbe 3.02 g di glucosio, mentre 1 g di lignina, proteina o polimeri dello zucchero potrebbe richiedere rispettivamente 1.90, 2.35 e 1.18 g di glucosio (Penning de Vries, 1975). Più recentemente sono state individuate delle relazioni empiriche, per stimare il costo totale della crescita, basate su correlazioni con il calore di combustione, l'N organico contenuto nel tessuto e i costituenti biochimici. (McDermitt e Loomis, 1981; Vertregt e Penning de Vries, 1987, Williams et al., 1987; Griffin, 1994). Ad esempio il costo totale di crescita per un grammo di germogli di pino è equivalente a 1.57 g di glucosio (Chung e Barnes, 1977). Per stimare il contributo della respirazione di sintesi sulla respirazione totale della pianta, il monitoraggio deve includere periodi della stagione vegetativa e di quella di dormienza.

Periodi di crescita rapida possono essere monitorati attraverso l'utilizzo di dendrometri, che misurano i diametri attraverso fasce calibrate poste intorno ai rami, ai fusti e alle radici, oppure tramite la misurazione dell'allungamento del tronco (Dougherty et al.,

1994). La quantificazione della crescita annuale dovrebbero essere confermata da analisi di laboratorio più approfondite (Gregory, 1971; Emmingham, 1977) affinché la quantità di respirazione misurata durante tutta la stagione di crescita possa essere interpretata correttamente (Ryan et al., 1995).

Raich e Nadelhoffer (1989) hanno fornito un approccio indiretto per stimare l'allocazione del carbonio nel suolo. Supponendo infatti che, in un anno, la lettiera e il ricambio delle radici aggiungano una quantità di carbonio approssimativamente uguale a quella respirata dal suolo, non ci sarebbe nessun cambiamento netto nell'accumulo di carbonio. In queste condizioni, il carbonio respirato dal suolo meno quello della lettiera è approssimativamente uguale a quello accumulato dalla produzione delle radici più quello respirato dalle radici.

Con i dati della respirazione del suolo e di lettiera raccolti da una serie di foreste da quelle tropicali a quelle boreali, Raich e Nadelhoffer hanno presentato una relazione lineare tra il carbonio presente nella lettiera epigea e il totale allocato nelle radici con diametro più piccolo (fig.3.6). Ryan et al. (1996) hanno esteso l'approccio agli ecosistemi i cui si verificava un significativo incremento annuale delle radici grandi presupponendo che l'allocazione totale di carbonio nel suolo era uguale alla differenza tra la respirazione annuale del suolo e la lettiera più l'incremento delle radici grandi.

Il carbonio allocato nel NPP delle radici è spesso stimato essere circa la metà del totale. L'applicazione di questo approccio richiede la misurazione della lettiera prodotta annualmente o la conoscenza della frazione della massa totale di foglie che si rinnova annualmente, prendendo in considerazione una perdita di massa (di solito 10-25%) per unità di area che si verifica prima che le foglie cadano.

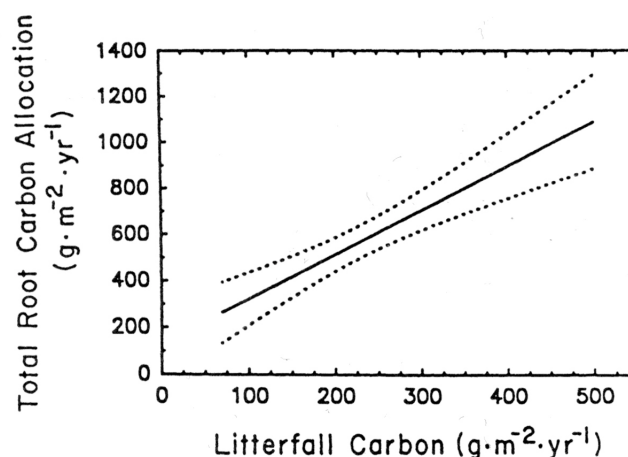


Fig.3.6. Quantità di carbonio ipogeo allocata in un ecosistema forestale. Tale quantità è proporzionale alla quantità di lettiera prodotta.

