

La teoria della nicchia: prospettive e problemi in ornitologia

Antonio Rolando

Parco Naturale dei Laghi di Avigliana. Regione Piemonte. Piazza Conte Rosso 20 - 10051 Avigliana (TO)

STIVAL EMANUELE
Via S. Pietro 4 - 10051 Avigliana (TO)

INTRODUZIONE	2
Nascita ed evoluzione storica del concetto	2
Ambiguità e limiti del concetto	5
I PARAMETRI FONDAMENTALI DELLA NICCHIA	8
Ampiezza di nicchia	8
Sovrapposizione di nicchia	14
Altri parametri	17
I CAMPI DI INDAGINE	18
Segregazione ecologica	18
Variazioni stagionali	23
Successioni ecologiche e modificazioni ambientali	25
Aspetti evolutivi	27
Altri campi di indagine	30
CONCLUSIONI	31
RINGRAZIAMENTI	32
SUMMARY	32
RESUME'	33
BIBLIOGRAFIA	33

INTRODUZIONE

Nascita ed evoluzione storica del concetto

Il concetto di nicchia ecologica nacque da osservazioni strettamente connesse al problema della coesistenza di specie ecologicamente affini. Sotto questo aspetto tale concetto appare già, seppure in embrione, negli scritti di Charles Darwin (1859), che rilevava come specie simpatriche dello stesso genere potessero presentare somiglianze nel comportamento e nella struttura tali da ingenerare forti competizioni interspecifiche. Più tardi, Steere (1894) suggeriva che la coesistenza di specie congeneriche poteva essere raggiunta tramite differenziazioni nelle dimensioni, nella colorazione ed in altre caratteristiche, e notava inoltre che in nessun caso due specie adattate strutturalmente alle stesse condizioni avrebbero occupato la medesima area. Queste prime interessanti osservazioni non erano tuttavia il risultato di specifiche indagini sulla problematica della coesistenza interspecifica.

Il termine di nicchia venne coniato più tardi dal naturalista californiano Joseph Grinnell (1917), che formalizzò importanti concetti che aveva peraltro già parzialmente espresso in opere precedenti (Grinnell 1904). Grinnell considerava la nicchia come unità distributiva di base di una specie, e ne analizzava in particolare due aspetti, e cioè la distribuzione naturale degli individui in un'area geografica o tra i vari tipi di habitat e la loro distribuzione potenziale in assenza di limitazioni esterne, quali barriere fisiche, disturbi climatici ecc. (Vandermeer 1972). Era cioè una formulazione che da un lato evidenziava l'aspetto "distributivo-spaziale" della specie, e dall'altro si soffermava sulle caratteristiche della nicchia non influenzate dalle interazioni con specie competitive (nicchia "pre-interattiva") (Patten Auble 1981, Whittaker et al. 1973).

Elton (1927) elaborò invece un concetto di nicchia prevalentemente basato sulle abitudini trofiche, anche se ebbe cura di specificare che la nicchia doveva essere intesa come la posizione occupata dalla specie nell'ambiente, considerando le sue relazioni con il cibo ed i predatori (Cody 1974, Vandermeer 1972); era il concetto di nicchia "funzionale", che enfatizzava cioè il ruolo di una specie in una comunità. In oltre la nicchia prospettata da Elton prendeva in esame prevalentemente la posizione attuale occupata dall'organismo nella natura, e non la sua posizione potenziale (Vandermeer 1972). In sintesi, Elton evidenziava quindi il carattere funzionale e post-interattivo di nicchia, da contrapporsi a quello spaziale pre-interattivo di Grinnell.

Quando, nel 1934, le equazioni di competizione di Volterra furono verificate sperimentalmente da Gause (cfr. par. Segregazione ecologica), il concetto di nicchia si associò fortemente con quello di interazione competitiva tra specie. Ciononostante, dal 1930 al 1950 circa, la maggior parte degli ecologi descrisse la nicchia identificandola con la "professione" dell'organismo nell'ambiente (Vandermeer 1972), senza enfatizzarne l'aspetto interattivo. Fu Hutchinson (1958) che iniziò a quantizzare e definire rigorosamente la nicchia. Secondo questo Autore essa viene individuata considerando contemporaneamente tutti i diversi fattori ambientali legati alla biologia della specie in esame (ad es., per una specie ornitica di ambiente boschivo: il tipo di cibo utilizzato, le dimensioni dello stesso, il periodo di attività, gli alberi frequentati, la posizione occupata all'interno dell'habitat ecc.).

