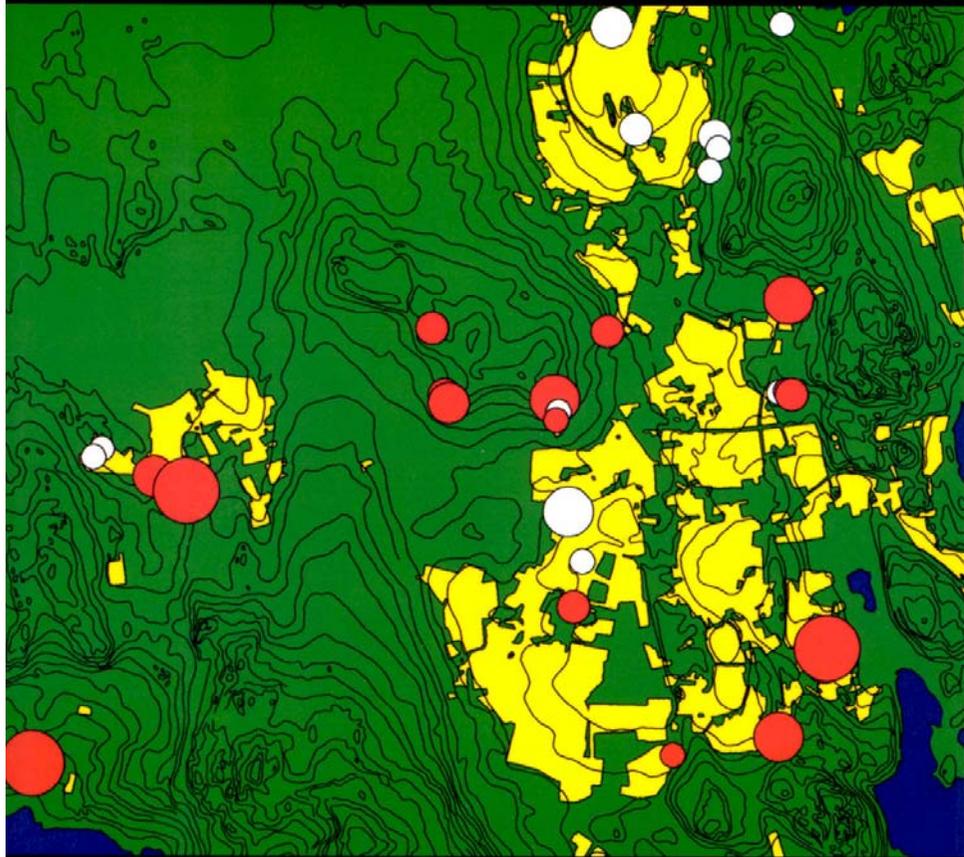


An aerial photograph showing a complex, patchwork landscape. The terrain is divided into numerous irregularly shaped fields and plots, some of which are green, some brown, and some dark green, suggesting different land uses or vegetation types. There are several small clusters of buildings, likely villages or farmsteads, scattered throughout the landscape. The overall appearance is that of a rural, agricultural region with a high degree of land fragmentation.

