



# **BIOGEOGRAFIA INSULARE**

PRINCETON  
LANDMARKS  
IN BIOLOGY

THE THEORY OF  
**ISLAND**  
BIOGEOGRAPHY



WITH A NEW PREFACE BY EDWARD O. WILSON

ROBERT H.  
**MACARTHUR**

EDWARD O.  
**WILSON**

TEORIA DELLA  
BIOGEOGRAFIA INSULARE

MacArthur & Wilson  
1967

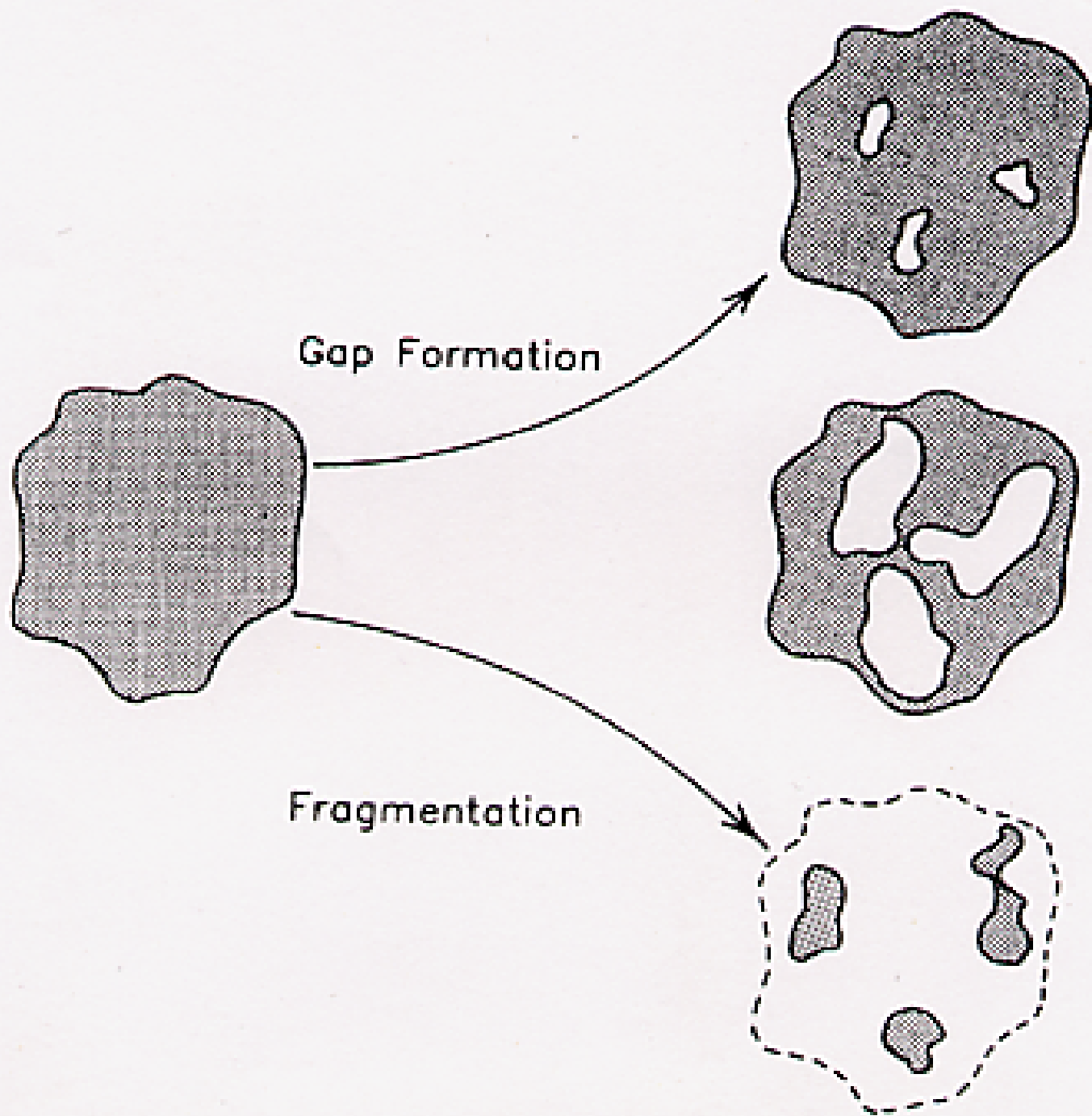
# ISOLE OCEANICHE



Green Island (Pacific Ocean, Queensland, Australia)

# ISOLE DI HABITAT













Incremento dell'effetto margine  
(**frammentazione**)

→ Diminuzione delle specie interne  
→ Aumento delle specie ecotonali

Riduzione dell'habitat disponibile

→ Riduzione del numero di individui nelle popolazioni

Aumento della distanza tra i frammenti  
(**isolamento**)

→ Caduta della popolazione al di sotto del punto di equilibrio tra selezione naturale e deriva genetica con conseguente effetto "corrosivo" di questa ultima  
→ Diminuzione del numero di specie presenti nell'area

Aumento della resistenza ecologica della matrice

→ Riduzione della possibilità di migrazione degli individui tra i frammenti

Deterioramento qualitativo del frammento

→ Semplificazione strutturale e funzionale dei sistemi ecologici





**AUMENTO DELLA RESISTENZA ECOLOGICA DELLA MATRICE:**

Riduzione della possibilità di spostamento (migrazione) degli individui tra i frammenti



**DETERIORAMENTO QUALITATIVO DEL FRAMMENTO:  
semplificazione strutturale e funzionale degli sistemi ecologici**



Isolamento

**MacArthur & Wilson,  
1967**

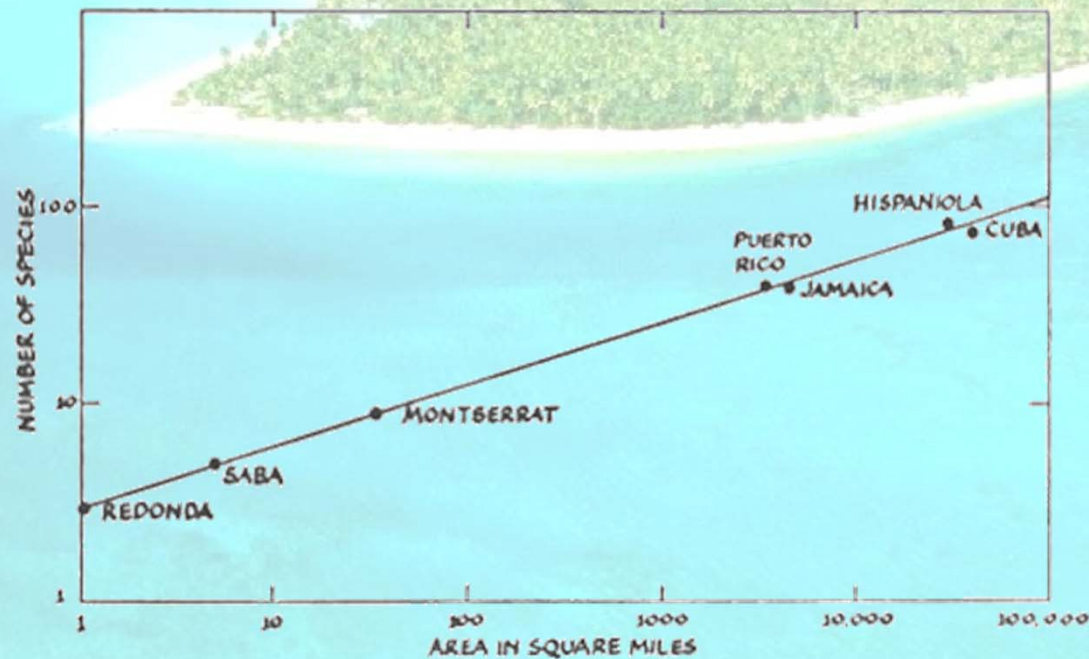
Frammentazione

**Levins,  
1969**

## Relazione tra area e numero di specie

Esiste una relazione tra area e numero di specie presenti.  
Tale relazione è espressa matematicamente dalla funzione:

$$S = cA^z$$



Dove:

S = numero di specie

A = Area

c, z = costanti

FIGURE 2. The area-species curve of the West Indian herpetofauna (amphibians plus reptiles).

## **Teoria della biogeografia insulare (MacArthur & Wilson, 1967)**

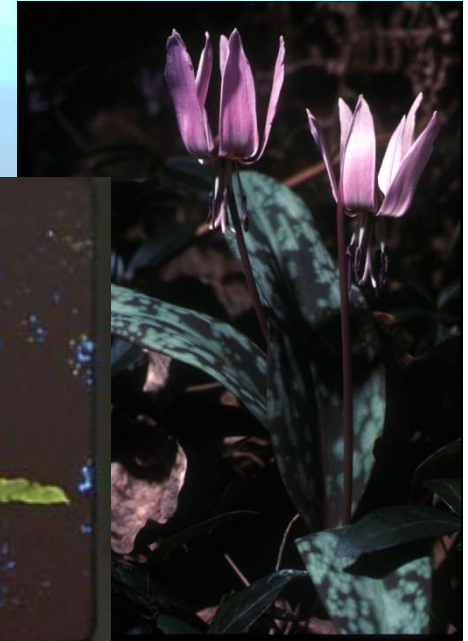
Il numero di specie  
presenti su un isola è  
inversamente  
proporzionale alla sua  
distanza dal continente e  
direttamente proporzionale  
alla sua estensione

Oltre che alle isole, la  
teoria è applicabile anche  
ai frammenti di habitat  
naturale dispersi  
all'interno di una matrice  
antropizzata