I diversi valori di ogni parametro sono ordinabili lungo un distinto asse geometrico; la regione particolare dello spazio le cui proiezioni sugli assi geometrici coincidono con i diversi valori riscontrati per ogni fattore è la rappresentazione grafica della nicchia della specie considerata. Tale nicchia, in riferimento al numero

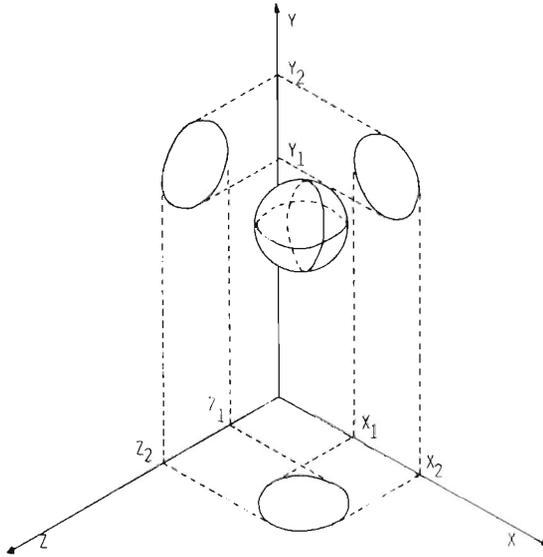


FIGURA 1. La nicchia di una specie rappresentata come ipervolume. Ad esempio, per una specie ornitica di ambienti boschivi, gli assi possono rappresentare: dimensioni del cibo (X), specie di alberi frequentati (Y) e distribuzione verticale (Z). (Da Hutchinson 1958, modificato).

elevato di fattori che ne definiscono il volume è detta nicchia di ipervolume, o nicchia multidimensionale.

Il concetto di "nicchia specifica" - termine che verrà ampiamente impiegato nel corso del presente lavoro per ragioni di comodità - è più teorico che reale; si dovrebbe sempre parlare di nicchia di una popolazione, poichè in realtà è l'unica parzialmente misurabile.

Ora ipotizziamo che una specie ornitica sia influenzata da soli tre fattori ambientali e che tali fattori siano: la dimensione del cibo, le diverse specie di alberi frequentate e la distribuzione verticale. È possibile ordinare i diversi valori di ciascun fattore secondo tre assi, ed esattamente gli assi: X (dimensione del cibo), Y (alberi frequentati) e Z (distribuzione verticale). La specie utilizzerà cibi di certe dimensioni, frequenterà alcune specie di alberi e si collocherà preferibilmente a determinate altezze da terra; conseguentemente su ogni asse verranno individuati certi valori, compresi in un certo intervallo (ad es.: X_1 - X_2 ; Y_1 - Y_2 ; Z_1 - Z_2). Lo spazio tridimensionale che viene delimitato considerando gli intervalli di valori dei suddetti fattori rappresenta appunto la nicchia della specie, ovvero l'insieme di quegli stessi fattori ambientali che sono fondamentali per la sua sopravvivenza (Fig. 1).

La nicchia prospettata in questo esempio è tridimensionale, ma nella realtà l'ecologia di una specie sarebbe descrivibile tramite molte dimensioni; normalmente quindi gli assi da considerare saranno numerosi e la rappresentazione geometrico-spaziale non riuscirà ad illustrare con semplicità la nicchia (ora multidimensionale) della specie considerata. Il concetto sviluppato da Hutchinson, pur essendo completo ed efficace in termini teorici, risulta perciò troppo complesso ed astratto, ai fini di una immediata utilizzazione pratica. Infatti nella pratica solitamente si riescono a misurare una, al massimo due dimensioni importanti, sia per le obiettive difficoltà di

campo, sia perchè spesso i fattori considerati sono in realtà sottoinsiemi di un unico fattore rilevante. Forse il contributo maggiore della teoria sviluppata da Hutchinson deriva dalla distinzione tra nicchia fondamentale e nicchia realizzata. La nicchia fondamentale è quella descritta fino ad ora, ottenuta cioè considerando tutti i fattori importanti per la biologia della specie, senza prendere in esame le limitazioni competitive imposte alla stessa; quella realizzata è invece la nicchia attuata in natura dalla specie dopo una serie di interazioni con altre specie; essa occuperà quindi un ipervolume minore rispetto alla nicchia fondamentale. In definitiva Hutchinson non solo affina i concetti, già parzialmente espressi da Grinnell e da Elton di nicchia naturale e potenziale, ma li colloca anche nell'ambito di una teoria coerente ed esaustiva, pur se ancora di difficile utilizzazione pratica. Levins (1968) e MacArthur (1968, 1970) proseguono il processo di formalizzazione del concetto di nicchia con l'individuazione di parametri misurabili sul terreno e quantificabili con opportune formule matematiche, ottenendo, insieme ad una maggiore sinteticità della teoria, anche la possibilità di trattare analiticamente i dati raccolti. Levins sostiene che il numero di dimensioni della nicchia non si deve riferire al numero di fattori biologici di una certa rilevanza per la specie (che può tendere all'infinito) ma al numero di fattori che servono a separare le varie specie tra loro. Si è qui di fronte al concetto di dimensionalità della nicchia, intendendo per esso l'insieme delle considerazioni teoriche tramite le quali si cerca di stabilire quali e quante siano le dimensioni necessarie, per una specie particolare, affinché sia separata dalle altre.