BIOLOGIA DELLE METAPOPOLAZIONI

METAPOPULATION BIOLOGY

Ecology, Genetics, and Evolution



Edited by
Ilkka A. Hanski • Michael E. Gilpin

BIOLOGIA DELLE METAPOPOLAZIONI

Levins, 1969

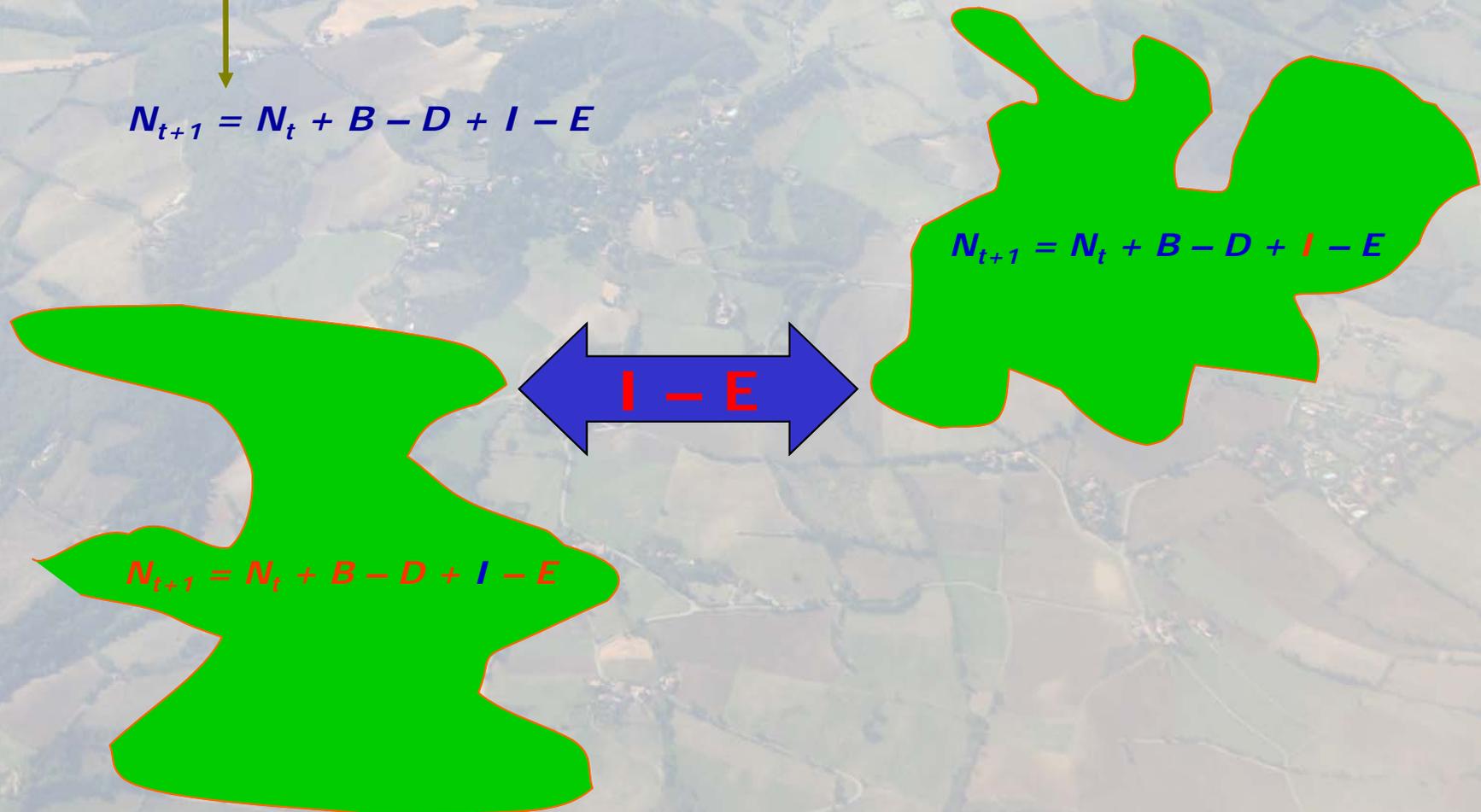
Hanski & Gilpin,
1991, 1997

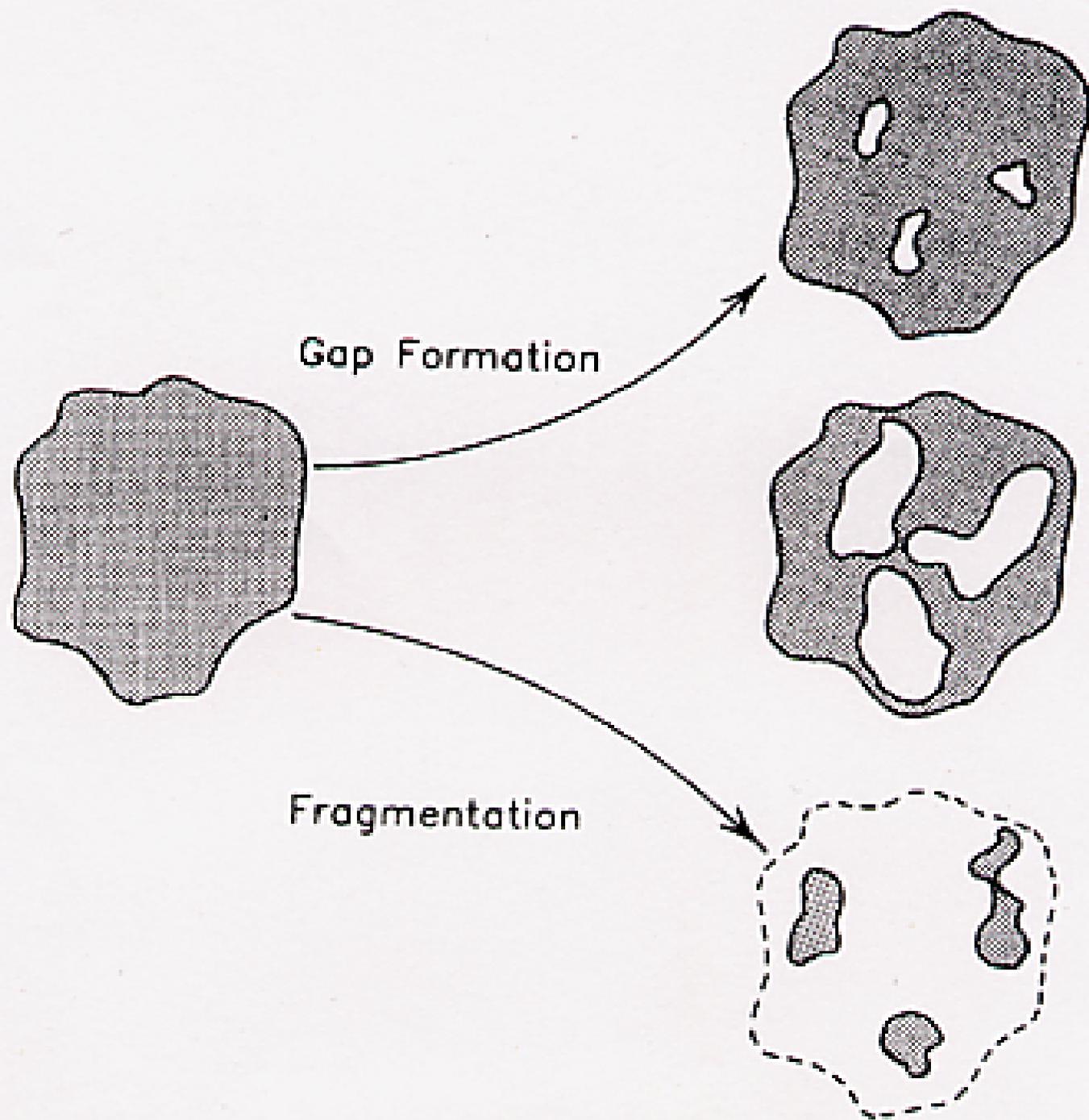
POPOLAZIONI IN PAESAGGI FRAMMENTATI

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

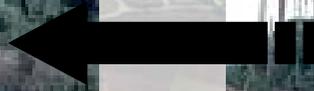


$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$













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

POPOLAZIONI FRAMMENTATE

Disturbi naturali in una foresta vergine, producono una **trama eterogenea**, con una grana dipendente dal tipo di disturbo che si è verificato:

disturbi di ampia portata (es. incendi) danno luogo a una grana grossa,

disturbi di portata minore (es. caduta di un singolo albero colpito da un fulmine) danno luogo a una grana fine.

Ne consegue che anche in un habitat strettamente naturale, quale una foresta matura disetanea, si ha spesso **distribuzione di molte specie a macchia di leopardo, cioè con popolazioni frammentate** (metapopolazioni).

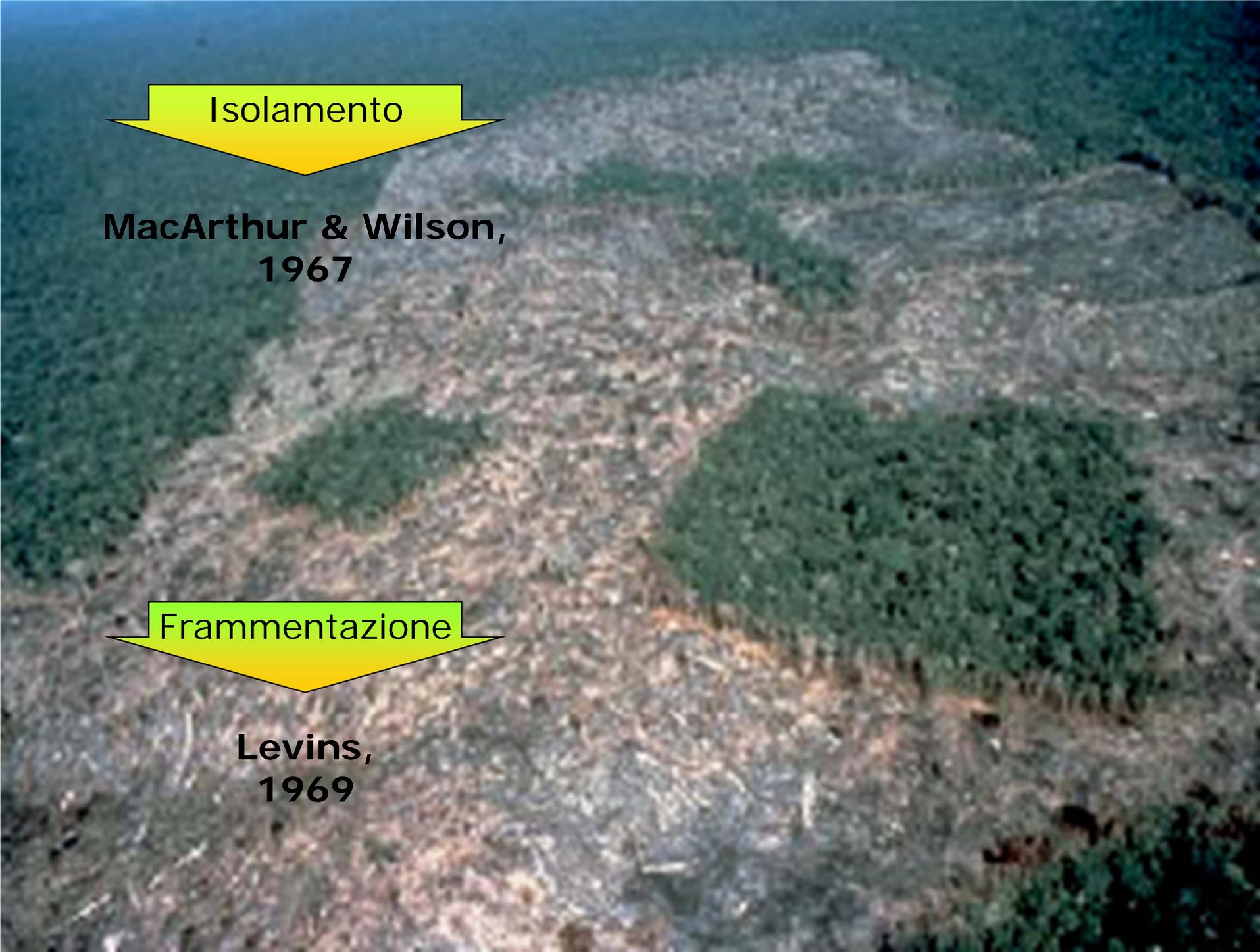
TUTTAVIA vi sono importanti differenze tra un paesaggio naturale composito ed uno frammentato dall'uomo:

PAESAGGIO NATURALE: ha una **ricca struttura interna**;

PAESAGGIO ARTIFICIALE: ha **frammenti ecologicamente molto semplificati** (campi di mais, infrastrutture, edifici, etc.).