# RICCHEZZA DI SPECIE

È il numero complessivo di specie reperibili in un determinato sito o area

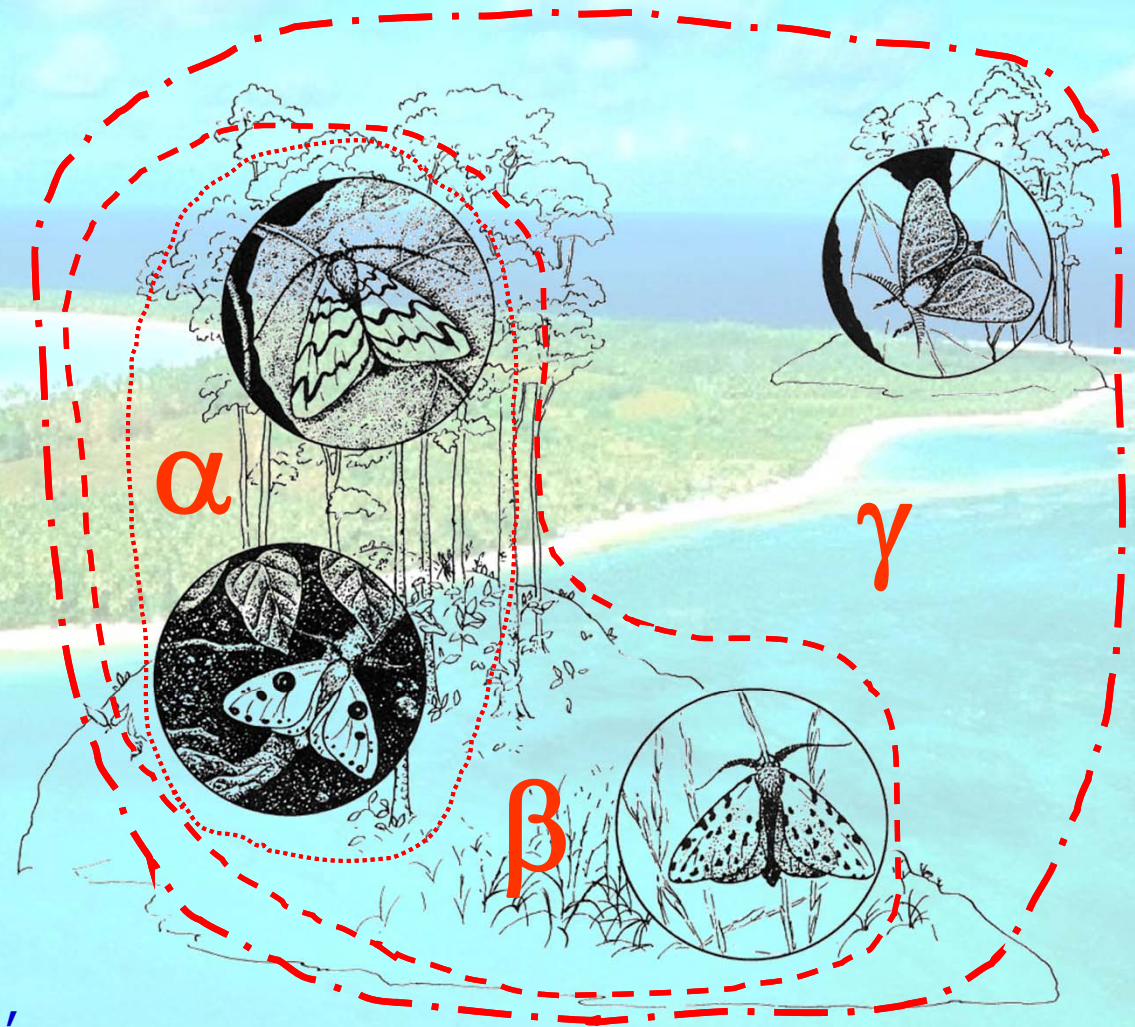


## COMPONENTI DELLA RICCHEZZA DI SPECIE

**Ricchezza  $\alpha$ :**  
all'interno di un habitat  
o area omogenea

**Ricchezza  $\beta$ :**  
in un gruppo di habitat,  
cioè lungo un gradiente  
di habitat

**Ricchezza  $\gamma$ :**  
ricchezza a scala geografica,  
cioè lungo un gradiente di  
paesaggio



Whittaker (1960) described three scales at which diversity occurred: alpha, beta, gamma – A, B, C in Greek. Alpha diversity is the diversity that exists within a habitat. In this figure two hypothetical moth species, spotted moths and banded moths, illustrate alpha diversity by coexisting in the same forest, living at different heights within the forest. A third species, speckled moths, illustrates beta diversity (among habitats diversity) by occurring in a nearby field. Finally, if you imagine spotted, banded, and speckled moths living on one island, and a fourth species, gray moths, living a thousand kilometers away on another island, this would represent gamma diversity, or geographic scale diversity.

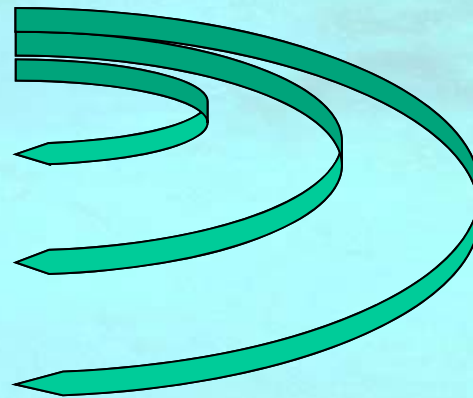


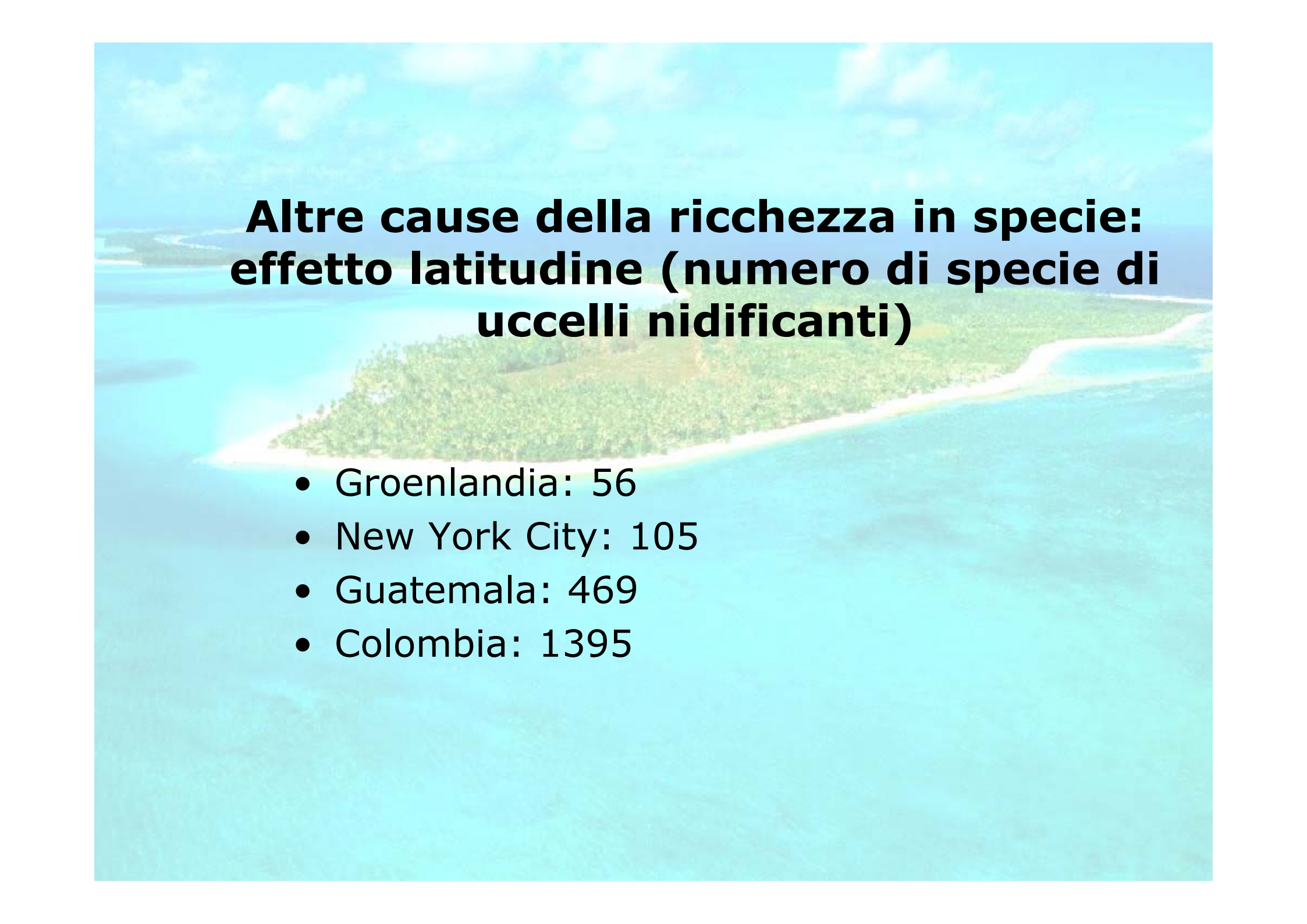
# Perché varia la ricchezza di specie?

Sono molti i fattori che regolano il numero di specie: questi stessi fattori fanno sì che aree diverse si abbiano ricchezze di specie molto differenti

Tra questi fattori ci sono:

1. La latitudine e l'altitudine...
2. La complessità strutturale...
3. La produttività.....
4. La stabilità.....
5. **L'insularità.....**