IV Respirazione eterotrofa

I detriti prodotti dalle piante servono come cibo o substrato per gli organismi eterotrofi che respirano CO_2 o metano (CH_4). Nello stimare il bilancio del carbonio degli ecosistemi è importante quantificare la quantità di lettiera (inclusa la componente legnosa) che si decompone (sopra e sotto il suolo). Quando la respirazione eterotrofa viene monitorata rinchiudendo campioni di residui di foglie fresche o di radici sottili dentro sacchetti di nylon a maglia sottile, la perdita di massa per unità di tempo può essere misurata e poiché la materia organica è approssimativamente costituita per il 50% da carbonio, la CO_2 che si sviluppa può essere calcolata. Alternativamente, in condizioni di laboratorio, campioni di lettiera possono essere messi in camere con controllo dell'umidità e della temperatura e il flusso di CO_2 viene monitorato direttamente. Sono state identificate tre maggiori variabili che limitano la respirazione eterotrofa: qualità del substrato, contenuto relativo di acqua e temperatura.

A: Qualità del substrato

La qualità del substrato è in relazione all'energia che i microrganismi devono spendere nel trasformare i detriti. Zuccheri, amido, grassi e proteine sono forme di carbonio relativamente ridotte e facilmente metabolizzabili, mentre tannini, cellulosa e lignina sono forme ossidate e meno facilmente metabolizzabili. Un indice della qualità del substrato è il suo contenuto di azoto per grammo di C, di solito espresso come rapporto C:N. Quando questo rapporto è alto indica che il materiale sarà trasformato molto lentamente. Il legno di conifera allo 0.1% N ha un rapporto C:N di 500:1, mentre foglie fresche di latifoglie con il 2% N hanno un rapporto di 25:1. Nel tempo, i rapporti C:N nei substrati si riducono poiché i microbi trasformano il carbonio e l'azoto si accumula nelle loro biomasse. La biomassa dei microbi ha un valore C:N che va da circa 4 fino a più di 20. I batteri hanno valori <10 e i funghi >10 (Sparling e Williams, 1986; Schimel et al., 1989; Martikainen e Palojarvi, 1990; Lavelle et al., 1993). I funghi hanno alcuni vantaggi rispetto ai batteri negli ecosistemi forestali a causa del loro rapporto maggiore C:N. A meno che le condizioni ambientali non diventino sfavorevoli e causino la morte dei microbi, verrà rilasciato poco azoto dal substrato fino a quando il suo rapporto C:N è ridotto al di sotto di quello degli organismi coinvolti. In realtà, il semplice rapporto C:N non è un indice molto preciso; un indice migliore è derivato dal rapporto tra lignina e azoto (Meli et al., 1982) o da altri costituenti biochimici che riflettono l'energia estraibile da una massa di substrato.

B. Umidità e temperatura

L'attività metabolica dei microrganismi varia anche con l'umidità e la temperatura dei residui sulla superficie e nel suolo. Nei residui di superficie, di solito si osserva un'attività metabolica piuttosto stabile fino a quando il substrato è molto secco. Nel suolo, comunque, l'attività dei microbi appare ridursi linearmente con il decrescere del contenuto gravimetrico dell'acqua e mostrare una diminuzione logaritmica con la caduta del potenziale idrico (Ψ) del suolo (Orchard et al., 1992). La risposta della

temperatura è di solito esponenziale ma grandemente variabile. Queste risposte, non lineari al variare dell'umidità, forniscono insieme al contenuto di lignina o a indici relativi della qualità del substrato, il fondamento per ipotesi di modelli della respirazione eterotrofa e della decomposizione negli ecosistemi forestali e altri sistemi terrestri. (Jansson e Berg, 1985; O'Connell, 1990; Agre et al., 1991)

C. Determinazione delle fonti di CO₂ respirata dall'analisi degli Isotopi Stabili

La composizione isotopica del carbonio e dell'ossigeno nella CO₂ differisce significativamente, poiché dipende se deriva dalle foglie, dai tronchi, dalle radici o dalla materia organica in decomposizione. Ciò ci permette di distinguere il contributo relativo delle diverse fonti di CO₂ nel suolo, nell'aria e nelle foglie (Keeling, 1958; Sternberg, 1989; Flanagan et al., 1997). Nella sintesi biochimica dagli zuccheri dei vari costituenti delle piante, avvengono alcuni frazionamenti isotopici. Per esempio, la lignina è impoverita in ¹³C rispetto alla cellulosa intera (Benner et al., 1987). E' anche probabile che alcuni frazionamenti avvengano durante la respirazione microbica e portino ad un arricchimento di ¹³C nel carbonio microbico rispetto al carbonio derivato dalla pianta nel suolo (Macko e Estep, 1984).