PAESAGGIO NATURALE: il **contrasto** tra frammenti adiacenti (e quindi l'effetto margine) è **minore**;

PAESAGGIO ARTIFICIALE: alcuni frammenti dei paesaggi antropizzati (strade, industrie inquinanti etc.) costituiscono non solo un **ambiente inadatto** ma addirittura un **problema per le dinamiche di popolazione** di molte specie.



Isolamento

MacArthur & Wilson,
1967

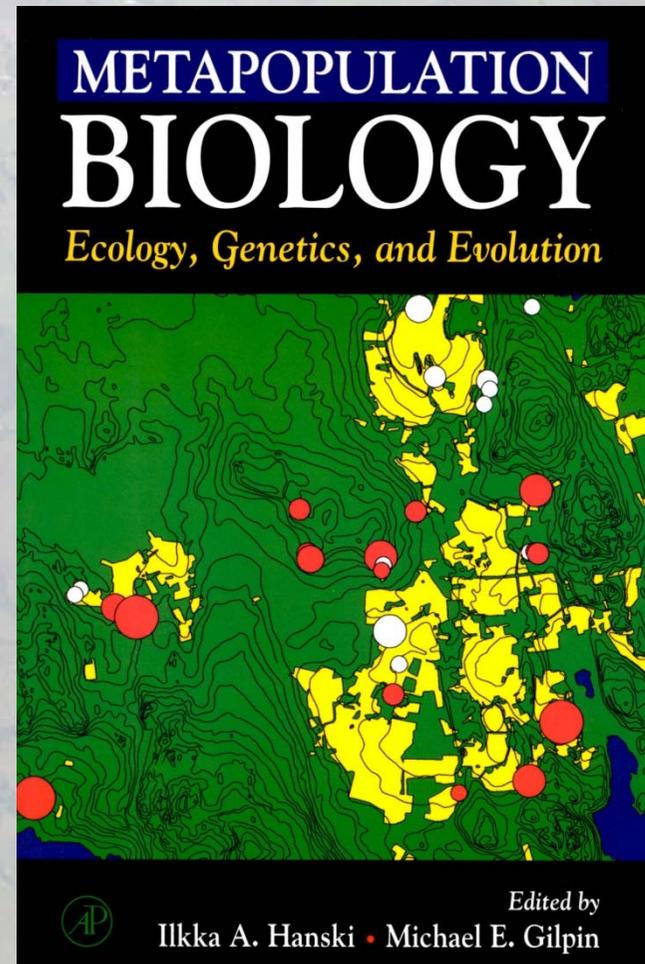
Frammentazione

Levins,
1969

Isolamento

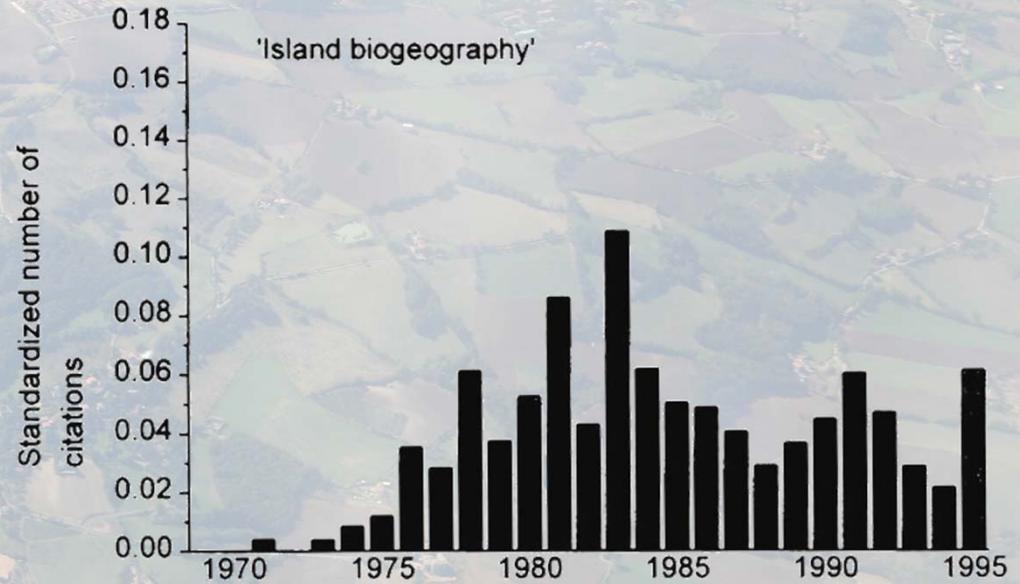
Levins,
1969

Hanski & Gilpin,
1991, 1997



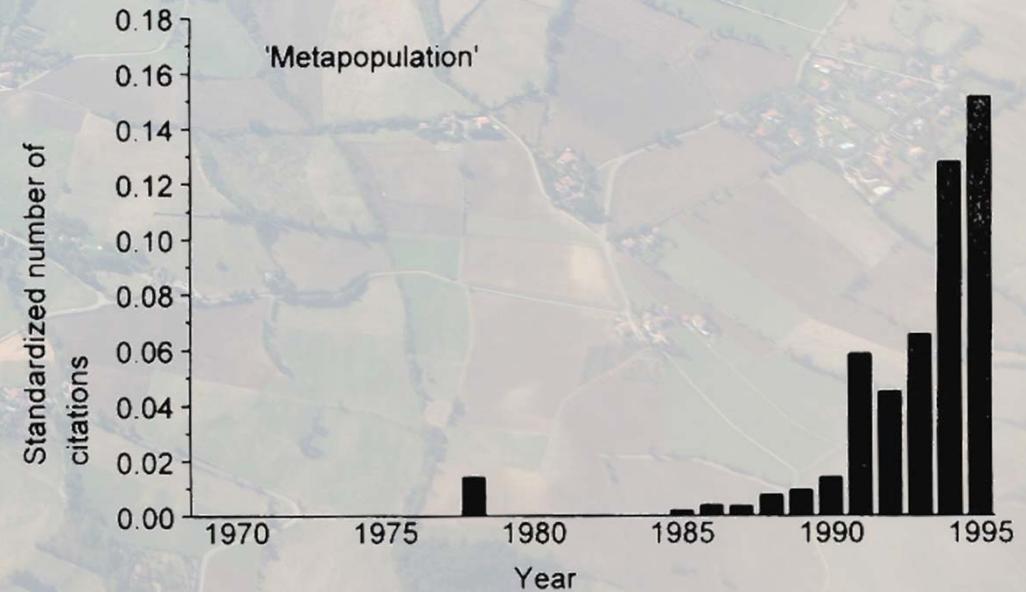
Isolamento

MacArthur & Wilson,
1967



Frammentazione

Levins,
1969



CONCETTO DI METAPOPOLAZIONE

In precedenza abbiamo sviluppato modelli che analizzano la dinamica di popolazione all'interno di popolazioni chiuse. Questo è abbastanza irrealistico, perché in natura avvengono scambi di individui tra popolazioni diverse.

In altre parole, esistono movimenti migratori (cioè fenomeni di emigrazione e di immigrazione) tra popolazioni che vivono in aree diverse, tra loro separate.

CONCETTO DI METAPOPOLAZIONE

I movimenti che si osservano tra differenti popolazioni sono densità-dipendenti. Infatti, non tutti i nati di una nuova generazione sono in grado di stabilire il proprio territorio all'interno dell'area dove è insediata la popolazione di origine.