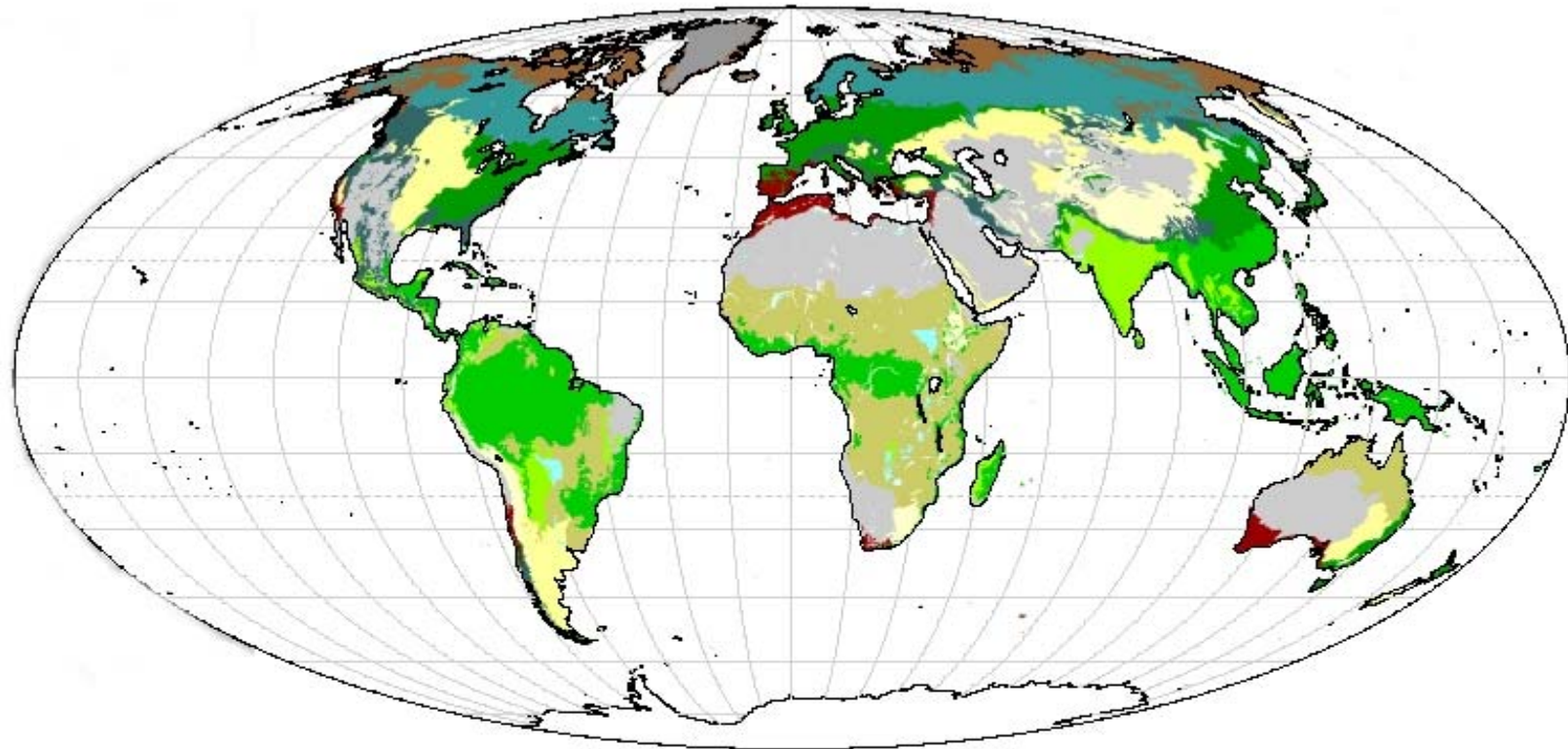




**Altre cause della ricchezza in specie:  
effetto latitudine (numero di specie di  
uccelli nidificanti)**

- Groenlandia: 56
- New York City: 105
- Guatemala: 469
- Colombia: 1395

# Altre cause della ricchezza in specie: latitudine e altitudine



- |   |   |
|---|---|
|  Tundra                                      |  Flooded grassland                               |
|  Boreal forest and taiga                     |  Montane grassland                               |
|  Temperate/tropical coniferous forest        |  Temperate grass & shrubland, savanna            |
|  Temperate broadleaf & mixed forest          |  Tropical/subtropical grass & shrubland, savanna |
|  Tropical/subtropical moist broadleaf forest |  Mediterranean scrub & woodland                  |
|  Tropical/subtropical dry broadleaf forest   |  Desert and xeric shrubland                      |
|  Mangroves                                   |  Snow or ice                                     |

## **Altre cause della ricchezza in specie: complessità strutturale**

Alcuni ecosistemi contengono un grande numero di nicchie che consentono l'insediamento di un enorme numero di specie:



La foresta pluviale



La barriera corallina

**La barriera corallina copre meno dell'1% della superficie terrestre, ma ospita un terzo delle specie di pesci**

## **Altre cause della ricchezza in specie:**

### **La stabilità dell'habitat**

Alcuni ecosistemi sono molto stabili nel tempo: in essi le specie si accumulano mentre le estinzioni sono limitate

Il fondo degli oceani e alcune foreste tropicali sono un buon esempio di questo fenomeno



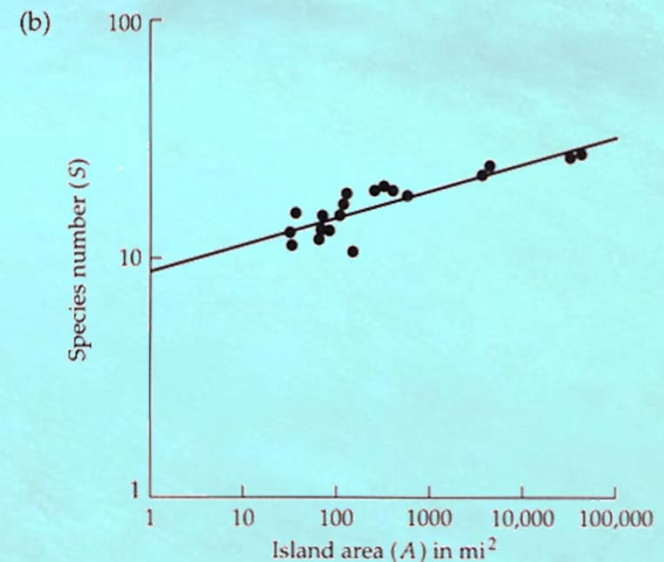
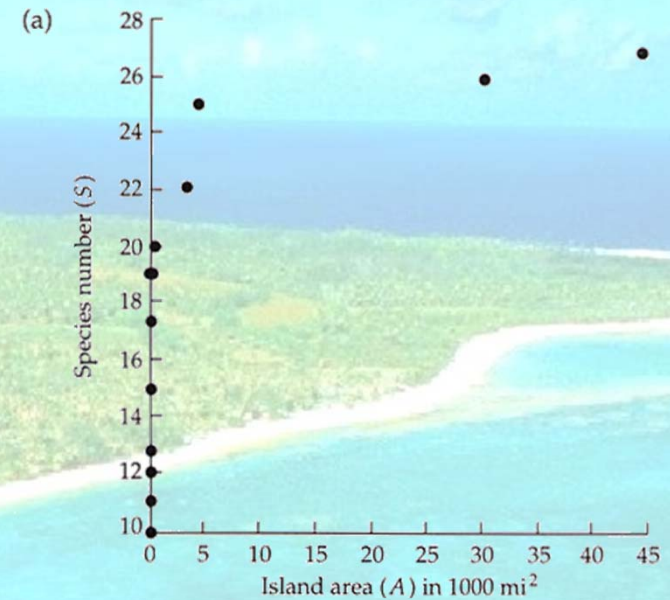
# Altre cause della ricchezza in specie: la produttività

- La relazione tra **produttività** e **ricchezza** di specie è complessa
- In alcuni ecosistemi, come le foreste tropicali, esiste una relazione diretta tra ricchezza e produttività
- In altri, come gli estuari o alcuni deserti la relazione può essere inversa:
  - (a) estuari: alta produttività e basso numero di specie;
  - (b) deserti: bassa produttività e alto numero di specie.



# TEORIA DELLA BIOGEOGRAFIA INSULARE: LA RELAZIONE SPECIE-AREA

Le grandi isole ospitano un maggior numero di specie rispetto a quelle di dimensioni ridotte



Le grandi isole ospitano un maggior numero di specie rispetto a quelle di dimensioni ridotte



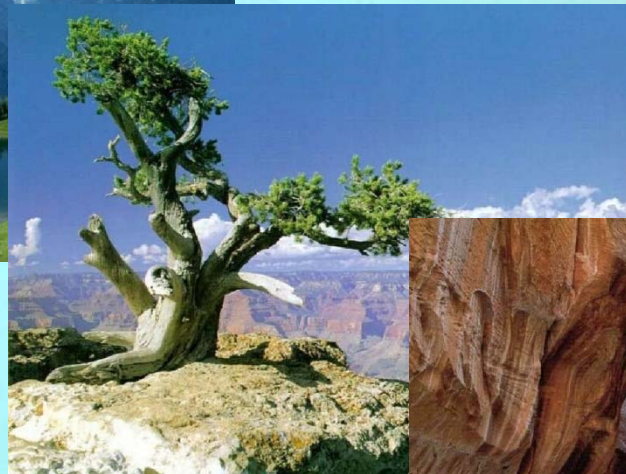
← Isole oceaniche



← Piccoli bacini lacustri



Massicci rocciosi remoti →



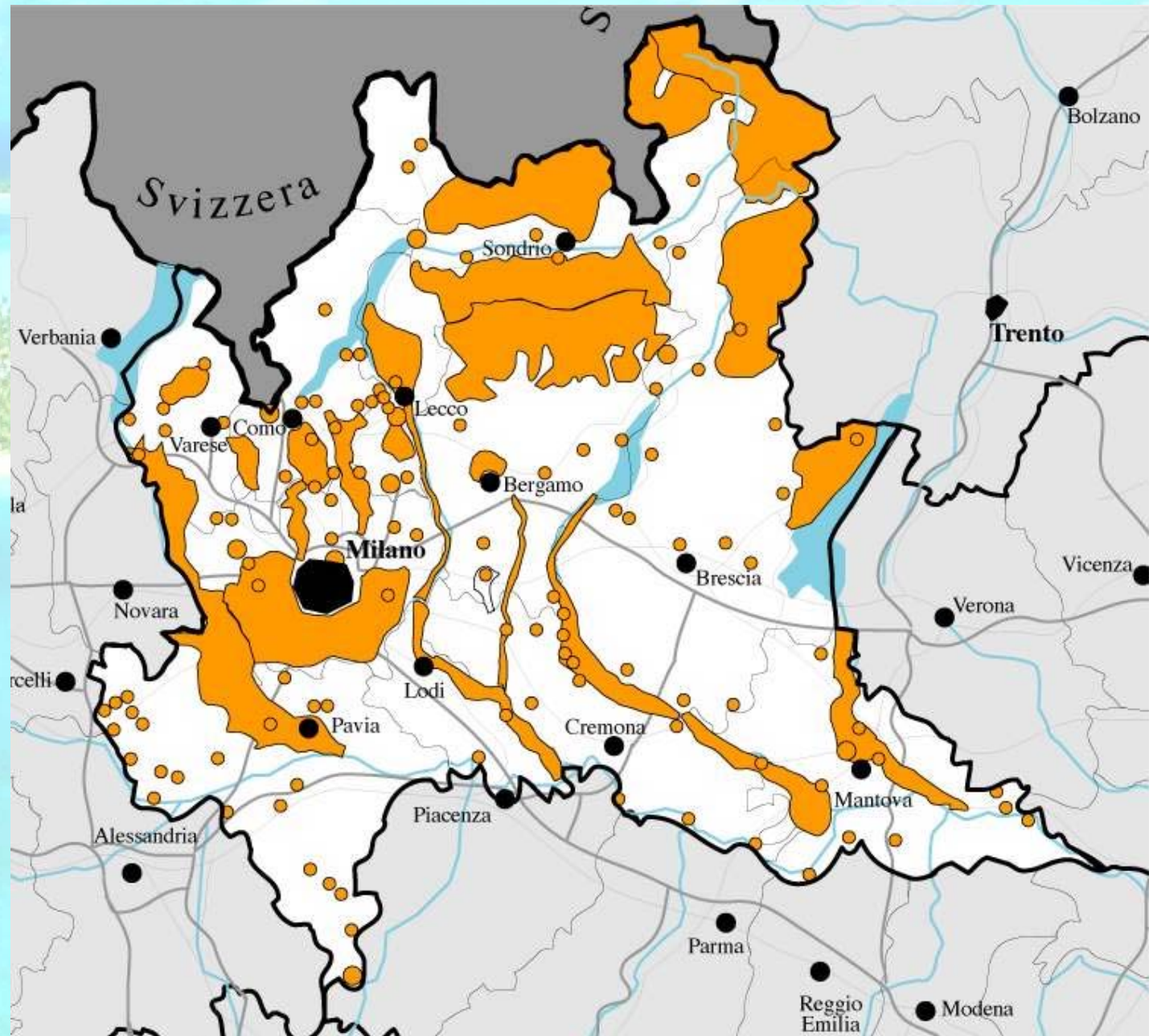
Piccoli corsi d'acqua →





# Parchi come "isole"

Il sistema di  
aree  
protette  
della  
Regione  
Lombardia



Le grandi isole ospitano un maggior numero di specie rispetto a quelle di dimensioni ridotte