MacArthur (1972) evidenzia il dualismo esistente tra risorse che sostengono una comunità animale e le specie che le utilizzano. Se infatti consideriamo un solo tipo di risorse (cioè una sola dimensione-asse) della nicchia, è possibile rappresentare graficamente le relazioni esistenti tra specie e risorse utilizzate (Fig. 2). L'ampiezza delle curve (varianza, valore di diversità nell'uso delle risorse ecc.) è l'ampiezza di nicchia, rappresentata con un segmento che indica il grado di utilizzazione specifica delle risorse ($B_{1,2,3}$ in Fig. 2), mentre una misura del grado di sovrapposizione tra due curve contigue è la sovrapposizione di nicchia (C_{12} e C_{23} in Fig. 2). Levins e MacArthur considerano la sovrapposizione di nicchia non solo come semplice misura del grado di utilizzazione comune di un tipo di risorsa, ma anche come indicatore del livello di competizione esistente tra le specie. Naturalmente il semplice schema grafico riportato è prontamente estensibile a più risorse (dimensioni), introducendo quindi uno spazio multidimensionale. Sulla base di questi presupposti si è andata sviluppando in questi ultimi anni tutta una serie di considerazioni teoriche accompagnate da relative verifiche pratiche che hanno portato alla cosiddetta teoria della nicchia, ormai così ricca di articolazioni che risulta oltremodo arduo il tentativo di esporla sinteticamente.

Scopo del presente lavoro è di presentare i principali filoni di ricerca connessi con la problematica della coesistenza interspecifica, evidenziando anche contraddizioni ed ambiguità dell'attuale teoria. La necessità di non appesantire troppo la trattazione ha finito per limitare l'approfondimento di alcuni concetti, che a volte risultano perciò solo brevemente accennati. Sempre per lo stesso motivo si è evitato di entrare nel vivo dell'ecologia delle zone equatoriali, proponendo prevalentemente esempi e dati tratti dalla regione olartica; infine si è anche evitato di trattare argomenti svolti in altre sintesi coordinate con la presente (Fasola 1985). Infine si è cercato di operare una scelta bibliografica coerente con gli obiettivi suindicati rivolgendosi sia a lavori di carattere generale che a lavori di carattere sperimentale di un certo rilievo, comunque in maggioranza imperniati sull'ecologia ornitica.

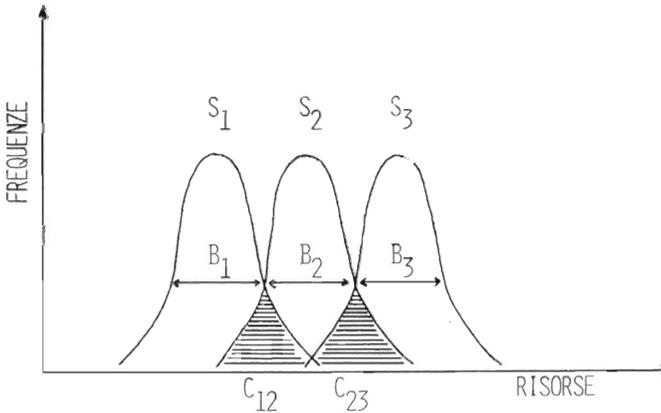


FIGURA 2. Rappresentazione grafica del rapporto tra specie e utilizzazione di una risorsa. S curve di utilizzazione delle risorse da parte delle specie 1, 2 e 3; B ampiezza di nicchia di ogni specie; C sovrapposizione di nicchia (Da Cody 1974, modificato).

Ambiguità e limiti del concetto

Il tentativo di definire in modo quanto più rigoroso possibile un concetto è una delle necessità imprescindibili della scienza e quindi anche dell'ecologia. Tuttavia, sia perchè la natura è difficilmente suddivisibile in entità discrete, sia perchè, in alcuni campi, l'elevato tasso di crescita delle nuove conoscenze ha di fatto impedito una razionale opera di definizione concettuale, spesso si incontrano termini che hanno irrimediabilmente perso l'univocità di significato. Il termine di nicchia ecologica è un caso emblematico, a questo proposito, e numerosi tentativi di ridefinirlo si sono infatti susseguiti (Vandermeer 1972, Whittaker et al. 1973). L'ambiguità semantica del vocabolo è da imputarsi anche alla difficoltà di distinzione del termine da altri ad esso intimamente legati. Vengono perciò qui di seguito proposte alcune definizioni dei termini di biotopo ed habitat, cercando poi di evidenziare le loro differenze nei confronti della nicchia.