Di conseguenza alcuni di questi individui dovranno necessariamente abbandonare l'area di nascita per trasferirsi in una nuova area, meno affollata di quella originaria, cioè con una densità di popolazione inferiore, dove sia possibile stabilirvi il proprio territorio.

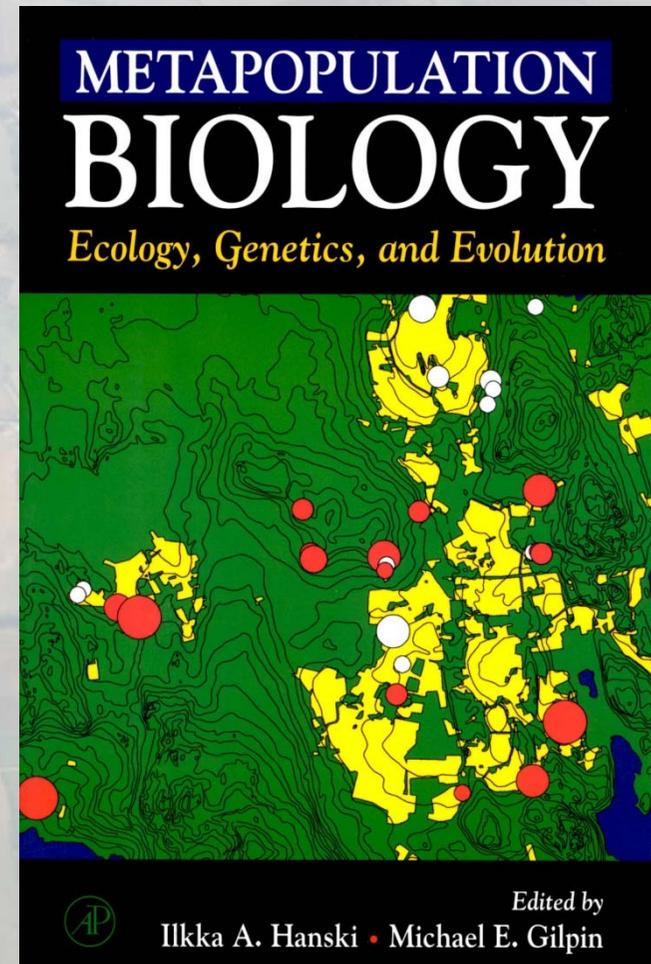
Analizzeremo quindi modelli che prendono in considerazione il fatto che gli individui si spostano tra aree diverse, e che tali movimenti, densità-dipendenti, sono importanti per la conservazione delle popolazioni.

Ma come può essere definito un sistema come quello appena menzionato, composto da popolazioni separate tra loro, ma che tuttavia conservano la possibilità di scambiarsi un certo numero di individui?

DEFINIZIONE DI METAPOPOLAZIONE

Un sistema siffatto rappresenta una metapopolazione, ossia “una popolazione di popolazioni” (Levins, 1969), cioè un gruppo locale di differenti popolazioni che mantengono un legame grazie a fenomeni di emigrazione e immigrazione.

Una **metapopolazione** è quindi una **popolazione formata da un insieme di sotto-popolazioni** (popolazioni locali) che conservano la possibilità di avere scambi genetici per mezzo dello scambio di individui, e dove la ricombinazione genetica tra le sotto-popolazioni è inferiore a quella che avviene all'interno di ogni singola sotto-popolazione.

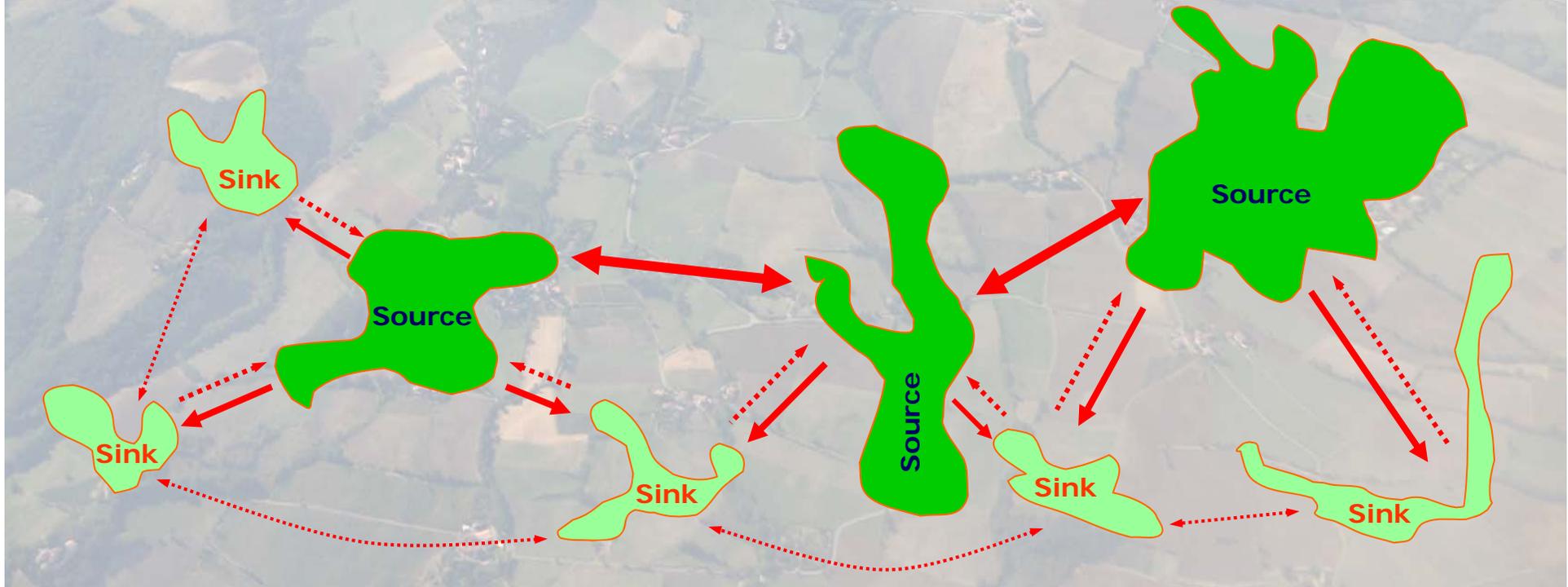


NON TUTTI I FRAMMENTI CHE CONTENGONO SOTTOPOPOLAZIONI SONO UGUALI TRA LORO

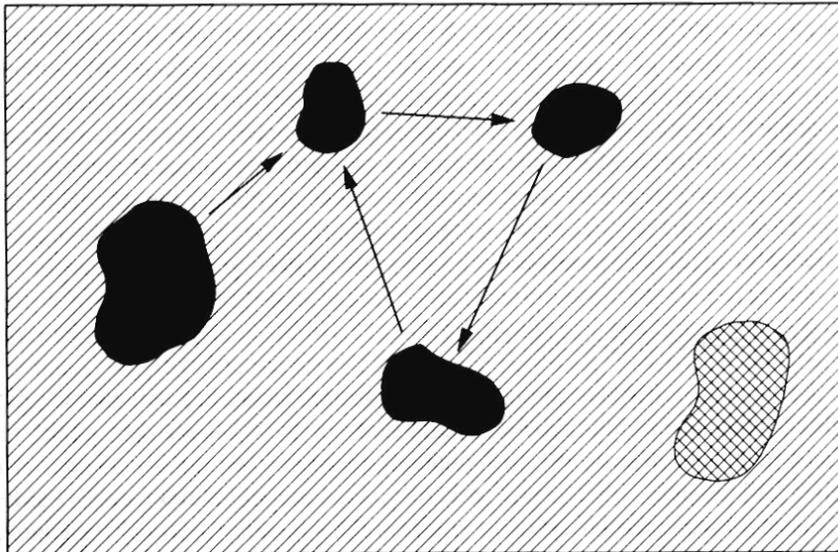
(Gilpin & Hanski, 1991):