Durante il processo di fotosintesi, una porzione di CO₂, che entra nelle foglie e si equilibra con l'acqua del cloroplasto, non viene fissata e viene diffusa fuori della foglia con un rapporto isotopico dell'ossigeno alterato. La composizione isotopica dell'acqua nello xilema non cambia rispetto a quella del suolo fino a quando non avviene la traspirazione dalle foglie. Durante la traspirazione viene fissato ¹⁸O, così che l'acqua delle foglie viene arricchita e il vapore rilasciato nell'atmosfera ne risulta impoverito. La CO₂ respirata metabolicamente dalle piante è pertanto impoverita in ¹³C rispetto a quella atmosferica perché (durante la fotosintesi) il ¹³C viene discriminato durante la diffusione attraverso gli stomi. Come risultato di queste differenze nel frazionamento isotopico, è stato possibile suddividere le maggiori fonti di CO₂ che si sviluppano durante il giorno e le loro variazioni stagionali negli ecosistemi forestali (Buchmann et al., 1997; Flanagan et al., 1997a,b).

V - Bilancio del carbonio nella vegetazione

Esistono modelli abbastanza attendibili per la GPP, pertanto essi dovrebbero essere paragonabili alle stime annuali della quantità totale di carbonio richiesto per la crescita e per la respirazione autotrofa. Williams *et al.* (1997) hanno applicato il loro modello integrato di GPP giornaliera, sviluppato nella Foresta di Harvard, ad un'ampia gamma di foreste dell'Oregon disposte lungo un transect di 250 km a 44° di latitudine (tab. 3.3). I dati di LAI della canopy, la massa fogliare e il contenuto di azoto erano disponibili negli studi di Runyon *et al.* (1994) e Mason *et al.* (1994). La disponibilità potenziale di acqua del periodo precedente l'alba raggiungevano livelli che avrebbero potuto significativamente limitare la conduttanza stomatica solo nei siti 2, 5 e 6 (Runyon *et al.*, 1994). La GPP non è stata misurata in nessuno dei siti ma è stata stimata tramite un bilancio annuale di carbonio:

$$GPP = NPP_A + NPP_B + R_{SA} + R_{SB} + R_{Msap} + R_{Mfol} + R_{Mroot} \quad (3.15)$$

dove **NPP_A** e **NPP_B** sono le produzioni primarie sopra e sotto il suolo; **R_{SA}** e **R_{SB}** sono la respirazione di sintesi sopra e sotto il suolo; e **R_{Msap}**, **R_{Mfol}** e **R_{Mroot}** sono, rispettivamente, la respirazione di mantenimento dell'alburno, delle foglie e delle radici sottili.; **NPP_A** include la produzione di nuove foglie e la crescita dei rami e fusti. Runyon *et.al.* (1994) forniscono le stime di queste quantità in equazioni relative all'aumento annuale nel diametro del fusto, calcolato tramite carote di legno.

Table 3.3. Ecosystem Variables and Annual Environmental Variables for Sites across the Oregon Transect^a

Site	Species	LAI	Mean foliar N (g m ⁻²)	Mean annual temp. (°C)	Growing season ^b (Julian dates)	Annual total PAR (MJ m ⁻² year ⁻¹)	Minimum Ψ (MPa)	Average maximum canopy height (m)
1	<i>Picea sitchensis</i> / <i>Tsuga heterophylla</i>	6.4	1.2	10.1	75–320	1934	–0.5	50
1A	<i>Alnus rubra</i>	4.3	2.4	10.1	110–275	1934	–0.5	13
2	<i>Pseudotsuga menziesii</i> / <i>Quercus garryana</i>	5.3	1.8	11.2	75–280	2267	–1.7	40
3	<i>Tsuga heterophylla</i> / <i>Pseudotsuga menziesii</i>	8.6	1.7	10.6	75–305	2259	–0.5	30
4	<i>Tsuga metensiana</i> / <i>Abies lasiocarpa</i> / <i>Picea engelmannii</i>	1.9	3.0	6.0	160–256	2088	–0.5	20
5	<i>Pinus ponderosa</i>	0.9	2.7	7.4	125–275	2735	–1.7	30
6	<i>Juniperus occidentalis</i>	0.4	5.8	9.1	125–275	2735	–2.5	10

^a After Williams *et al.* (1997), developed from Runyon *et al.* (1994) and Matson *et al.* (1994).

^b Growing season signifies those days when leaves are present and photosynthesis is possible. In some climates the season is abbreviated because of long periods below freezing.