Biotopo: una certa estensione topografica omogenea nelle sue condizioni fisiche e nei suoi caratteri biotici; vale solo a livello del fenomeno studiato e per un certo popolamento (Blondel e Bourlière 1979); analogamente, viene anche definito come porzione geografica di ambiente, omogenea nelle caratteristiche fisiche e biotiche (Fasola e Brichetti 1984). Ancora, biotopo come ambiente occupato da un biocenosi (Kuhnelt 1969) o come componente inorganica dell'ecosistema, contrapposta alla biocenosi che è la componente organica (Dajoz 1972). Si ricorda che biocenosi e comunità sono termini affini, anche se il primo accentua forse il concetto di interrelazione tra le specie (Fasola e Brichetti 1984). Bisogna poi notare che il concetto di biotopo a volte è indicato da Autori di lingua inglese utilizzando il termine di habitat, e ciò contribuisce ad accrescere la confusione (Whittaker et al. 1973).

Habitat: ogni porzione della superficie terrestre in cui una specie può vivere con densità maggiore di 0, ed in cui le caratteristiche fisiche e biologiche importanti per la specie sono essenzialmente omogenee (Fretwell 1972); l'insieme degli elementi del

biotopo che sono necessari ad un certa specie (Blondel e Bourlière 1979). L'habitat di un organismo è il luogo dove esso vive, l'"indirizzo" dell'organismo nell'ambiente (Odum 1973); l'ambiente nei suoi aspetti chimici e fisici descritto in riferimento a più comunità (Whittaker et al. 1973); l'insieme delle caratteristiche dei luoghi ove una data specie vive (Fasola e Brichetti 1984).

Nicchia: per esemplificare la nozione di nicchia, molti Autori hanno, volta per volta, usato paragoni e sottolineato differenze con altri termini. Blondel (1979) ad esempio sottolinea il fatto che la specie occupa un habitat mentre realizza in esso la sua nicchia; Blondel e Bourlière (1979), riferendosi alla nozione di nicchia realizzata, fanno notare che tale concetto è rivolto principalmente alla popolazione. Sempre con intenti esemplificativi Darlington (1972) paragona la nicchia all'areale di distribuzione di una specie. come l'areale non esiste fino a quando non viene occupato dalla popolazione stessa, così la nicchia (o "areale ecologico") non sussiste fino a quando la popolazione non la realizza. Lamotte (1979) paragona genotipo e nicchia: il genotipo di una specie è una realtà indiscutibile, ma difficilmente identificabile nella complessità e molteplicità dei geni; in modo analogo si comporta la nicchia, le cui componenti risultano difficilmente evidenziabili. Tuttavia possiamo notare che, se il genoma è un'entità definita e delimitata, anche se mutevole, la nicchia è un'entità difficilmente definibile e scarsamente delimitabile, se non tramite una rigorosa opera di circoscrizione teorica.

Il concetto di nicchia vuota, o vacante, (Dajoz 1972) viene attualmente rigettato (ma non da tutti) sulla base di due tipi di considerazioni.

A) Considerazione formale: poichè è la popolazione specifica che con il suo comportamento realizza e definisce la propria nicchia, se da un lato è ovvio ammettere che non esista una popolazione senza una sua nicchia, d'altra parte non potrà esistere una nicchia senza la popolazione che la realizza. Non può cioè formalmente esistere la nicchia vuota.

B) Considerazione empirica: molti esperimenti, ed in particolare quelli di defaunazione (Simberloff e Wilson 1969, 1970) e numerose osservazioni, ed in particolare quelle relative all'aumento dell'ampiezza di nicchia sulle isole (Ferry et al. 1976, Lack 1969 e 1976, MacArthur et al. 1972, Massa 1981) sembrano indicare che lo spazio ecologico è sempre saturato (sebbene alcuni dati non lo confermino, ad esempio: Ulfstrand 1980), non sussisterebbe cioè la possibilità di una nicchia vuota.