All'interno di un'area dove è possibile individuare una metapopolazione si distinguono:

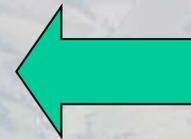
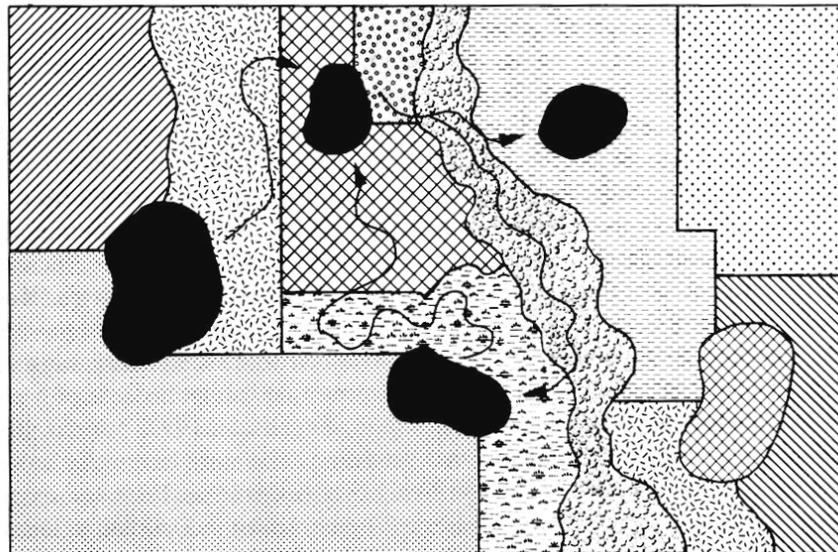
- Aree sorgente (*source*) in cui la sotto-popolazione residente si riproduce con un successo tale che la natalità supera la mortalità e dove il tasso di emigrazione supera quello di immigrazione
- Aree gorgo (*sink*) in cui la natalità non è sufficiente a compensare la mortalità e dove il tasso di immigrazione supera quello di emigrazione



A

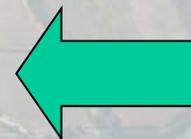


B



Teoricamente

(A) Metapopulations in theory. The solid patches are occupied and are linked by intermittent migration, whereas the hatched patch is suitable habitat that is presently unoccupied. The background matrix has no effect on interpatch movements, although the distance between patches and their arrangement may. (B) Metapopulations in reality. The patches are the same, but the "matrix" is a landscape mosaic of various patches and corridors. Movement pathways among suitable patches, and the probability that migrating individuals will reach the patches, are affected by the explicit spatial configuration of the landscape.



...nella realtà
(Wiens, 1997)

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE

Il modello di metapopolazione che svilupperemo ci servirà per verificare la possibilità di sopravvivenza di una sotto-popolazione, della quale calcoleremo le probabilità di persistenza o di estinzione locali.

Diversamente da quanto visto per i modelli malthusiani (modelli di crescita densità-indipendenti esponenziali o geometrici) e per quelli logistici (modelli densità-dipendenti) che servono invece per calcolare la dimensione della popolazione all'equilibrio.

Da una prospettiva metapopolazionale, l'estinzione locale riveste un problema relativo; infatti, può spesso avvenire che in alcune parcelle di ambiente idoneo abitato da popolazioni locali (sotto-popolazioni) si assista a fenomeni di estinzione, a cui seguono ricolonizzazioni. Ciò che più interessa è invece la persistenza dell'intera meta-popolazione; da ciò ne scaturisce che per determinare la possibilità di persistenza dell'intera popolazione la scala di interesse è quella regionale, cioè una scala che comprenda tutte le sotto-popolazioni del sistema.

Diversamente avviene invece per i modelli malthusiani e logistici che hanno lo scopo di definire la possibilità di persistenza di una popolazione locale (scala locale).

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE

Il modello di metapopolazione ci consente di distinguere tra:

- a) estinzione locale, ossia la scomparsa di una singola sotto-popolazione che abita una determinata parcella di ambiente idoneo,
- b) estinzione regionale in cui l'intera popolazione (metapopolazione), formata da tutte le sotto-popolazioni che abitano le parcelle di ambiente idoneo all'interno del sistema, scompare.

Per analizzare da un punto di vista quantitativo questo concetto possiamo definire p_e la probabilità di estinzione locale di una sotto-popolazione, allora se $p_e=0$ la sopravvivenza è certa, mentre se $p_e=1$ è certa l'estinzione.

→ Se la probabilità di estinzione (p_e) di una sotto-popolazione misurata su una scala temporale di un anno è pari a 0,70, allora ciò significa che ci sarà il 70% di possibilità che essa si estingua nel corso dell'anno e il 30% che persista ($P=1-p_e=0,3$). La probabilità di persistenza (P) per n anni sarà quindi uguale al prodotto delle delle probabilità di persistenza in ogni anno, cioè: $P_n=(1-p_e)^n$

→ Supponiamo ora di avere x sotto-popolazioni e si voglia calcolare la probabilità di persistenza regionale (P_x). La probabilità di estinzione regionale (p_{er}) sarà uguale al prodotto della probabilità di estinzione di ogni singola sotto-popolazione. Assunto che p_e sia la stessa per ogni sotto-popolazione si ottiene $p_{er}=p_e^x$; quindi la probabilità di persistenza regionale sarà: $P_x=1-p_{er}=1-p_e^x$

Va osservato che, persino nel caso in cui le sotto-popolazioni fossero non connesse tra loro da fenomeni di migrazione, la probabilità di estinzione regionale rimane comunque inferiore alla probabilità che avvenga un'estinzione locale.

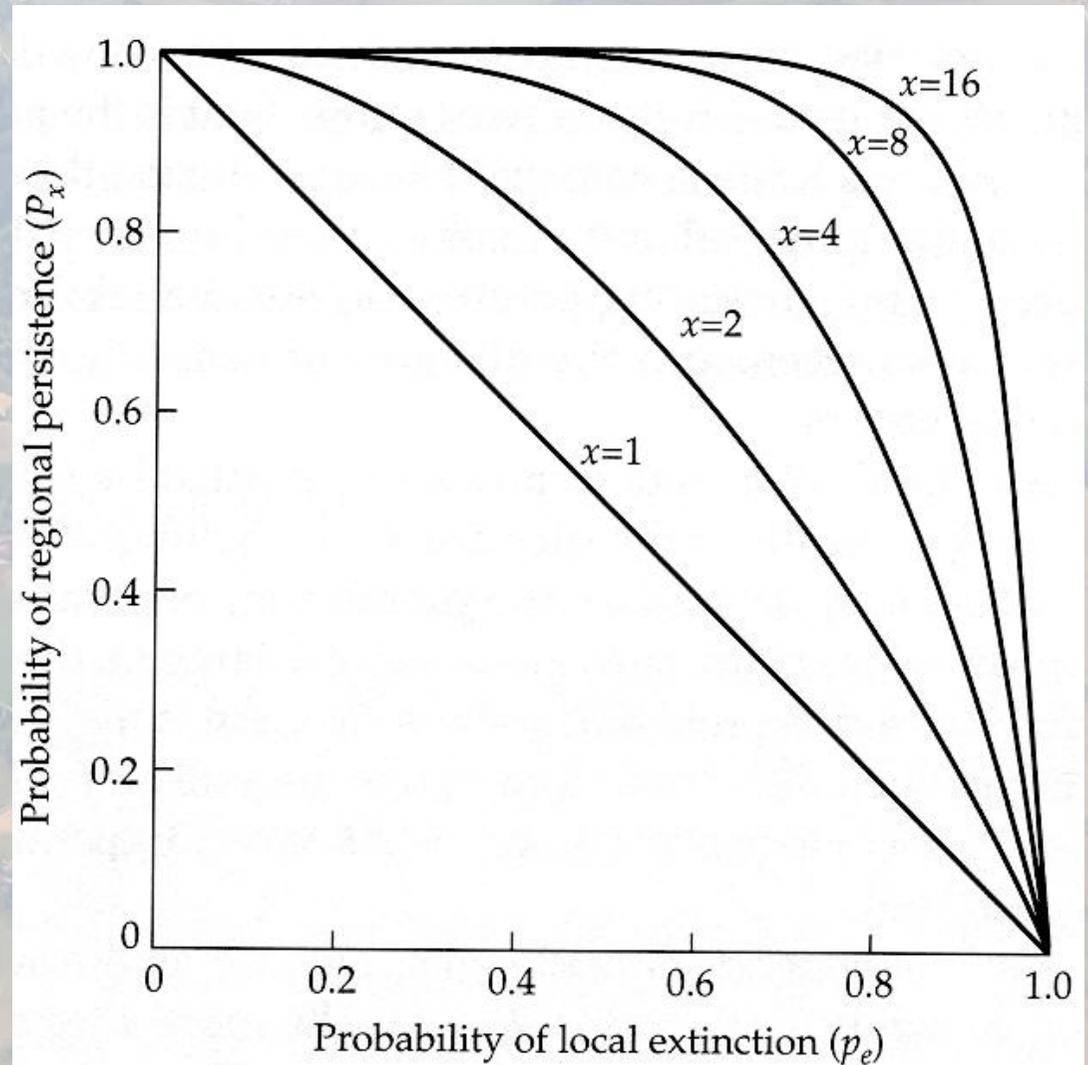
MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: P_x PERSISTENZA REGIONALE vs p_e ESTINZIONE LOCALE