Tab.3.3 Variabili ambientali ed ecosistematiche dei siti del transect realizzato in Oregon (USA).

Nel sottosuolo non è stata misurata la produzione primaria netta (**NPP_B**); invece è stata applicata la relazione basata sulla lettiera caduta (Raich e Nadelhoffer, 1989). Rayan *et al.* (1995) hanno fornito le stime della respirazione di mantenimento dell'alburno nel sito 3 (abete canadese, abete di Douglas); il valore annuale era circa il 5% della GPP stimata. Per gli altri siti, Williams *et al.* hanno supposto un rapporto simile tra **R_{Msap}** e **NPP_A** (18%). La respirazione fogliare (**R_{Mfol}**) è stata determinata dall'azoto totale delle foglie e dalle variazioni stagionali della temperatura seguendo la metodologia sviluppata da Ryan (1995).

Un'intuizione importante, ottenuta dalla costruzione del bilancio del carbonio per i boschi distribuiti lungo un transect nell'Oregon, è stata che il rapporto NPP/GPP è conservativo, con una media di 0.46 e con un campo di variabilità da 0.40 a 0.52. Successivamente sono stati aggiunti ulteriori confronti di bilanci del carbonio fatti nella foresta di Harvard (Williams *et al.*, 1997), in tre boschi di pino in Australia (Ryan *et al.*, 1996b) e in una foresta di *Nothofagus* in Nuova Zelanda (Benecke e Evans, 1987) e tutti mostravano che il rapporto NPP/GPP rimaneva essenzialmente costante. La scoperta che NPP/GPP è un rapporto conservativo è stata confrontata con studi compiuti in camere di crescita dove la respirazione e la fotosintesi venivano monitorate, per brevi periodi, per una varietà di specie esposte a temperature che variavano da 15° a 30°C (Gifford, 1994). Il bilancio tra fotosintesi, respirazione e crescita potrebbe riflettere il ruolo chiave dell'azoto. Il rapporto NPP/GPP è relativamente conservativo ma può significativamente diminuire nelle foreste boreali (~0.25) più che in altre biomi (Ryan *et al.*, 1997a).

VI – Produzione primaria netta e allocazione del carbonio

L'ammontare di carbonio che può essere sintetizzato per formare nuovi tessuti, riserve e composti protettivi, è determinato da ciò che rimane dei prodotti fotosintetici dopo aver considerato la respirazione autotrofa ($R_m + R_s$). La ripartizione degli assimilati in vari prodotti e la composizione biochimica di quei prodotti sono influenzati dalla disponibilità relativa di risorse critiche (energia solare, acqua, azoto, CO₂ e temperatura). Da un punto di vista dell'evoluzione, ci si potrebbe aspettare che i prodotti del carbonio sintetizzati dalle piante aumentino le possibilità di sopravvivenza di un singolo albero e della sua progenie. Le specie, tuttavia, differiscono nel loro adattamento e pertanto nel modo in cui il carbonio e altre risorse sono distribuiti. Per esempio, alcune specie di pini producono coni serotini che liberano semi vitali solo dopo un incendio. In contrasto, le sequoie e gli eucalipti reagiscono al fuoco producendo rami epicormici dai loro fusti principali.

A. Dinamiche stagionali dell'assimilazione

Nelle piante perenni e particolarmente negli alberi più longevi, vi è una grande variazione stagionale nella NPP e nella sua distribuzione (Mooney e Chu, 1974). In

generale possiamo ritenere che non avviene nessuna crescita o deposito di carboidrati fino a quando i fabbisogni del metabolismo basale di tutte le cellule viventi non sono prima soddisfatti. Devono essere presenti riserve per coprire i costi di mantenimento durante la notte e gli altri periodi in cui non avviene la fotosintesi. Queste limitazioni chiave sulla distribuzione delle riserve vengono di solito applicate nei modelli di processo studiati per prevedere gli schemi di crescita stagionale (Cannell e Dewar, 1994).

In condizioni climatiche favorevoli gli schemi di distribuzione potrebbero essere assunti come fissi e gli indici di crescita sarebbero proporzionali alle risorse potenziali di carboidrati disponibili. In realtà la crescita degli organi riproduttivi, delle radici e dei germogli è difficilmente in fase. I controlli interni sulla distribuzione sono di natura ormonale, ma riflettono adattamenti evolutivi a influenze atmosferiche, edafiche e biotiche. Al momento, il processo di distribuzione è scarsamente compreso rispetto a quello della fotosintesi, tuttavia è importante perché una variazione del 5% in meno nella distribuzione del carbonio destinata alla produzione delle radichette può determinare un aumento del 30% nella massa fogliare (Cropper e Gholz, 1994).