Problemi di limitazione del concetto di nicchia sono stati esaminati da Lamotte (1979). Se ci si riferisce alla specie nel suo complesso, come conseguenza della sua distribuzione geografica, la nicchia fondamentale si allarga enormemente per le diverse condizioni ambientali ed i diversi patrimoni genetici considerati. E' quindi molto più corretto riferirsi alla nicchia di una popolazione in un certo habitat. Il concetto di nicchia verrebbe anche impiegato impropriamente se si opera in condizione di estensione tassonomica (nicchia riferita al genere, alla famiglia ecc.) o di restrizione tassonomica (nicchia riferita a certi fenotipi di una popolazione, nicchia realizzata dai maschi e dalle femmine). L'aspetto della nicchia legato ai cambiamenti nella biologia della specie è spesso sottostimato e si finisce così per prendere in esame solo porzioni limitate della stessa; ad esempio, gli uccelli migratori avranno una certa nicchia nelle aree di riproduzione ed un'altra (forse completamente diversa) nelle aree di svernamento. Per finire, sempre secondo Lamotte (1979), quando si prende in considerazione anche l'aspetto storico-evolutivo, si corre il rischio di estendere troppo il concetto, pur ammettendo che la nicchia sia il retaggio di una lunga coevoluzione specie-ambiente.

Il breve esame sin qui condotto sui termini di biotopo, habitat e nicchia illustra fino a che punto la terminologia utilizzata non presenti univocità di significato. La situazione, di per sè estremamente negativa, deriva però anche da difficoltà obiettive riscontrabili quando si utilizzano tali termini in studi ecologici specifici. Se infatti, sulla base di alcune definizioni, si può ritenere che i concetti di habitat e nicchia possano essere abbastanza distinti, nella pratica, in determinati casi essi vengono a confondersi. Studiando ad esempio l'utilizzazione specifica delle varie parti delle piante, si indagherà su una dimensione della nicchia ma anche su una porzione dell'habitat. Ed ecco allora che in alcuni lavori si parlerà di "nicchia di alimentazione" ed in altri di "selezione dell'habitat", in realtà indicando a volte lo stesso concetto.

Forse l'unica soluzione realistica a questo punto è quella suggerita da Darlington (1972), il quale sostiene che ogni studioso deve specificare, all'inizio di ogni lavoro, cosa intende per i termini che utilizza. In questo senso non darò una definizione rigida dei suindicati termini ma specificherò tuttavia i significati che attribuisco a ciascuno di essi.

Il biotopo può essere ragionevolmente e semplicemente considerato come l'ambiente (nella sua espressione fisica e geografica) dove vive una biocenosi.

L'habitat può essere invece definito come quella porzione di ambiente (in senso chimico-fisico e/o biologico) dove vive una specie. La nicchia infine potrebbe essere intesa come il ruolo di una popolazione all'interno della biocenosi, evidenziato prendendo in esame i vari fattori ambientali connessi con la biologia della popolazione (ovviamente saranno considerati solo i fattori grazie ai quali la popolazione potrà perpetuarsi e mantenere cioè adattamento positivo). Per cercare di chiarire ulteriormente le differenze tra i tre termini si può ricordare che biotopo si riferisce alla totalità delle condizioni fisiche e biotiche di una zona, ed è perciò termine generale, applicabile nei confronti di una biocenosi. Habitat e nicchia sono invece concetti meno comprensivi, legati strettamente alla specie (più correttamente habitat-specie e nicchia-popolazione) e perciò non ha senso usare tali termini disgiunti dalla specie-popolazione in esame. Si potrebbe inoltre, in accordo con Fasola e Bricchetti (1984), limitare nicchia alle relazioni funzionali (entro una comunità) e habitat ai fattori ambientali correlabili alla distribuzione (in più comunità). A questo punto potrebbe forse essere utile considerare il concetto di ecotopo, termine con il quale si opera una sintesi tra habitat, definito tramite gli elementi fisici esterni all'organismo (aspetto distributivo della specie, riferito a più comunità) e nicchia, caratterizzata dalle attitudini che la popolazione fa valere nell'habitat (aspetto funzionale, riferito ad una comunità) (Whittaker et al. 1973). Il suo impiego permetterebbe forse di avvicinarsi ad una comprensione globale dell'organizzazione delle comunità, poichè con esso si integrerebbero dati funzionali e distributivi che sono tra loro complementari. Tuttavia il termine è scarsamente utilizzato e, poichè unifica due concetti che vengono tuttora confusi, non si ritiene utile impiegarlo nel presente lavoro.