In questo grafico si osserva la probabilità di persistenza regionale (P_x) in funzione della probabilità di estinzione locale (p_e) e del numero sotto-popolazioni (x) che compongono la meta-popolazione.

$$P_x = 1 - p_e^x$$

Assunto che tutte le sotto-popolazioni abbiano la stessa p_e

Benché la probabilità di estinzione locale possa essere elevata, in presenza di numerose sotto-popolazioni la probabilità di persistenza regionale (della meta-popolazione) aumenta notevolmente.



MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: DINAMICHE

Prenderemo in esame un gruppo omogeneo di parcelle, ognuna della quali può essere o meno occupata da una sotto-popolazione.

Indichiamo con f la frazione di parcelle occupate. Se tutte le parcelle sono occupate $f=1$, se sono tutte vuote (estinzione della metapopolazione) $f=0$.

Come cambia f nel tempo?

Indichiamo con I il tasso di immigrazione (o tasso di colonizzazione delle parcelle) e con E il tasso di estinzione. Allora:

$$df/dt = I - E$$

Questa funzione è simile a quella della crescita esponenziale $dN/dt = B - D$; dove B e D rappresentano rispettivamente i tassi di nascita e di morte. La popolazione raggiunge un equilibrio quando i due tassi si eguagliano.

Similmente la frazione di parcelle occupate dalle sotto-popolazioni raggiunge un equilibrio quando il tasso di immigrazione/colonizzazione eguaglia quello di estinzione.

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: TASSO DI IMMIGRAZIONE/COLONIZZAZIONE

Il tasso di immigrazione I dipende da due fattori:

1) dalla probabilità di colonizzazione locale, p_i . Questa probabilità è influenzata soltanto dalle condizioni fisiche e biologiche interne alle parcelle. Molte variabili possono influenzare p_i , tra i quali la dimensione della parcella, la disponibilità di habitat critici e risorse alimentari, la presenza limitata o l'assenza di predatori, agenti patogeni e competitori; ma anche dalle condizioni esterne alla parcella. Specificatamente, se le parcelle sono "legate" tra loro da fenomeni di migrazione, la probabilità di colonizzazione può dipendere dalla presenza di popolazioni in altre parcelle. Ossia, quando molti siti sono occupati (f elevato) ci sono molti individui che possono migrare, così che la probabilità di migrazione è più alta di quando pochi siti sono occupati (f basso). Così p_i dipende da f .

2) dalla disponibilità di siti liberi, cioè $1-f$. Più siti sono liberi, maggiore è il tasso di immigrazione/colonizzazione.

Così il tasso di immigrazione può essere espresso come il prodotto tra la probabilità di colonizzazione p_i e la frazione delle parcelle libere ($1-f$):

$$I = p_i * (1 - f)$$

Il tasso di immigrazione/colonizzazione I risulterà nullo quando: (a) la probabilità di colonizzazione locale sarà uguale a 0 ($p_i=0$); oppure (b) quando tutte le parcelle di ambiente idoneo risulteranno occupate ($f=1$).

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: TASSO DI ESTINZIONE

Un ragionamento simile si può fare per il tasso di estinzione E , che può essere quindi espresso dal prodotto tra la probabilità di estinzione p_e e la frazione di parcelle occupate f .

$$E = p_e * f$$

Il tasso di estinzione E risulterà nullo quando: (a) la probabilità di estinzione locale sarà uguale a 0 ($p_e=0$); oppure (b) quando tutte le parcelle di ambiente idoneo risulteranno vacanti ($f=0$).

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: DINAMICHE

Pertanto sostituendo nella formula:

$$df/dt = I - E$$

le equazioni:

$$I = p_i(1-f)$$

$$E = p_e f$$

si ottiene:

$$df/dt = p_i(1-f) - p_e f$$

Tale formula rappresenta il modello base di metapopolazione che servirà a sviluppare modelli più complessi.

Le assunzioni di questo modello base sono:

- a) omogeneità delle condizioni fisiche e biologiche delle parcelle occupate e libere;
- b) nessuna influenza della disposizione spaziale delle parcelle;
- c) nessun intervallo di tempo tra colonizzazione e estinzione;
- d) probabilità di immigrazione/colonizzazione p_i e estinzione p_e costanti nel tempo;
- e) influenza della frazione di occupazione regionale su probabilità di immigrazione/colonizzazione p_i e estinzione p_e ;
- f) sistema con elevato numero di parcelle tale da limitare l'effetto di stocasticità demografica che potrebbe portare all'estinzione la metapopolazione.

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: variante isola-continente (a): colonizzazione esterna

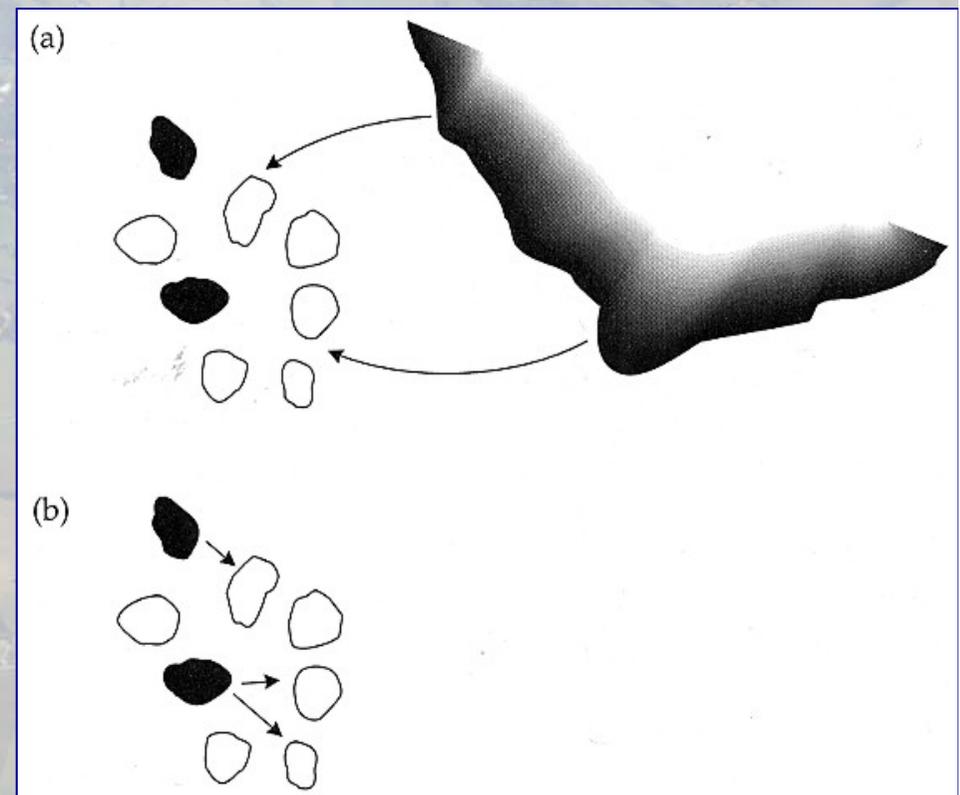
Abbiamo visto la funzionalità del modello generale in cui la probabilità di colonizzazione p_i e la probabilità di estinzione p_e sono entrambe costanti.