Sono stati proposti numerosi schemi per un modello di distribuzione del carbonio, come sintetizzato da Cannell e Dewar (1994). Essi ipotizzano che: (1) il prodotto fotosintetico è distribuito dalle sorgenti verso le aree di accumulo (Ford e Kiester, 1990; Luxmoore, 1991; Thornley, 1991); (2) il prodotto fotosintetico viene distribuito in punti dove è presente una scarsità di risorse (Ewel e Gholz, 1991); (3) le piante mantengono un equilibrio funzionale tra la fissazione del carbonio nella parte epigea e la capacità di assorbimento dei nutrienti e dell'acqua da parte delle radici (Davidson, 1969); (4) i carboidrati vengono dispersi proporzionalmente alla loro distanza dal sito di fissazione, i nutrienti e l'acqua vengono distribuiti nell'ordine opposto (Weinstein *et al.*, 1991); (5) il carbonio è distribuito per ottimizzare il guadagno netto di carbonio o la velocità totale di crescita della pianta (Agren e Ingstedt, 1987; Johnson e Thornley, 1987). Le varie ipotesi sulla distribuzione sono collegate tra loro. Comunque, nessuna di queste tratta in modo completo i processi sopra esposti ed alcune sono in conflitto tra loro. Ciò avviene persino all'interno di uno stesso schema (schema 5); il modello di Thornley presuppone che la forza di assorbimento sia controllata dal carbonio e dalle concentrazioni di azoto nel substrato, mentre Agren e Ingstedt (1987) definiscono la forza di assorbimento sulla base dell'intero contenuto di azoto nelle chiome.

Nelle regioni tropicali o desertiche, l'inizio di una stagione umida (o talvolta la fine di una stagione secca) può dare inizio a condizioni favorevoli per la crescita (Borchert, 1973; Reich, 1995). Nelle regioni boreali e temperate, la durata del periodo luminoso e la temperatura sono le variabili di controllo più importanti, in specie differenti che mostrano soglie geneticamente programmate. Giornate più corte o, più precisamente, notti più lunghe provocano la dormienza, mentre giornate più lunghe provocano cambiamenti ormonali che favoriscono la crescita. L'arresto della crescita e la senescenza delle foglie possono anche essere spesso provocate dalla siccità o da

temperature al di sotto del punto di congelamento. L'aumento della temperatura, in zone temperate e boreali, non ha inizio finché le temperature del suolo aumentano di almeno alcuni gradi al di sopra del punto di congelamento. Alcuni modelli empirici prevedono l'apertura delle gemme, l'allungamento e la germogliazione sulla base di valori di temperatura giornaliera cumulata (quantità complessiva di calore) e al di sopra di un certo livello minimo di temperatura (Hari e Hakkinen, 1991; Dougherty *et al.* 1994; Whitehead *et al.* 1994). Altri modelli integrano i valori della temperatura del suolo e dell'aria per prevedere il comportamento fenologico delle foglie e del fusto (Cleary e Waring, 1969).

B. Stima annuale della distribuzione della NNP

E' molto più facile stimare e costruire modelli dei cambiamenti annuali nella distribuzione del carbonio piuttosto che schemi stagionali. La produzione primaria annuale rappresenta tutto il carbonio utilizzato per la produzione di sostanza secca durante un anno, ed è equivalente alla capacità totale di assorbimento attraverso la fotosintesi, meno la perdita dovuta alla respirazione autotrofa. In pratica, la produzione primaria netta (NPP) viene stimata sommando la crescita di tutti i tessuti prodotti in un anno, indipendentemente che il tessuto sia stato consumato dagli erbivori o che sia entrato a far parte della lettiera. L'equazione è quindi:

$$NPP = \Delta_B + D_B + C_B \quad (3.16)$$

Dove Δ_B è il cambiamento nella biomassa in un periodo di un anno, D_B sono i detriti prodotti in un anno e C_B rappresenta il consumo di biomassa da parte degli erbivori in un anno.