Il concetto di nicchia, oltre ai limiti derivanti dalle ambiguità terminologiche suindicate ne presenta altri, dipendenti dal livello geografico dell'analisi ecologica. La tematica della nicchia affronta infatti i problemi della coesistenza interspecifica prevalentemente ad un livello geografico ristretto, e tramite un'esame accurato della organizzazione ecologica; tuttavia la coesistenza interspecifica si realizza anche a livelli geografici meno limitati, tramite utilizzazioni differenziate di habitat (Farina 1983) o di areali distributivi (Lack 1971). La ricerca va quindi opportunamente estesa in senso biogeografico. E' possibile, ad esempio, esaminare in dettaglio l'organizzazione dei Corvidae a livello di comunità (Waite 1984), ma questo non

permetterà di evidenziare altre eventuali strategie a scala geografica maggiore, come la distribuzione a mosaico delle specie (Fasola e Brichetti 1983). Da qui la necessità di non considerare la nicchia come unico strumento della segregazione ecologica. Come sosteneva Grinnell (1917) - senza considerare l'aspetto funzionale - essa è solo "l'unità distributiva di base di una specie" e la coesistenza è probabilmente raggiunta tramite un complesso processo di integrazione di meccanismi ai vari livelli geografici.

I PARAMETRI FONDAMENTALI DELLA NICCHIA

Come rilevato nel capitolo introduttivo, la rigorosa definizione proposta da Hutchinson, ancorchè completa, risulta tuttavia scarsamente utilizzabile come mezzo di ricerca poichè è quasi impossibile nella pratica misurare contemporaneamente un elevato numero di dimensioni, cioè di risorse utilizzate. La moderna teoria invece prevede che, per descrivere correttamente la nicchia di una specie e per indicarne inoltre i rapporti con le altre specie, sia sufficiente far riferimento a pochi parametri essenziali, opportunamente quantificabili (Levins 1968). I parametri fondamentali sono due: ampiezza e sovrapposizione di nicchia (Fig. 2); altri parametri possono poi essere impiegati utilmente in casi specifici.

Ampiezza di nicchia

Questo parametro misura la variabilità nell'utilizzazione delle risorse da parte di una specie. Se ad esempio la dimensione esaminata è rappresentata dalle prede catturate da un rapace, l'ampiezza di nicchia riferita a tale asse dovrà dare un'indicazione precisa dell'attività di predazione svolta. Graficamente, potremo avere due tipi di curve (Fig. 3). La specie A utilizza una grande gamma di prede e perciò presenta un valore di ampiezza di nicchia maggiore della specie B, mentre quest'ultima, con minor valore di ampiezza di nicchia, cattura una varietà di prede inferiore. La specie A viene definita generalista, la B specialista (termini con significato solamente relativo). Tuttavia l'analisi, condotta rispetto ad una sola dimensione è incompleta; infatti la specie generalista in una dimensione della nicchia può essere specialista in tutte le altre, o viceversa. Di qui la necessità di individuare soprattutto le dimensioni che danno le informazioni più importanti sull'ecologia segregativa specifica (cfr. par. Altri campi di indagine).

La definizione di ampiezza di nicchia suriportata lascia inoltre aperto il problema di che cosa si intenda per "risorse". Purtroppo infatti il termine è generico e può essere utilizzato sia in senso restrittivo che estensivo. Nel primo caso si intenderanno per risorse pochi fattori ambientali tipici (ad es. il cibo utilizzato, la porzione di habitat sfruttata ecc.), mentre nel secondo caso si intenderanno molti o addirittura tutti i fattori ambientali importanti per la biologia della specie, in analogia alla definizione stessa di nicchia.

La conoscenza delle ampiezze di nicchia all'interno di una comunità permette di esaminare la dinamica della coesistenza interspecifica, entrando nel merito dei meccanismi di ripartizione delle risorse.

Per "impacchettamento delle specie" (*species packing*) si intende solitamente far riferimento alle modalità con cui le varie specie si ripartiscono l'utilizzazione del complesso delle risorse; al riguardo si insiste prevalentemente sul grado di sovrapposizione di nicchia (il grado di impacchettamento) che non può superare certi valori, pena l'espulsione di certe specie dal sistema (May 1974). Su queste basi è stato ipotizzato che in condizioni di risorse limitanti, la coesistenza di un elevato numero di specie su una stessa risorsa può essere raggiunta solo nel caso che le singole nicchie

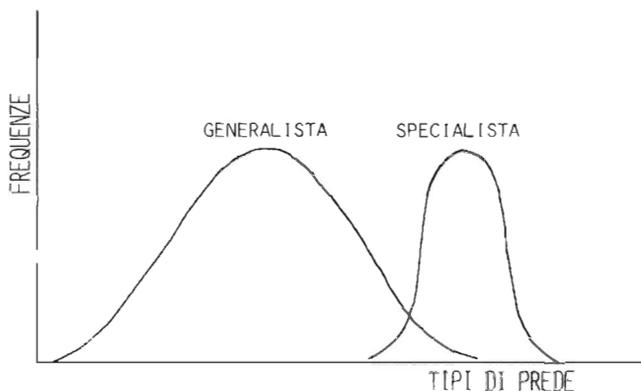


FIGURA 3. Curve specifiche di utilizzazione delle risorse (ad esempio, prede di rapaci) per una specie generalista e per una specialista.