Se p_e è costante, la probabilità di estinzione è la stessa per ogni popolazione e non dipende dalla frazione di parcelle occupate.

Questa assunzione è assimilabile a quella fatta per il modello di crescita densità-indipendente (crescita esponenziale) dove il tasso di mortalità è indipendente dalla dimensione della popolazione.

Una p_i costante implica invece un flusso continuo di migranti che potenzialmente possono colonizzare le parcelle vuote.

Se esiste una grande e stabile popolazione continentale, questa può generare un flusso continuo verso le parcelle (isole) della metapopolazione.



MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: variante isola-continente (a): colonizzazione esterna

L'equilibrio di f per questo tipo di metapopolazione isola-continente può essere ottenuto ponendo a zero l'equazione:

$$df/dt = p_i(1-f) - p_e f$$

$$0 = p_i(1-f) - p_e f$$

$$0 = p_i - p_i f - p_e f$$

$$p_i = p_i f + p_e f$$

$$f = p_i / (p_i + p_e)$$

Nel modello di metapopolazione isola-continente, la frazione di parcelle occupate f all'equilibrio sarà determinato da un bilanciamento tra la probabilità di estinzione e quella di colonizzazione.

Va notato che pur avendo un valore di p_e molto elevato e p_i molto basso, almeno alcune parcelle della metapopolazione saranno occupate ($f > 0$), in quanto le isole saranno continuamente "rifornite" dal continente.

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE:

variante con colonizzazione interna (b)

Ora analizzeremo il caso in cui l'unica sorgente di individui che possono colonizzare parcelle disponibili provenga da altre parcelle (isole) occupate.

La probabilità di immigrazione/colonizzazione p_i sarà data da:

$$p_i = if$$

dove la costante i misura quanto la probabilità di colonizzazione pi aumenta al crescere del numero di parcelle occupate. Da notare che se tutte le parcelle risultano vuote la probabilità di colonizzazione sarà pari a zero, in quanto vi saranno più "sorgenti" (diversamente da quanto avveniva per il modello isola-continente).

Partendo ancora dalla formula:

$$df/dt = p_i(1-f) - p_e f$$

$$df/dt = if(1-f) - p_e f$$

e ponendo la situazione di equilibrio pari a zero:

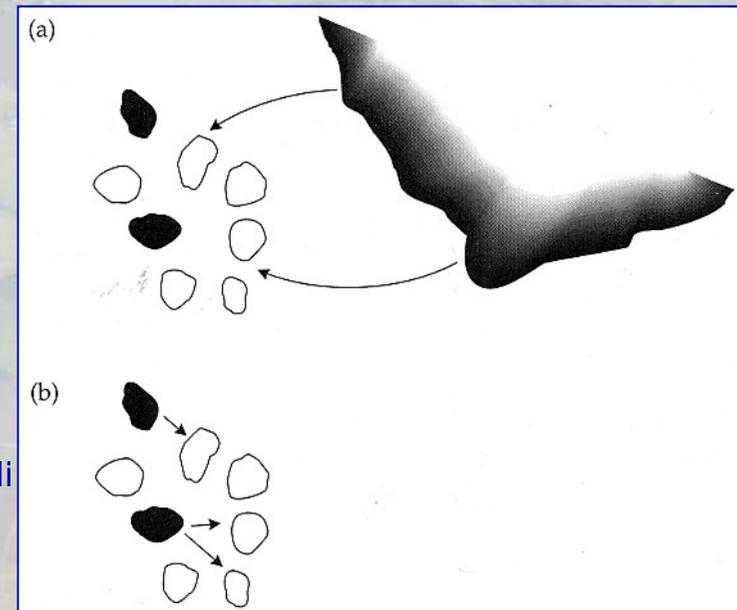
$$0 = if(1-f) - p_e f$$

$$p_e f = if(1-f)$$

$$p_e = i - if$$

$$f = 1 - (p_e / i)$$

In questo caso la persistenza della metapopolazione nelle parcelle non è garantita. Soltanto quando l'effetto della colonizzazione interna (i) supererà la probabilità di estinzione p_e la metapopolazione potrà persistere.



MODELLO DI METAPOPOLAZIONE:

variante con "effetto soccorso" (c)

I modelli "isola-continente" e "colonizzazione interna" assumo entrambi che la probabilità di estinzione sia indipendente dalla frazione di parcelle occupate.

Consideriamo ora il caso in cui la probabilità di estinzione p_e possa essere influenzata dalla frazione di parcelle occupate f .

Assumiamo ancora che ogni parcella produca un eccesso di individui in grado di abbandonare la parcella di origine per andare a colonizzare parcelle disponibili.

a) Se essi raggiungono una parcella vuota essi possono essere considerati potenziali colonizzatori e, se le condizioni sono buone, i colonizzatori possono dare origine a una nuova sotto-popolazione.

b) Se gli individui che abbandonano la parcella di origine e finiscono in una parcella già occupata, possono andare a incrementare la popolazione di tale parcella. L'**aumento del numero di individui (N)** è definito effetto soccorso (*rescue effect*) che può essere utile a prevenire l'estinzione locale causata da stocasticità ambientale o demografica.

L'**effetto soccorso** è definito come la riduzione della probabilità di estinzione (p_e) che si ha quando più parcelle sono occupate e un certo numero di individui sono disponibili per sostenere le popolazioni locali.

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE:

variante con "effetto soccorso" (c)

Se prima si aveva:

$$p_i = if$$

Per analogia si avrà:

$$p_e = e(1-f)$$

e rappresenta il parametro di estinzione e definisce l'intensità dell'"effetto soccorso", poiché controlla di quanto p_e diminuisce all'aumentare del numero di parcelle occupate.

che sostituendo nella formula generale:

$$df/dt = p_i(1-f) - p_e f$$

si ottiene:

$$df/dt = p_i(1-f) - ef(1-f)$$

Ponendo a zero la situazione all'equilibrio:

$$0 = p_i(1-f) - ef(1-f)$$

$$ef(1-f) = p_i(1-f)$$

$$ef = p_i$$

$$f = p_i/e$$

La persistenza della metapopolazione sarà quindi garantita quando si disporrà di individui in dispersione ed "effetto soccorso".

Infatti, se il parametro di estinzione (**e**) è inferiore alla probabilità di colonizzazione (**p_i**), all'equilibrio la metapopolazione sarà completamente saturata e tutte le parcelle saranno occupate (**f=1**).

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE: variante colonizzazione interna ed "effetto soccorso" (d)

Il modello di metapopolazione che tiene in considerazione contemporaneamente della colonizzazione interna e dell'effetto soccorso, è avulso da possibili effetti esterni.