$$S = cA^z$$

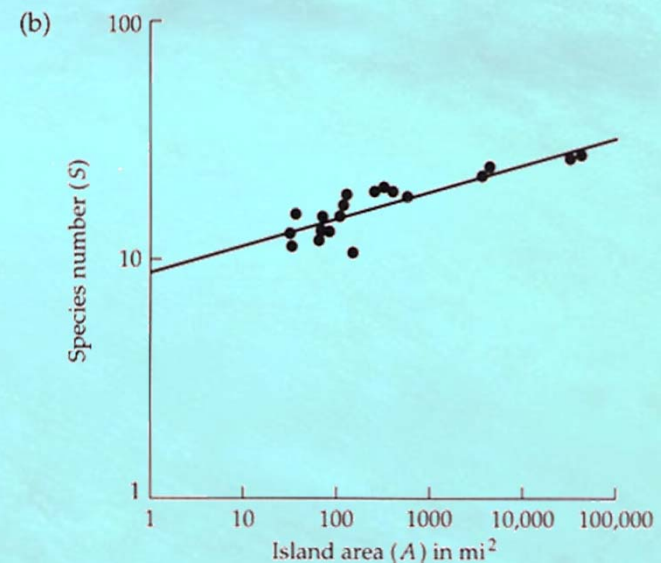
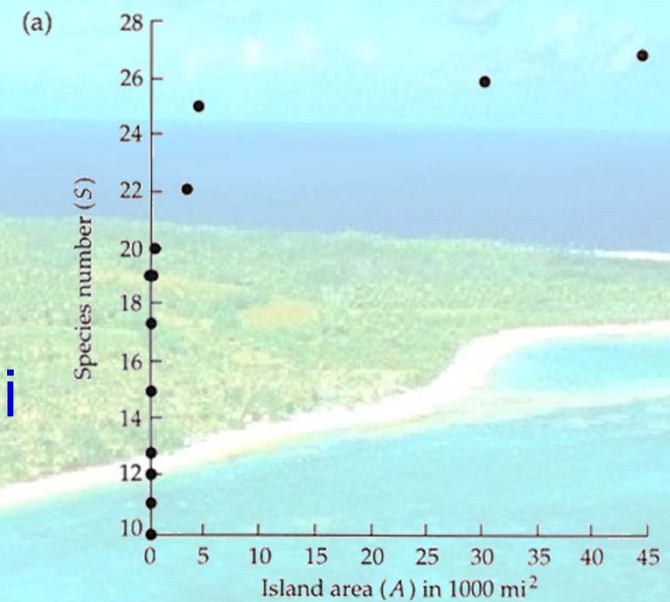
Dove:

**S** è la ricchezza in specie;

**c** è una costante che dipende sia dal gruppo tassonomico considerato sia dall'area geografica;

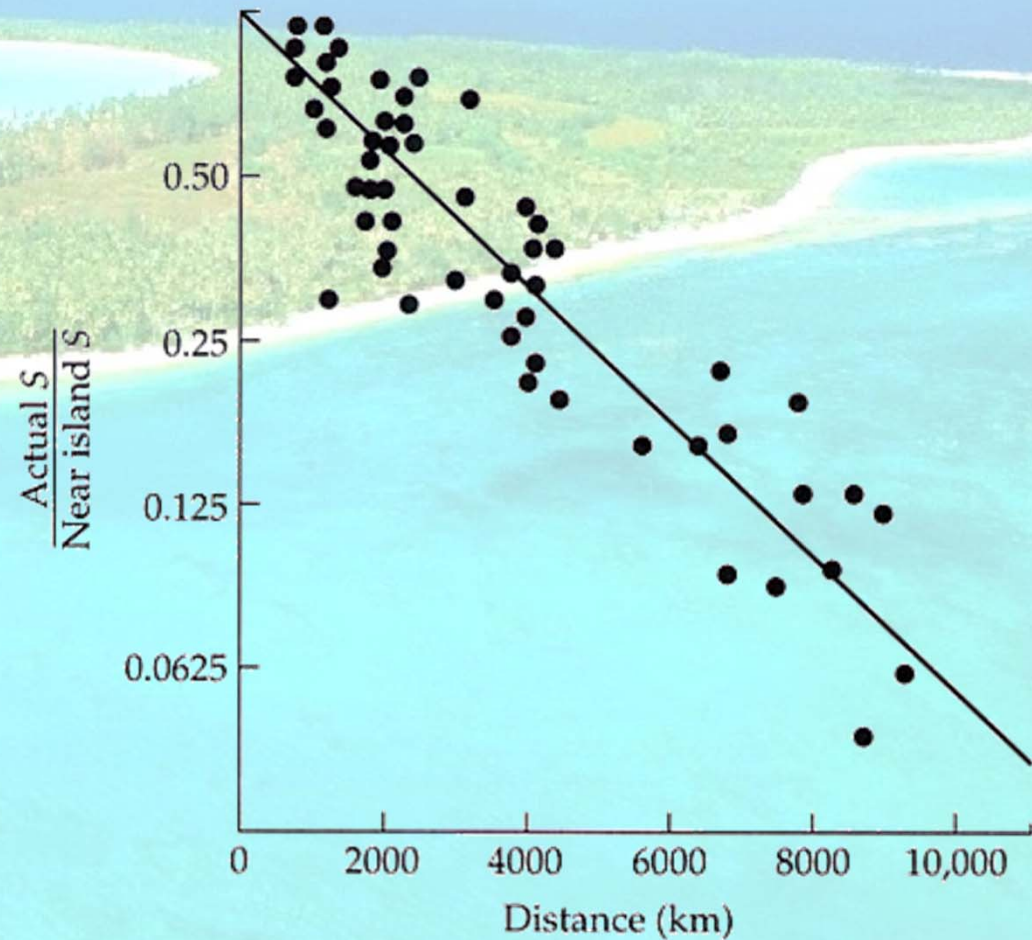
**A** è la superficie dell'isola

**z** è una costante che dipende dal gruppo tassonomico considerato



La **dimensione** non è l'unico fattore che determina la ricchezza in specie nelle isole.

Anche la **distanza** dal continente gioca un ruolo fondamentale (distanza dall'area sorgente)

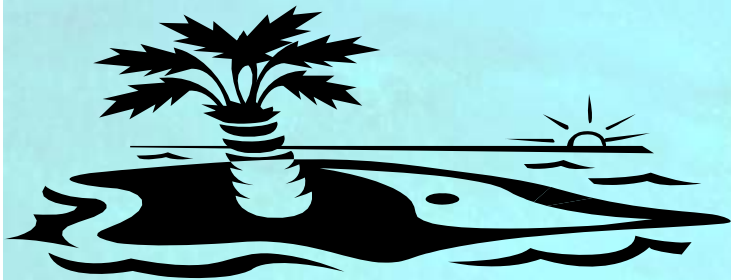


La spiegazione più semplice circa la causa che determina una maggior ricchezza in specie su isole di grandi dimensioni rispetto a quelle più piccole

è che

su isole grandi vi sia un numero superiore di ambienti rispetto a quelli che si possono avere su isole meno estese.

In effetti, specie che vivono esclusivamente all'interno di un determinato habitat possono colonizzare isole che dispongono di tale habitat!!!



+ habitat

- habitat





## THE EQUILIBRIUM MODEL OF ISLAND BIOGEOGRAPHY (MacArthur & Wilson, 1967)

L'assunto basilare di questo modello è che il numero di specie presenti su un'isola rappresenta un **equilibrio** tra periodiche **immigrazioni** di nuove specie e **estinzioni** di specie locali.

→ Quando *tasso di immigrazione* (colonizzazione) e *tasso di estinzione* sono uguali il numero di specie raggiunge un equilibrio.



## **THE EQUILIBRIUM MODEL OF ISLAND BIOGEOGRAPHY (MacArthur & Wilson, 1967)**

Il “modello di equilibrio” o “modello di MacArthur-Wilson” prevede che vi sia un’area sorgente (continente) che sia in grado di fornire l’apporto di specie alle isole (colonizzazione).

Esso assume inoltre che tutte le specie abbiano la stessa capacità di colonizzazione e possibilità di estinzione.

## THE EQUILIBRIUM MODEL OF ISLAND BIOGEOGRAPHY (MacArthur & Wilson, 1967)

Secondo il "modello di equilibrio" si può definire:

$\lambda_s$ : il tasso di immigrazione, cioè il numero di specie che colonizzano l'isola per unità di tempo.

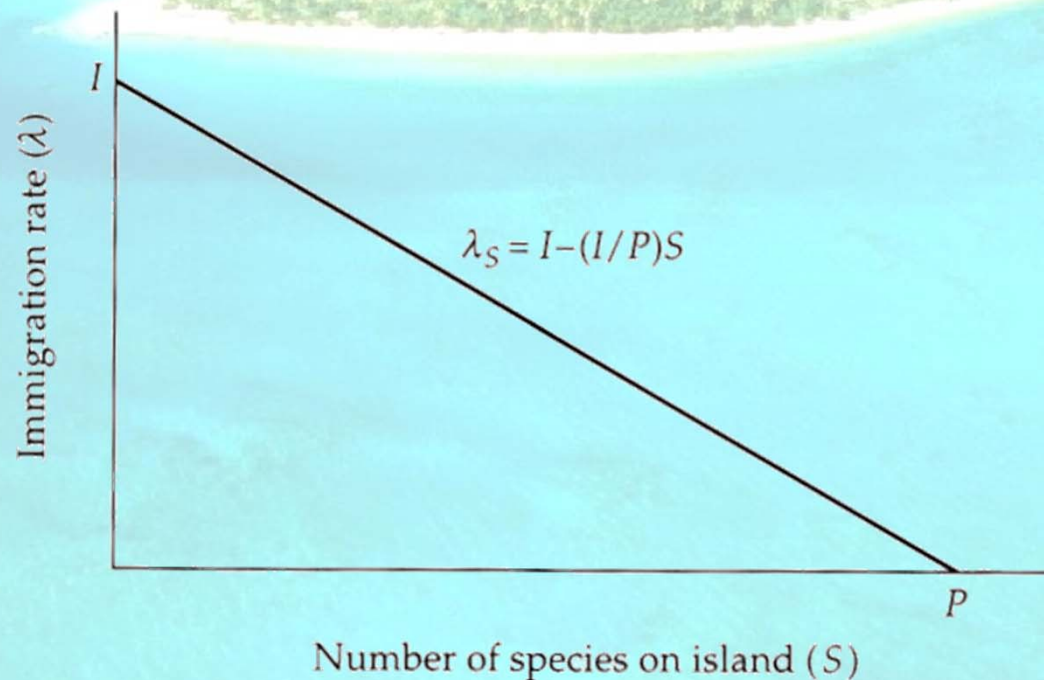
$\mu_s$ : il tasso di estinzione, cioè il numero di specie, già presenti sull'isola, che si estinguono per unità di tempo.