Il consumo da parte degli animali è una frazione minima della NPP delle foreste, a meno che non vi sia un attacco di insetti defogliatori. Anche se il 6% delle foglie viene consumato, ciò rappresenta meno del 3% della NPP totale in foreste decidue o sempreverdi. Le stime sul consumo del fogliame vengono ricavate deducendole da un'area di foglie campione, parzialmente consumate, (Reichle *et al.*, 1973) in relazione con fogliame che si è sviluppato regolarmente, o misurando gli escrementi degli insetti nei residui e calcolando il peso del tessuto consumato per produrre quella quantità di escrementi. Gli animali mangiano anche radici e frutti, ma questo consumo viene ignorato nella maggior parte dei calcoli della NPP delle foreste.

Dall'analisi distruttiva degli alberi si possono ottenere informazioni su come la crescita è distribuita. In una particolare zona climatica, lo schema annuale di distribuzione del carbonio alle foglie e al legno del fusto mostra una generalmente una relazione diretta (Fig.3.13), tranne quando vengono prodotte grandi quantità di semi o quando si verificano condizioni atmosferiche insolite (Eis *et al.*, 1965; Predigtzer e Burton, 1991).

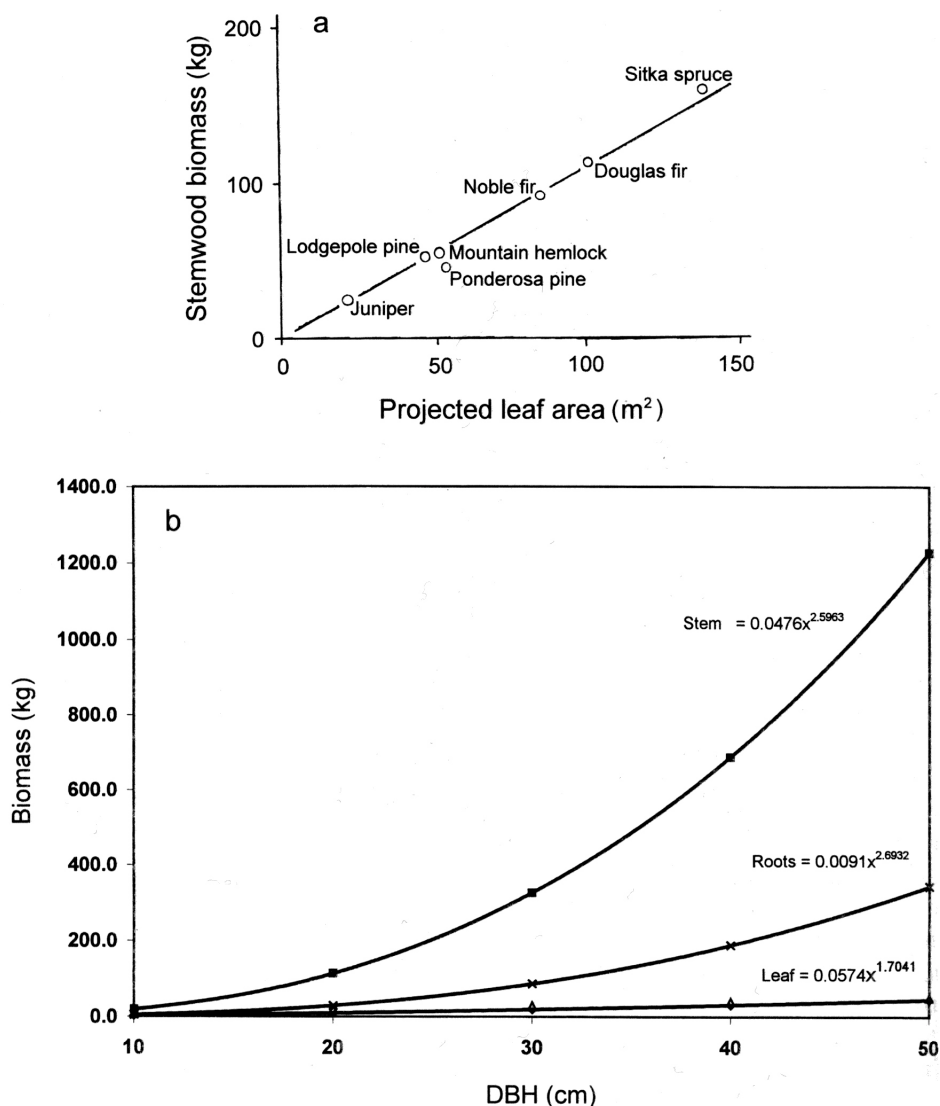


Fig.3.13.(a) Distribuzione delle specie di conifere lungo un gradiente ambientale in Oregon; si evidenzia l'incremento di massa legnosa in relazione all'aumento dell'area fogliare. (b) Relazione allometrica sviluppata per la crescita della duglasia in Oregon.