In questo caso sia la probabilità di colonizzazione/immigrazione sia quella di estinzione dipendono dalla frazione di parcelle occupate.

Per la colonizzazione interna la probabilità di colonizzazione risulta $p_i = if$,

per l'effetto soccorso la probabilità di estinzione risulta $p_e = e(1-f)$.

Sostituendo nella formula generale $df/dt = p_i(1-f) - p_e f$,

si ottiene $df/dt = if(1-f) - ef(1-f)$

Ponendo $df/dt=0$ all'equilibrio $if(1-f) - ef(1-f) = 0$

Si avrà che:

(a) se $i > e$ allora si raggiungerà l'equilibrio quando $f=1$;

(b) se $e > i$ allora si raggiungerà l'equilibrio quando $f=0$;

(c) se i valori di i e di e varieranno in modo stocastico, la frazione (f) di parcelle occupate dalle sottopopolazioni varierà fluttuando tra 0 e 1;

(d) se, infine, allora $e=i$ ci si troverà in una situazione di equilibrio definito "equilibrio neutrale".

MODELLO DI METAPOPOLAZIONE

isola-continente (a)

effetto soccorso (c)

		<i>Extinction</i>	
		<i>Independent</i>	<i>Mediated by rescue effect</i>
<i>Colonization</i>	<i>External</i> <i>("propagule rain")</i>	$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - p_e f$	$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - e f(1-f)$
	<i>Internal</i>	$\frac{df}{dt} = i f(1-f) - p_e f$	$\frac{df}{dt} = i f(1-f) - e f(1-f)$

colonizzazione interna (c)

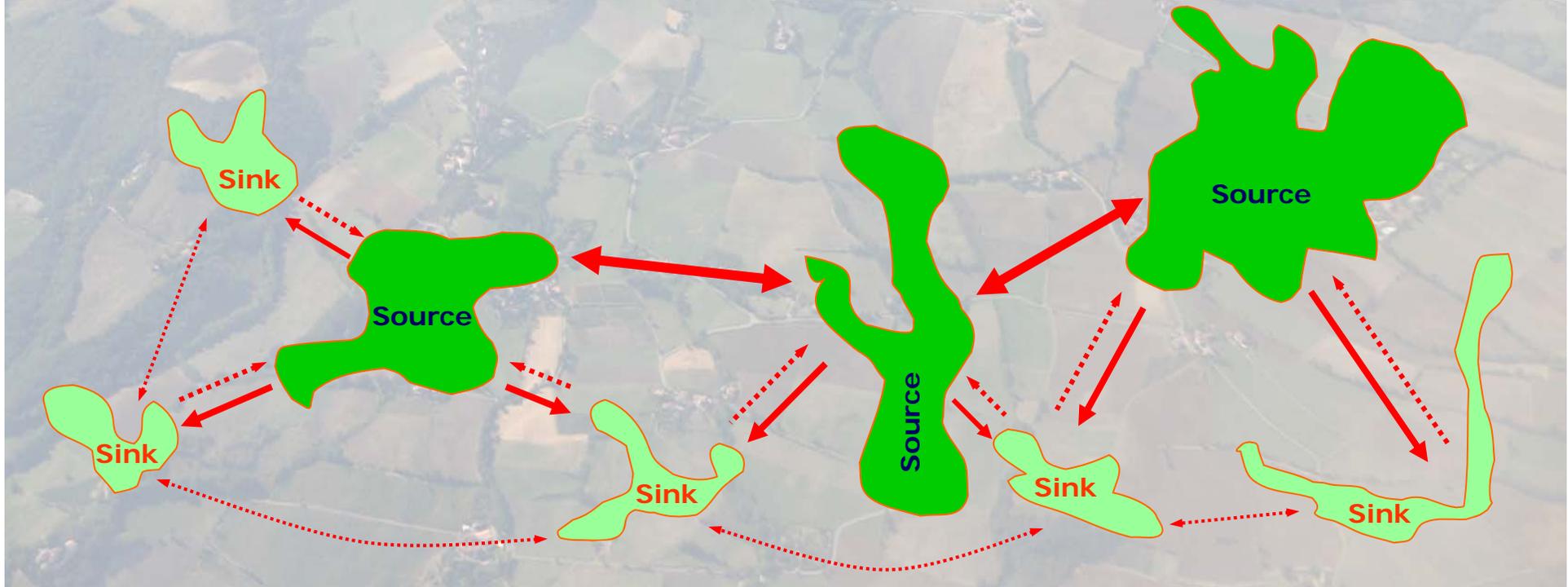
colonizzazione interna + effetto soccorso (d)

NON TUTTI I FRAMMENTI CHE CONTENGONO SOTTOPOPOLAZIONI SONO UGUALI TRA LORO

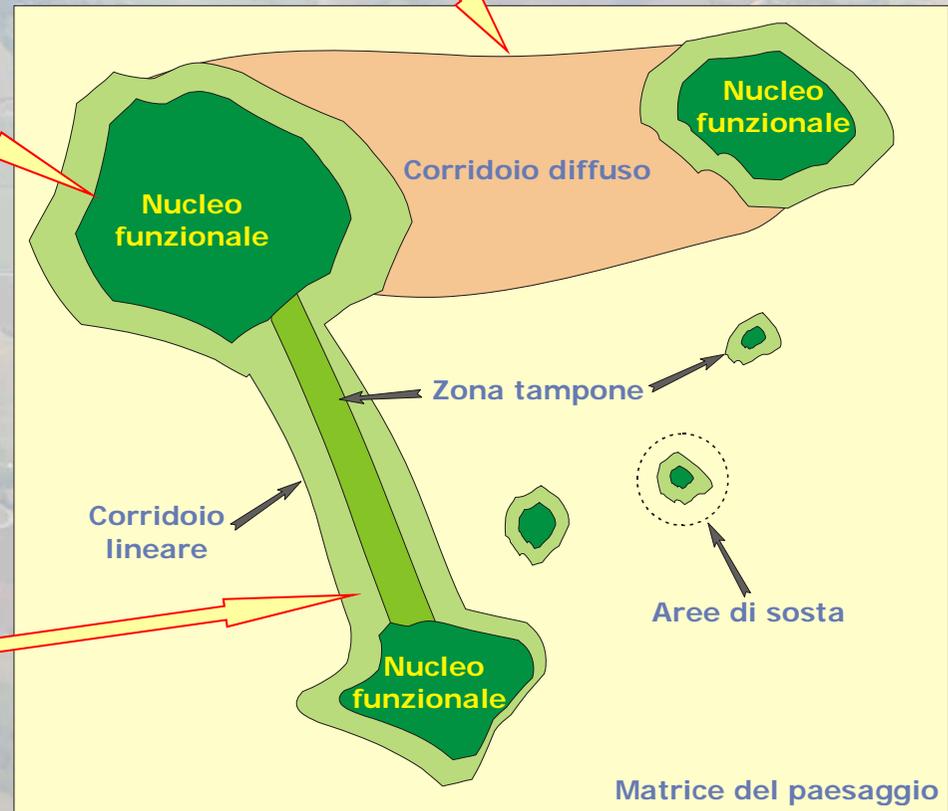
(Gilpin & Hanski, 1991):

All'interno di un'area dove è possibile individuare una metapopolazione si distinguono:

- Aree sorgente (*source*) in cui la sotto-popolazione residente si riproduce con un successo tale che la natalità supera la mortalità e dove il tasso di emigrazione supera quello di immigrazione
- Aree gorgo (*sink*) in cui la natalità non è sufficiente a compensare la mortalità e dove il tasso di immigrazione supera quello di emigrazione



RETE ECOLOGICA TERRITORIALE



Aumento della connettività in
paesaggi frammentati



Corridoi ecologici diffusi
(aumento della permeabilità
della matrice)

Corridoi ecologici lineari