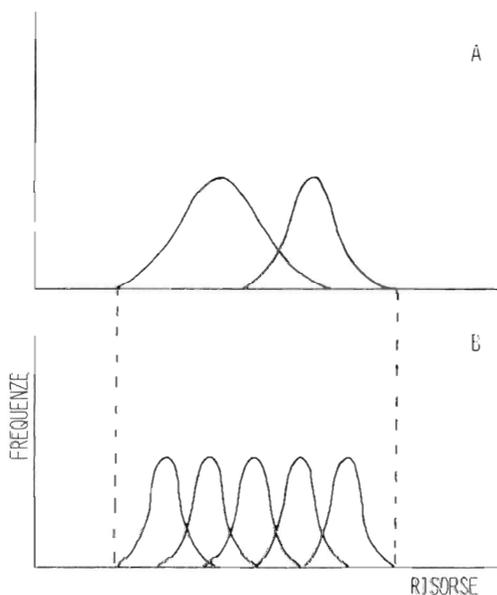


FIGURA 4. Impacchettamento delle specie su una stessa dimensione della nicchia. A) due specie che utilizzano una certa gamma di risorse; B) cinque specie che utilizzano la stessa gamma di risorse.

siano strette (Blondel 1979, Selander 1966). In Fig. 4 viene proposto un esempio in cui, su una stessa risorsa possono insistere poche (due, nel caso prospettato) o molte specie di uccelli (cinque), in relazione anche alle loro ampiezze di nicchia. Questa ipotesi è stata avanzata ad esempio per spiegare la maggiore ricchezza di specie nei tropici rispetto alle zone temperate. Si rileva infatti che in genere le nicchie delle specie tropicali sono più strette e permetterebbero la coesistenza di un maggior numero di specie (Blondel 1979, MacArthur 1972). Naturalmente questa è una

interpretazione che può spiegare solo in parte la maggior ricchezza ornitica dei tropici. Effetti sinergici sono anche attribuibili al numero di dimensioni utilizzabili ed alla loro gamma di risorse (Blondel 1979, MacArthur 1972), nonchè agli ormai classici fattori climatici e storico-evolutivi (MacArthur 1972, May 1974).

Fondamentale è anche la nozione di complementarità degli assi (Cody 1968, Schoener 1974a). In termini interspecifici essa prevede che se due specie utilizzano ugualmente una stessa dimensione, utilizzeranno in modo differenziato un'altra dimensione, mentre in termini intraspecifici la nozione di complementarità prevede che se una specie sfrutta intensamente una dimensione, dovrà proporzionalmente trascurarne un'altra. Esempi complessi di complementarità sono forniti dalle comunità di uccelli delle pianure erbose (Cody 1968). In queste comunità la separazione interspecifica totale, risultante dalla somma delle separazioni nelle tre dimensioni considerate (habitat verticale, habitat orizzontale, tipo di cibo) è costante, ma la proporzione relativa delle tre dimensioni segregative varia (Fig. 5). Numerosi altri esempi di complementarità interspecifica in vari gruppi animali sono riportati da Schoener (1974a). La complementarità interspecifica viene anche studiata tramite l'uso di semplici analisi di correlazione. Nell'ambito di una comunità si confrontano cioè per ogni specie i valori di nicchia riferiti ad una certa dimensione con quelli riferiti ad un'altra dimensione. In alcuni casi (Ulfstrand 1977) i coefficienti di correlazione sono risultati negativi, indicando cioè una proporzionalità inversa tra le grandezze e confermando quindi l'ipotesi di complementarità tra le dimensioni, mentre in altri casi (Alatalo 1982, Rolando e Robotti 1985, Saether 1982) i coefficienti sono risultati anche positivi. Bisogna tuttavia rilevare che alcuni Autori non ritengono idoneo l'impiego delle analisi di correlazione come mezzo per evidenziare eventuali complementarità (Schoener 1968). Inoltre va notato che le dimensioni complementari devono essere indipendenti (Schoener 1974a) e la mancanza di complementarità non inficia automaticamente l'ipotesi; semplicemente le dimensioni esaminate potrebbero essere in qualche misura dipendenti. Si rammenta che due dimensioni sono indipendenti tra loro quando a determinati valori della prima non corrispondono proporzionali valori della seconda (ad esempio cibo ed alberi frequentati sono dimensioni indipendenti se la specie cattura determinati insetti indipendentemente dall'albero frequentato). Sono dipendenti in caso contrario.