La produzione viene determinata con misure periodiche del diametro del fusto o estraendo carote di legno e misurando gli incrementi annuali. La produzione del sottobosco viene calcolata separatamente, spesso cercando rapporti di corrispondenza con la copertura, la quale può essere calcolata con maggior precisione usando immagini digitali ottenute dai satelliti (Levine *et al.*, 1994; Law, 1995).

La materia organica del suolo consiste di residui freschi, materiale in parte decomposto e humus. Il totale della materia organica morta in un ecosistema è qualche volta chiamato “detrito”, sebbene noi preferiamo restringere il termine al materiale morto di cui si può ancora riconoscere la fonte. La perdita annuale di foglie, rametti, fiori, frutti e frammenti di corteccia rappresenta la quantità di lettiera epigea di una foresta. La quantità di foglie costituisce tipicamente il 70% della lettiera totale annuale epigea che viene raccolto con trappole a griglia fine (Waring e Schlesinger, 1985). La composizione

e la quantità dei diversi componenti della lettiera variano da un anno all'altro. Durante gli attacchi di insetti la produzione di escrementi può costituire un quantitativo superiore alla produzione annuale di foglie nelle foreste sempreverdi

Le radici con diametro più piccolo (da 0.5 a 5 mm), che sono prodotte nell'anno, di solito muoiono e iniziano a decomporsi (Harris *et al.*, 1975; McGinty, 1976; Persson, 1978). Più piccolo è il diametro di una radice, più breve è il suo periodo di vita (Schoettle e Fahey, 1994). Il valore della produzione di radici fini e il loro ricambio è stato ottenuto confrontando i cambiamenti stagionali nei gruppi di radici vive estratte del suolo. E' necessario un gran numero di campioni per ridurre l'errore nella stima a meno del 10% e una sopravvalutazione è comune (Singh *et al.*, 1984; Kurz e Kimmins, 1987; Schoettle e Fahey, 1994). Misure non distruttive sulla crescita delle radici e sul loro ricambio sono state ottenute analizzando immagini digitali in sequenza, della stessa superficie di suolo, acquisite con videocamere in miniatura inserite in tubi trasparenti (Olsthoorn e Tiktak, 1991; Hendrick e Pregitzer, 1993; Reid e Bowden, 1995).

Il totale del carbonio allocato nelle radici può essere calcolato anche indirettamente attraverso la rispondenza tra la quantità di lettiera prodotta e i flussi di CO₂ al suolo (Raich e Nadelhoffer, 1989, Hanson *et al.*, 1993).

C. Indici di assimilazione

Dalla discussioni sulla distribuzione del carbonio possono essere ricavati diversi indici di distribuzione semplice. Uno di questi è basato sull'idea che si può presumere che le chiome rispondano alla PAR totale assorbita in modo lineare e che il prodotto possa essere messo in relazione direttamente alla APAR in ambienti favorevoli. John Monteith ha proposto per primo questo schema e ha verificato la sua applicabilità su piante coltivate (Monteith, 1977) e su foreste tropicali umide (Monteith, 1972). Ha attribuito il simbolo epsilon (ϵ) alla quantità di sostanza secca, o al suo equivalente di carbonio, prodotta sopra al terreno per unità di PAR assorbita annualmente. L'epsilon per piantagioni o altra vegetazione che cresce in suoli ben irrigati e fertili ha di solito un valore massimo di $\sim 0.7 \text{ g C MJ}^{-1} \text{ APAR}$ (Monteith, 1977; Jones, 1992; Landsberg *et al.*, 1996). Il valore massimo, comunque, è di rado osservabile nelle foreste, a causa delle limitazioni stomatiche associate a condizioni non del tutto ottimali e a causa della crescente frazione di carbonio accumulata nel suolo in ambienti non ottimali. Lungo il transect realizzato in Oregon, Runyon *et al.* (1994) riferiscono che ϵ per la NPP epigea variava da 0.09 a $0.46 \text{ g C MJ}^{-1} \text{ APAR}$. D'altra parte, quando l'Efficienza di Uso della Luce veniva calcolata deducendola da quella frazione di PAR assorbita e quando la fotosintesi era limitata da altre restrizioni ambientali, ϵ si avvicinava ad una costante per la NPP totale (sopra e sotto il terreno) di $\sim 0.65 \text{ g C MJ}^{-1} \text{ APAR}$. La definizione originale di epsilon ($\text{g NPP a MJ}^{-1} \text{ APAR}$) è preziosa nel valutare le limitazioni congiunte che l'ambiente esercita sulla fotosintesi.