Il tasso di variazione nel numero di specie sull'isola (**dS/dt**) è dato dalla differenza tra il tasso di immigrazione/colonizzazione e il tasso di estinzione.

$$\frac{dS}{dt} = \lambda_s - \mu_s$$

## TASSO DI IMMIGRAZIONE $\lambda_s$

Il **tasso massimo di immigrazione (I)** si ha quando l'isola è deserta (**S=0**), e diminuisce nel corso che le specie colonizzano l'isola.



Questo avviene in quanto, maggiore è il numero di specie già presenti sull'isola (**S**), minore sarà il numero di nuove specie che a queste potranno aggiungersi.

Infatti, quando tutte le specie del continente (**P**) avranno raggiunto l'isola, nessuna nuova specie sarà disponibile per la colonizzazione (**S=P**).



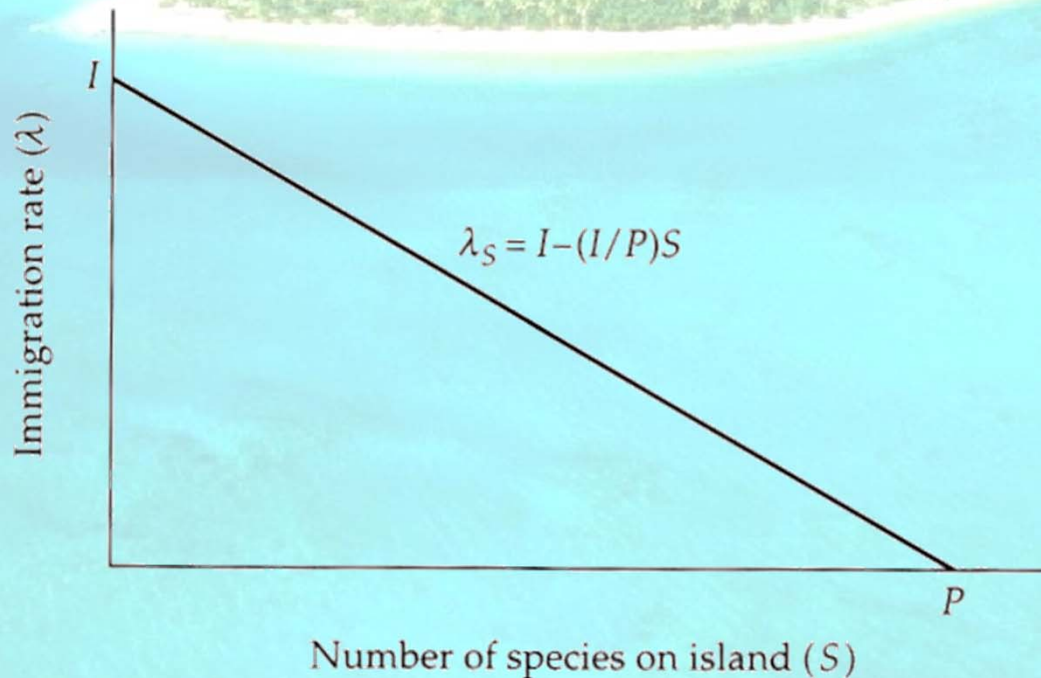
## TASSO DI IMMIGRAZIONE $\lambda_s$

Data l'equazione della retta  $y = a + bx$ ,  
essendo  $a$  l'intercetta e  $b$  la pendenza,  
Nel nostro caso sarà che:

$a \rightarrow I$ ;  $b \rightarrow -(I/P)$ ;  $x \rightarrow S$

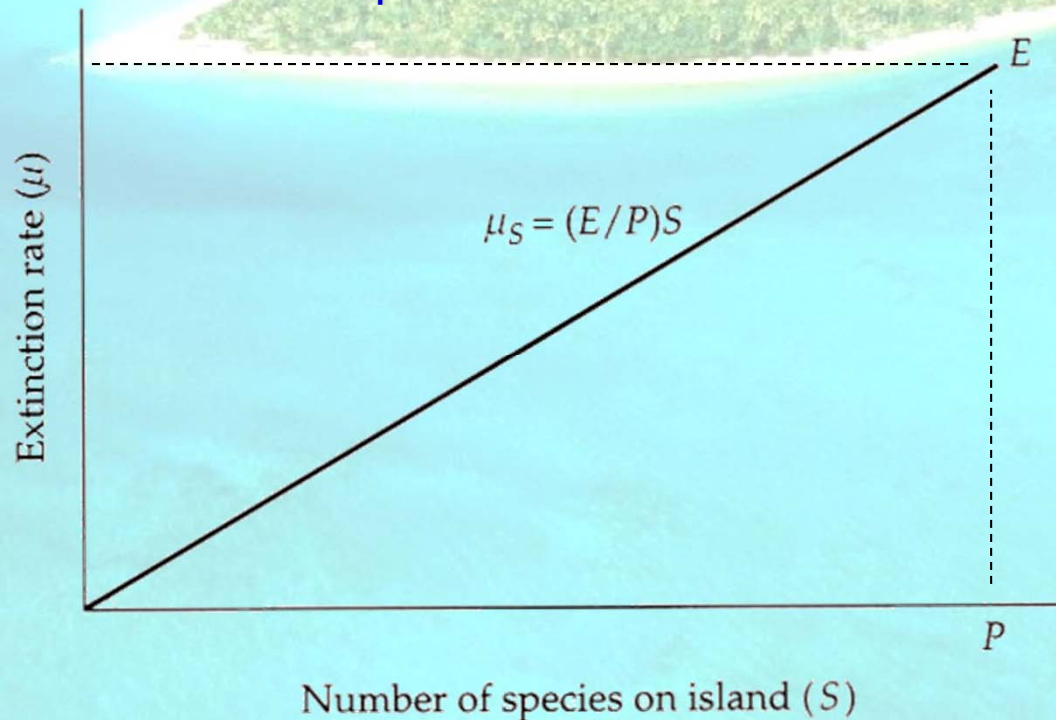
Quindi, il tasso di  
immigrazione può  
essere calcolato come:

$$\lambda_s = I - \left(\frac{I}{P}\right)S$$



## TASSO DI ESTINZIONE $\mu_s$

Il **tasso massimo di estinzione (E)** si ha quando tutte le specie del continente (**P**) saranno presenti sull'isola (**S=P**); infatti esso cresce man mano che l'isola si arricchisce in specie.



Questo avviene in quanto, avendo tutte le specie una propria possibilità di estinzione costante, il tasso di estinzione aumenterà con l'aumentare del numero di specie.

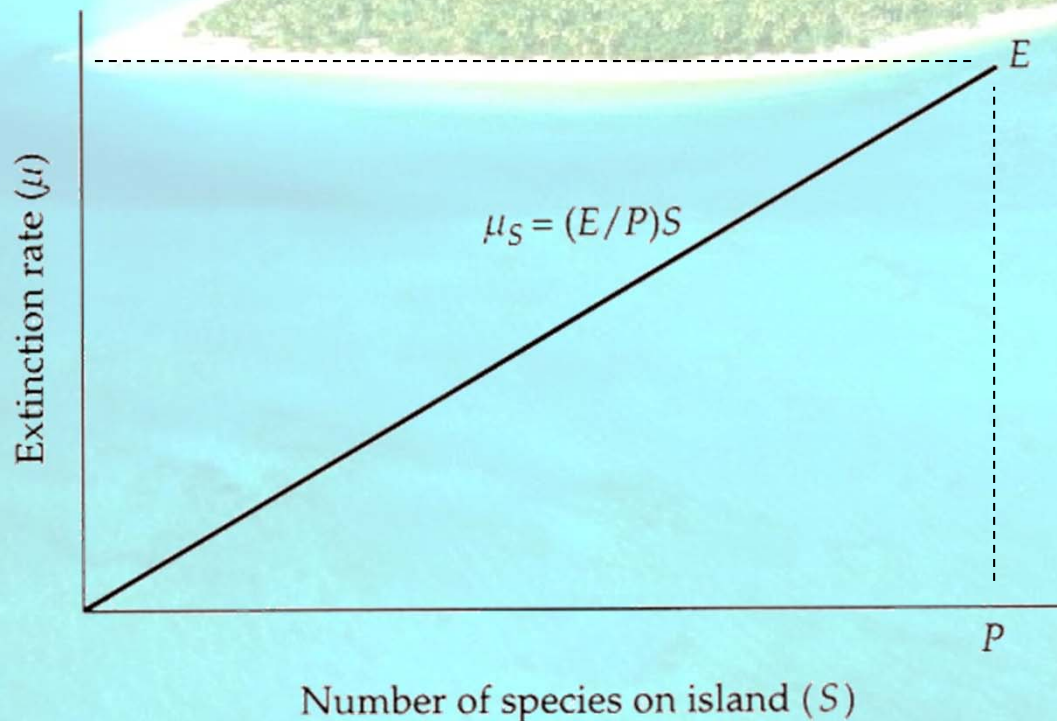
Quando nessuna specie sarà invece presente sull'isola (**S=0**), allora è intuitivo che il tasso di estinzione sarà uguale a zero.

## TASSO DI ESTINZIONE $\mu_s$

Anche il tasso di estinzione si esprime per mezzo di una funzione retta, con intercetta pari a zero e massimo pari a **E**, in corrispondenza di **S=P**

Quindi, il tasso di estinzione può essere calcolato come:

$$\mu_s = \left(\frac{E}{P}\right)S$$



## NUMERO DI SPECIE ALL'EQUILIBRIO $\hat{S}$

Sostituendo nella formula:

→

$$\frac{dS}{dt} = \lambda_s - \mu_s$$

le equazioni del tasso di immigrazione/colonizzazione:

→

$$\lambda_s = I - \left(\frac{I}{P}\right)S$$

e quello di estinzione:

→

$$\mu_s = \left(\frac{E}{P}\right)S$$

si ottiene:

→

$$\frac{dS}{dt} = I - \left(\frac{I}{P}\right)S - \left(\frac{E}{P}\right)S$$

All'equilibrio si avrà  $dS/dt=0$ , e quindi:

→

$$S\left(\frac{I+E}{P}\right) = I$$

e il numero di specie presenti sull'isola all'equilibrio  $\hat{S}$  sarà:

→

$$\hat{S} = \frac{IP}{I+E}$$

## NUMERO DI SPECIE ALL'EQUILIBRIO $\hat{S}$

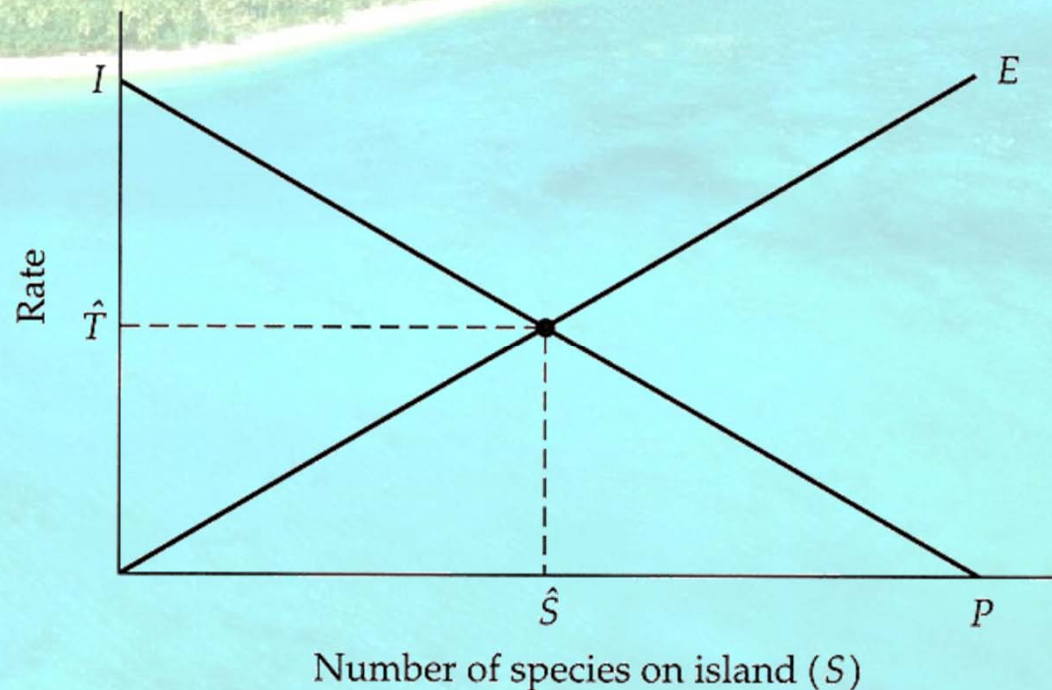
Il numero di specie all'equilibrio ( $\hat{S}$ )

$$\hat{S} = \frac{IP}{I + E}$$

dipenderà quindi dalla dimensione del pool di specie presenti sul continente (**P**), dal massimo tasso di immigrazione (**I**) e dal massimo tasso di estinzione (**E**).

Graficamente

l'equilibrio lo si vede raggiunto nel punto di intersezione delle rette relative a tasso di immigrazione e tasso di estinzione, cioè quando tasso di immigrazione e tasso di estinzione si eguagliano ( $\lambda_s = \mu_s$ )



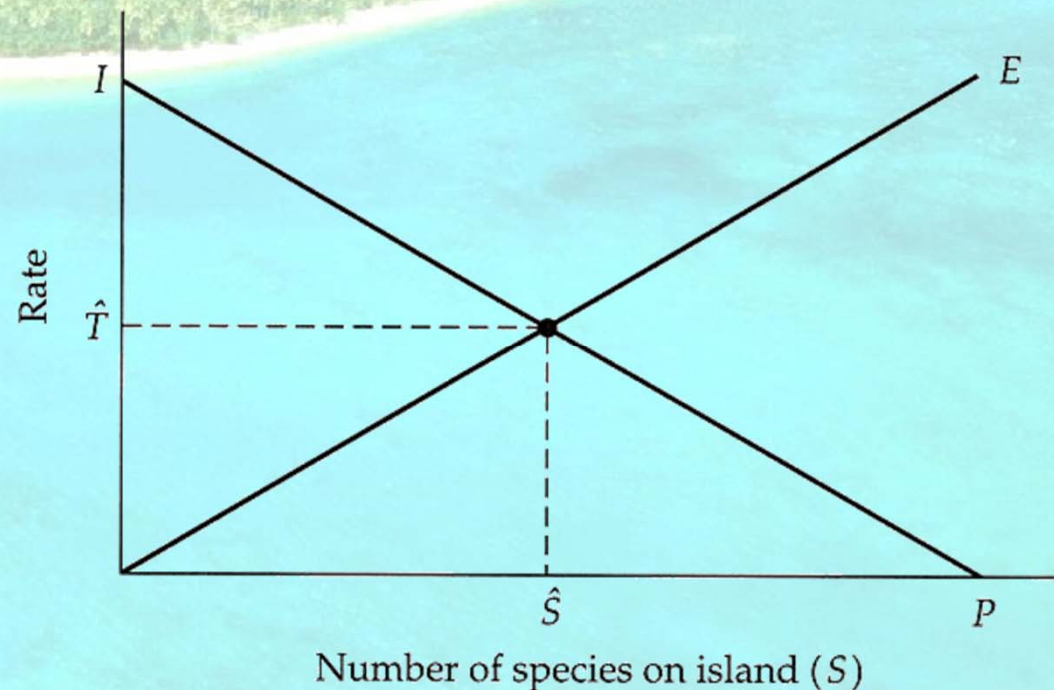
## NUMERO DI SPECIE ALL'EQUILIBRIO $\hat{S}$ e TURNOVER $T$

Il numero di specie all'equilibrio ( $\hat{S}$ )

$$\hat{S} = \frac{IP}{I + E}$$

sarà incrementato da alti tassi di immigrazione (**I**) e da aree sorgente con un numero elevato di specie (**P**); per contro sarà abbassato da elevati tassi di estinzione (**E**).

La situazione di equilibrio è inoltre caratterizzata da un turnover (**T**). Esso rappresenta il numero di specie che colonizzano e si estinguono per unità di tempo all'equilibrio.



## NUMERO DI SPECIE ALL'EQUILIBRIO $\hat{S}$ e TURNOVER $\hat{T}$

Utilizzando le proprietà geometriche si può affermare che:

$$\frac{\hat{T}}{\hat{S}} = \frac{E}{P}$$

$$\hat{T}P = \hat{S}E$$

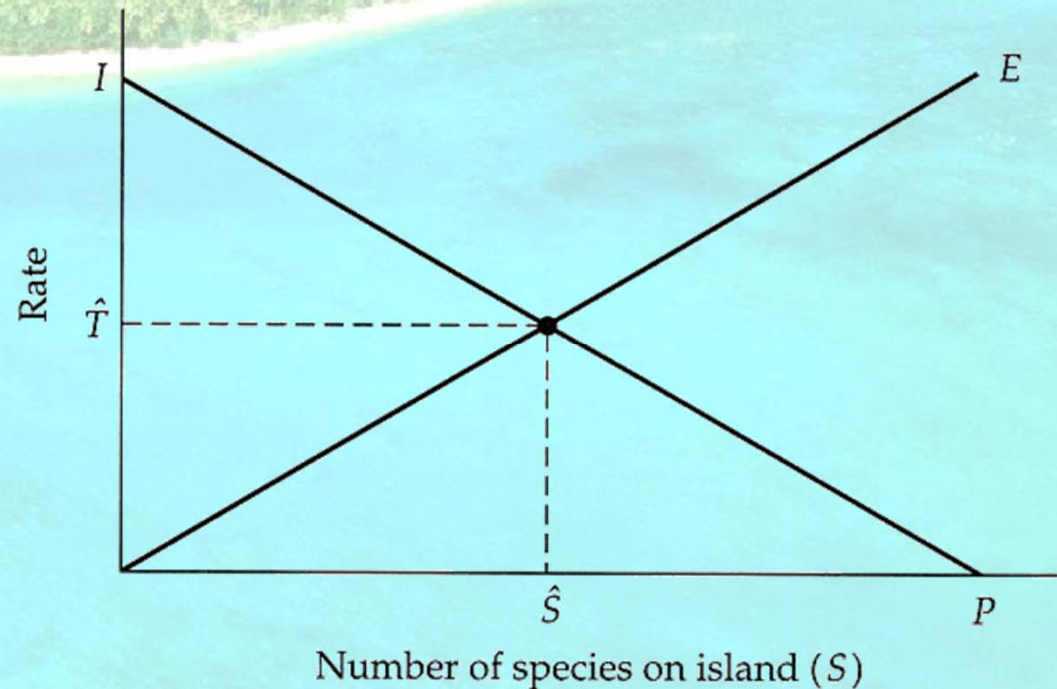
quindi, sostituendo nella formula:

$$\hat{S} = \frac{IP}{I+E}$$

si ottiene:

$$\hat{T} = \frac{\left(\frac{IP}{I+E}\right)E}{P}$$

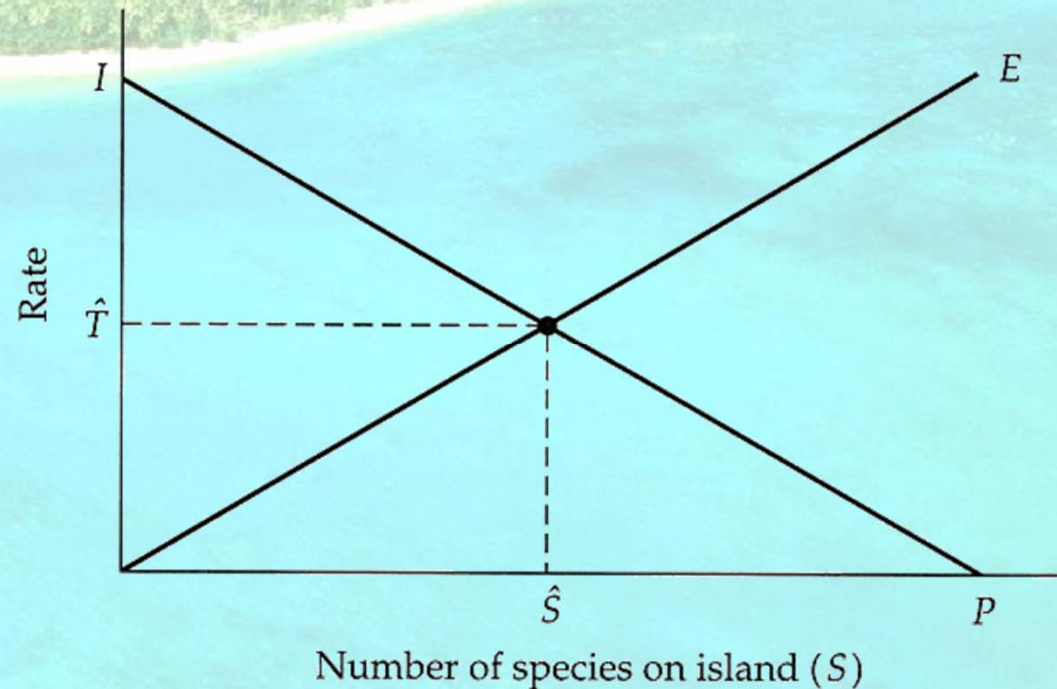
$$\hat{T} = \frac{IE}{I+E}$$



## NUMERO DI SPECIE ALL'EQUILIBRIO $\hat{S}$ e TURNOVER $\hat{T}$

Il tasso di turnover dipende quindi dal tasso di immigrazione (**I**) e da quello di estinzione (**E**), ma non dal numero di specie dell'area sorgente (**P**), diversamente da quanto avviene per il numero di specie all'equilibrio ( $\hat{S}$ ).

$$\hat{T} = \frac{IE}{I+E}$$





## NUMERO DI SPECIE e SUPERFICIE DELL'ISOLA

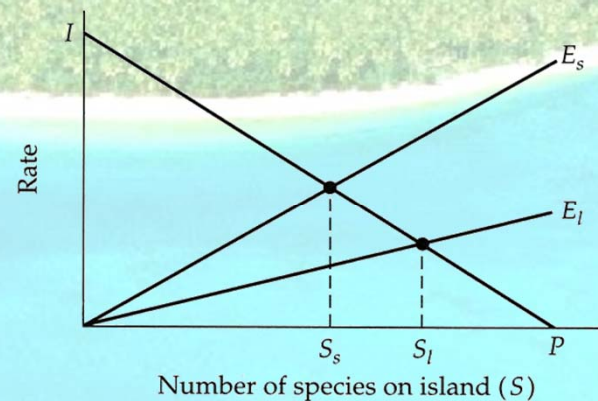
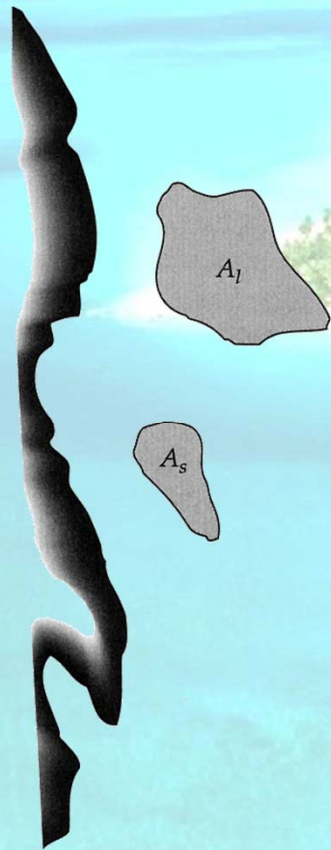
Dopo aver spiegato il "modello di equilibrio" ci si può chiedere:

Che relazione esiste tra il numero di specie su un'isola e la sua dimensione?

Per fare ciò dobbiamo incorporare due nuove assunzioni nel modello, relative alla demografia delle specie colonizzatrici:

- 1) la dimensione della popolazione di ciascuna delle specie colonizzatrici è proporzionale all'area dell'isola;
- 2) la probabilità di estinzione diminuisce con la dimensione della popolazione.

## NUMERO DI SPECIE e SUPERFICIE DELL'ISOLA



$A_l$  e  $A_s$  differiscono soltanto per dimensione, ma non per diversità di habitat e distanza dal continente.

→ Hanno quindi lo stesso tasso di immigrazione ( $I$ ).

→ Differiscono invece per tasso di estinzione ( $E_l < E_s$ ), poiché le dimensioni delle popolazioni sono differenti (sono maggiori le popolazioni sull'isola più grande).

→ Sull'isola più grande il numero di specie all'equilibrio sarà così maggiore ( $S_l > S_s$ ), mentre il turnover minore ( $T_l < T_s$ ).

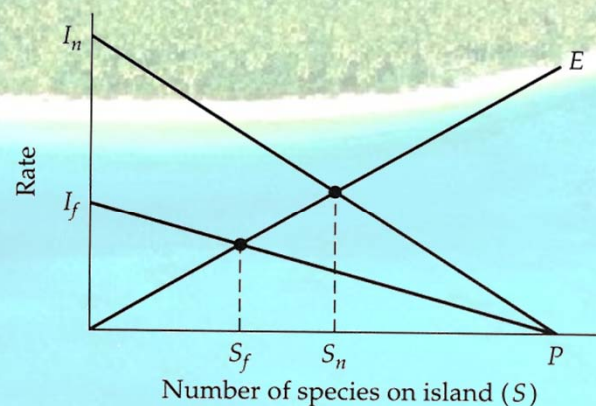
## NUMERO DI SPECIE e DISTANZA DAL CONTINENTE

$A_n$  e  $A_f$  differiscono soltanto per distanza dal continente, ma non per dimensione e diversità di habitat.

→ Differiscono quindi per tasso di immigrazione ( $I_n > I_f$ ), poiché le isole più vicine al continente sono più prossime alla sorgente.

→ Hanno però lo stesso tasso di estinzione ( $E$ ), poiché hanno la medesima superficie.

→ Sull'isola più vicina il numero di specie all'equilibrio e il turnover saranno così maggiori ( $S_n > S_f$ ;  $T_n > T_f$ ).



## NUMERO DI SPECIE e DISTANZA DAL CONTINENTE

La ricchezza in specie su un'isola, secondo il "modello di equilibrio", è quindi determinata dalla "geometria dell'isola":

- la sua **superficie** influenza il **tasso di estinzione** e
- la sua **distanza dal continente** definisce il **tasso di immigrazione/colonizzazione**.

## ASSUNZIONI DEL MODELLO

- 1) Un'isola può potenzialmente essere colonizzata da un gruppo (P) di specie presenti sul continente (area sorgente) che possiedono le stesse probabilità di colonizzazione ed estinzione.
- 2) La probabilità di colonizzazione è inversamente proporzionale all'isolamento o distanza dall'area sorgente (continente).
- 3) La dimensione di una popolazione di un data specie è proporzionale all'area dell'isola.
- 4) La probabilità di estinzione di una popolazione è inversamente proporzionale alla sua dimensione.
- 5) Colonizzazione ed estinzione delle popolazioni locali sono indipendenti dalla composizione in specie dell'isola.

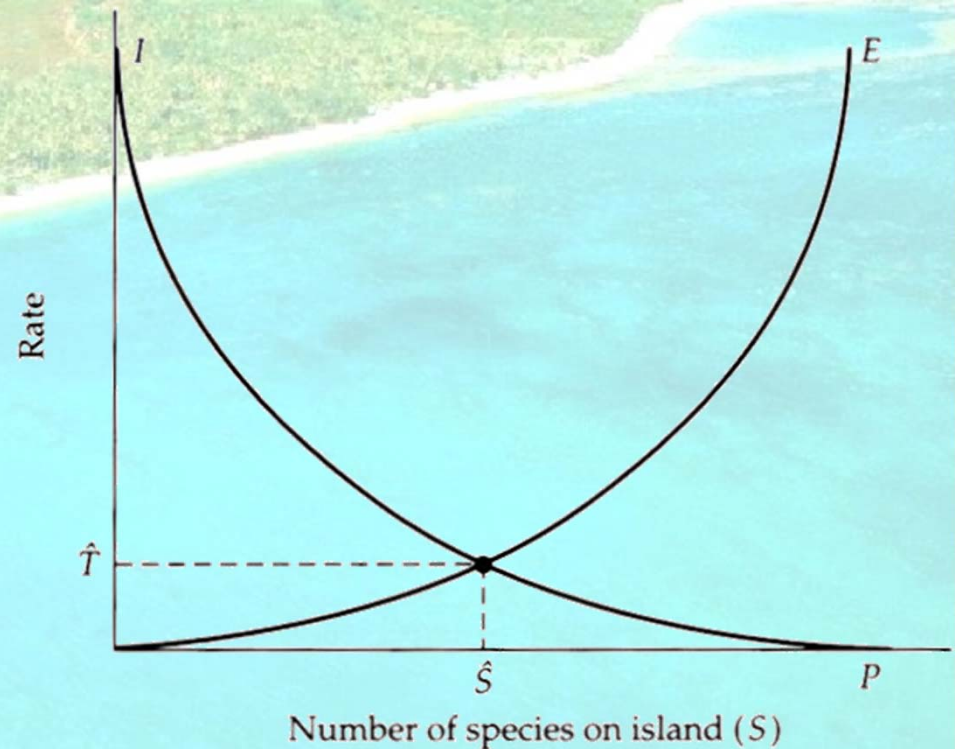
# THE EQUILIBRIUM MODEL OF ISLAND BIOGEOGRAPHY (MacArthur & Wilson, 1967)

## variante con funzioni non-lineari dei tassi di immigrazione ed estinzione

Realisticamente si può assumere che la capacità di colonizzazione possa variare a seconda delle specie. In questo modo la funzione di immigrazione non sarà più di tipo lineare.

Infatti, quelle specie che possiedono una migliore capacità di dispersione arriveranno prima sull'isola, mentre quelle con minore abilità dispersiva arriveranno sull'isola più tardi. Con una capacità dispersione differenziale, la curva di colonizzazione sarà di tipo esponenziale.

Altrettanto realisticamente si può asserire che la competizione interspecifica possa far crescere il tasso di estinzione con l'aumento del numero di specie. In questo modo la curva relativa al tasso di estinzione crescerà esponenzialmente all'aumentare del numero di specie.