Sono anche disponibili altri indici di distribuzione del carbonio. Ad esempio all'interno di una specie piccoli cambiamenti nella distribuzione del carbonio possono avere valore diagnostico. Come si è notato, la crescita del tronco ha una priorità relativamente bassa rispetto alla crescita delle radici. D'altra parte, molti composti secondari, come le sostanze chimiche protettive, sono meno essenziali della crescita diametrica, poiché le foglie nuove richiedono alburno di supporto. L'allocazione di carbonio nel tronco riflette la capacità di assorbimento del carbonio per unità di fogliame.

La crescita annuale del legno per unità di fogliame, chiamata "efficienza di crescita", è un indice generale del vigore dell'albero che può aiutare i forestali ad interpretare i benefici di varie operazioni selvicolturali e ad anticipare le risposte delle foreste e di singoli alberi all'attacco di insetti e agenti patogeni.

L'indice di efficienza della crescita è simile al rapporto del tessuto non fotosintetico prodotto per massa fogliare (Briggs *et al.* 1920; Burger, 1929), ma esprime il fogliame in unità di area piuttosto che di massa. Questa è una distinzione importante perché le relazioni allometriche sono generalmente definite in unità di massa. Se la stessa massa di foglie è distribuita in un'area maggiore può essere intercettata più luce, ma la fotosintesi totale da parte delle chiome può accrescersi oppure no, dipendendo infatti da come l'azoto è distribuito ai pigmenti di clorofilla e agli enzimi rubisco

VII – Modelli per gli ecosistemi forestali

Esistono una ventina di modelli che integrano il carbonio, l'acqua e i cicli degli elementi in simulazioni di comportamento dell'ecosistema. Alcuni modelli come PGEN (Friend, 1995), MAESTRO (Wang e Jarvis, 1990) e MBL/SPA (Williams *et al.*, 1996) forniscono simulazioni dettagliate dell'assorbimento istantaneo della luce della canopy e della fotosintesi ma non sono modelli di ecosistema completi. TREGO (Weinstein e Yanai, 1994) costruisce un modello di crescita degli alberi derivandolo dai valori di bilancio del carbonio e dalle influenze degli stress atmosferici e nutrizionali, ma non include un bilancio dell'acqua né tiene conto dei cambiamenti nel LAI per più decenni né della composizione del bosco.

Quando l'obiettivo è simulare la crescita del bosco, molti modelli incorporano solo quelle variabili che sono importanti localmente nel limitare la produzione della foresta. Per esempio, i modelli TREEDYN3 (Bossel, 1996) e FORGRO (Mohren e Ilvesniemi, 1995) furono sviluppati per foreste europee con limitazione di nutrienti, dove la mancanza d'acqua raramente limitava la crescita. Di conseguenza, questi modelli enfatizzano i cicli degli elementi base del suolo e le limitazioni dei nutrienti e, in larga parte, ignorano la quantità di energia e di acqua disponibile. In modo simile il modello SPM (Cropper e Gholz, 1993) include molti dettagli sulla capacità di assorbimento del carbonio e della sua distribuzione per foreste di pini che crescono solo in aree non sottoposte a siccità. Bonan (1993) enfatizza la quantità disponibile di energia e di acqua nelle sue simulazioni di fotosintesi e produttività nelle foreste boreali. Quest'ultimo tipo

di modello suddivide l'energia in calore sensibile e in calore latente e pertanto risulta collegabile ai modelli di tipo climatico (Bonan, 1995). Le scienze fisiche hanno sviluppato un'intera classe di modelli per descrivere le interazioni tra terreno e atmosfera. La ricerca che studia i modelli climatici tratta l'energia della canopy, l'acqua e lo scambio di carbonio attraverso una serie di equazioni comuni. (Sellers *et al.*, 1996a)

Ovviamente, i modelli che definiscono solo un limitato, anche se dettagliato, numero di variabili possono prevedere accuratamente il comportamento di una ristretta gamma di ecosistemi forestali. Per ampliare le previsioni sono richiesti modelli di ecosistema più generali come GEM (Rastetter *et al.*, 1991).