# THE EQUILIBRIUM MODEL OF ISLAND BIOGEOGRAPHY (MacArthur & Wilson, 1967) varianti con effetto soccorso ed effetto bersaglio

Il modello di MW indica l'effetto di area e distanza su estinzione e immigrazione. Tuttavia, ciò viene esplicitato per mezzo di due specifici meccanismi:

- l'effetto dell'area sull'estinzione e
- l'effetto della distanza sull'immigrazione

Questa variante spiega invece:

- l'effetto della distanza sull'estinzione ("effetto soccorso") e
- l'effetto dell'area sull'immigrazione ("effetto bersaglio")

	Area	Distance
Immigration	Target effect	MW
Extinction	MW	Rescue effect

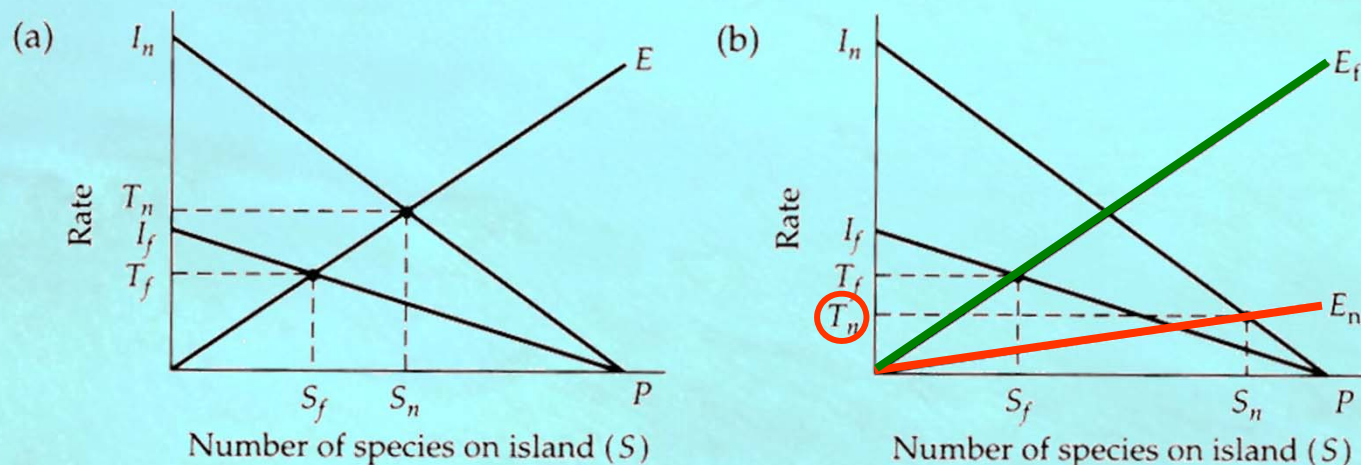
# THE EQUILIBRIUM MODEL OF ISLAND BIOGEOGRAPHY (MacArthur & Wilson, 1967) variante con effetto soccorso

## Effetto della distanza sull'estinzione

Nelle *metapopolazioni* l'effetto soccorso è stato definito come la riduzione della probabilità di estinzione all'aumentare del numero di parcelle occupate.

Secondo la *biogeografia insulare*, invece, l'effetto soccorso può essere definito come la riduzione del tasso di estinzione per le isole vicine rispetto a quelle lontane.

L'assunto base secondo cui isole più grandi hanno un maggior numero di specie rimane invariato. Tuttavia, il modello originale di MW prevede un turnover più basso in isole più lontane in quanto ricevono meno immigranti. Per contro, l'effetto soccorso può generare un turnover più elevato in isole più lontane in seguito a un tasso di estinzione più alto.



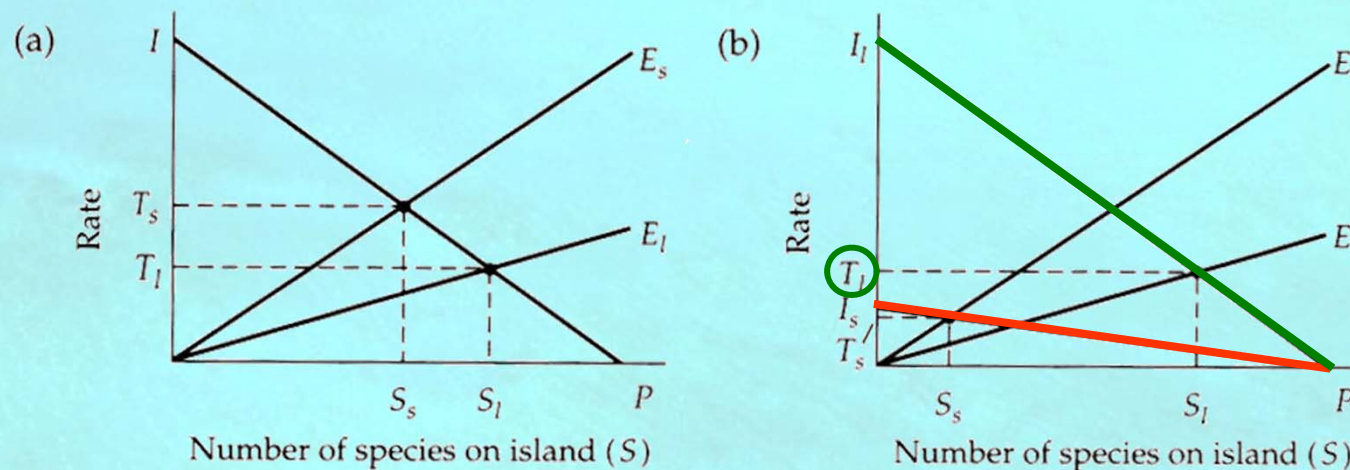



# THE EQUILIBRIUM MODEL OF ISLAND BIOGEOGRAPHY (MacArthur & Wilson, 1967) variante con effetto bersaglio

## Effetto dell'area sull'immigrazione

La dimensione dell'isola potrebbe influenzare il tasso di immigrazione, e isole di maggiori dimensioni potrebbero intercettare un maggior numero di individui migranti. In questo modo il tasso di immigrazione è più elevato per le isole di grandi dimensioni.

L'effetto bersaglio produce un turnover più elevato in isole grandi rispetto a quello più piccole.



An aerial photograph of a tropical island. The island is covered in dense green vegetation, likely palm trees, and is surrounded by a white sandy beach. The water is a vibrant turquoise color, transitioning to a deeper blue further out. The sky is bright blue with scattered white clouds. The text is overlaid on the upper left portion of the image.

## Effetti della riduzione e insularizzazione della fauna sugli habitat naturali

- Iniziale affollamento delle isole di habitat residuo
- Generale riduzione numerica delle popolazioni
- Riduzione marcata delle popolazioni di specie interne
- Collasso delle popolazioni con estinzioni locali

# Modelli di specie vulnerabili

Alcune specie sono più sensibili di altre ai disturbi provocati dall'uomo:



1. Specie con areale molto ristretto
2. Specie di grande taglia
3. Specie con ampi territori e *home range*
4. Specie poco mobili o che con bassa capacità di dispersione
5. Specie con forti fluttuazioni numeriche (dipendenti da fattori biotici o abiotici)
6. Specie a nicchia ecologica ristretta
7. Specie dipendenti da risorse sparse
8. Specie "interne"
9. Specie tipiche di ambienti stabili
10. Specie adattate a vivere in grandi aggregazioni
11. Specie oggetto di caccia o di raccolta
12. Specie chiave
13. Specie naturalmente rare
14. Specie a strategia K

## Specie rare

- ✓ Specie che occupano pochi habitat specializzati
- ✓ Specie con popolazioni di piccole dimensioni/bassa densità
- ✓ Specie che occupano un areale ristretto
- ✓ Varie combinazioni di queste caratteristiche



## Specie K-selezionate e r-selezionate

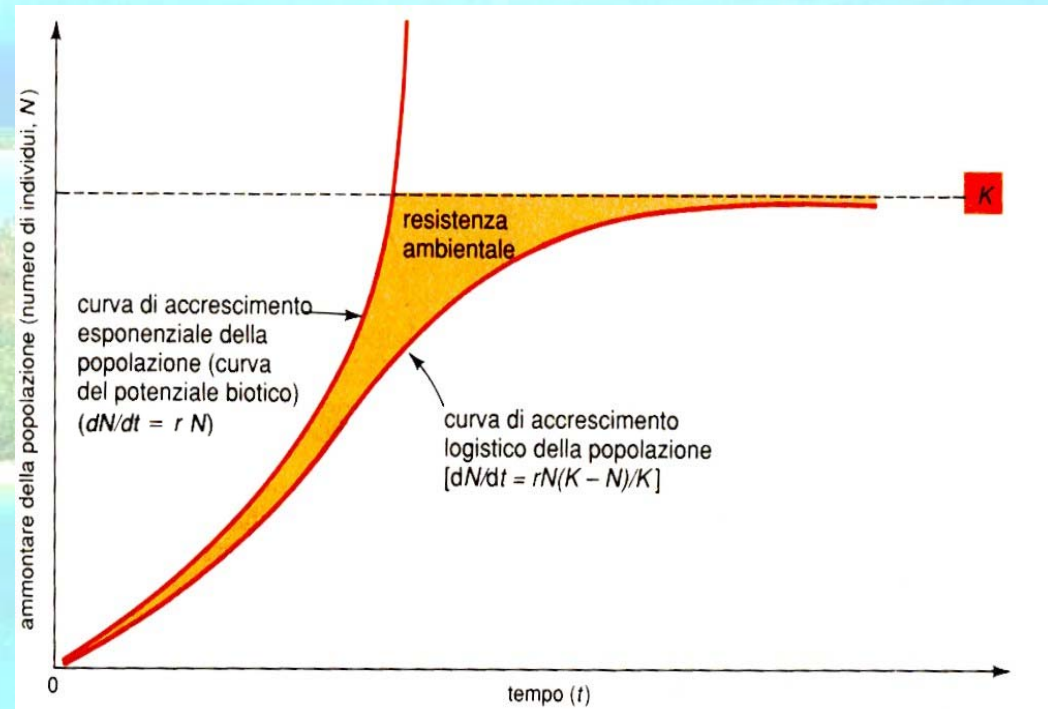
$$\frac{dN}{dt} = rN \left( K - \frac{N}{K} \right)$$

N: dimensione della popolazione

t: tempo

r: velocità di crescita della popolazione

K: massimo valore di N



Si possono quindi avere due casi limite: specie che dipendono solo dalla velocità di crescita  $r$ , oppure specie che dipendono dal valore di  $K$



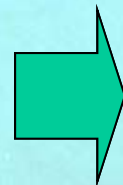


Aumento della connettività in  
paesaggi frammentati



Corridoi ecologici diffusi  
(aumento della permeabilità  
della matrice)

Corridoi ecologici lineari



# RETE ECOLOGICA TERRITORIALE