L'attuale teoria della nicchia utilizza l'ampiezza per formulare previsioni ecologiche anche più specifiche, come ad esempio l'ipotesi di compressione (MacArthur 1972, MacArthur e Wilson 1967). Essa prende in considerazione due dimensioni particolari della nicchia e cioè il cibo e lo spazio occupato dalla specie nel corso della ricerca trofica. L'ipotesi (che vale solo per variazioni a breve termine, non evolutive) afferma che se aumenta il numero di specie in competizione si avrà una contrazione dello spazio occupato da ognuna mentre complessivamente la gamma di cibo utilizzato rimane costante o aumenta di poco (Fig. 6). La carenza di cibo dovuta all'arrivo di nuovi competitori obbliga le specie a riaggiustamenti ecologici. Tuttavia sarà più probabile un riassetto spaziale che non una brusca contrazione nella gamma delle risorse alimentari utilizzate: in altre parole, le specie continueranno ad utilizzare i soliti cibi (ora più rari) ma andranno a cercarli in posti diversi.

Un modello analitico-grafico proposto da Cody (1974) prevede le varie modalità di coesistenza tra specie con ampiezze di nicchia differenti. Considerando principalmente due variabili, ed esattamente: 1) la differenza tra le risorse, in termini di adattamento della specie che le usa e 2) l'abbondanza delle risorse nell'habitat, l'Autore esamina le varie situazioni ambientali riscontrabili: caso di alta produttività ed abbondanza di risorse, caso di risorse simili, caso dell'arrivo di competitori ecc.,

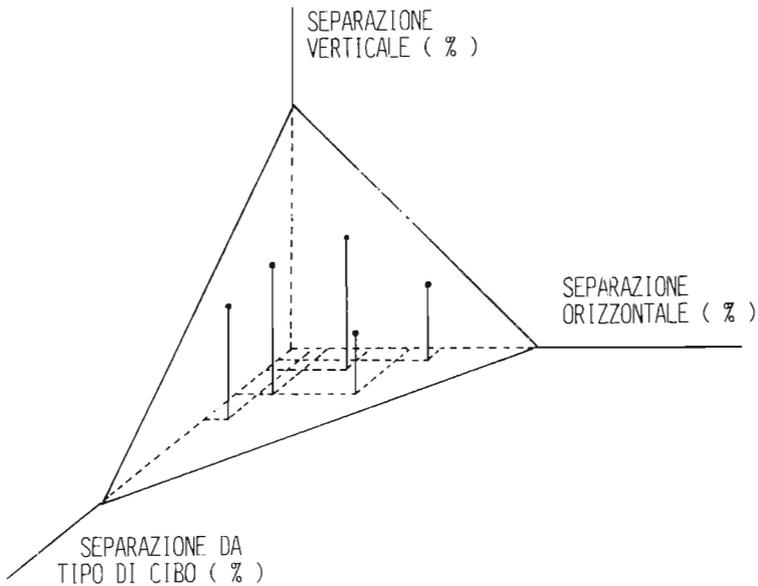


FIGURA 5. Comunità di uccelli delle praterie americane. La separazione ecologica totale è ottenuta tramite la utilizzazione di tre dimensioni differenti: distribuzione verticale, orizzontale e tipo di cibo. Le varie comunità presentano valori diversi di separazione nelle tre dimensioni, ma la separazione totale risultante dalla somma delle singole separazioni è costante. I punti indicano le differenti comunità. (Da Cody 1968, modificato).

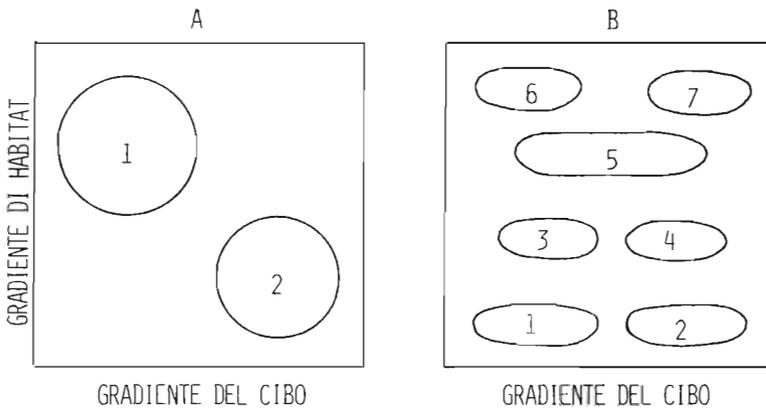


FIGURA 6. Ipotesi di compressione. I numeri indicano varie specie che utilizzano differenti tipi di cibo ed habitat. A) due specie in competizione; B) alle due iniziali se ne sono aggiunte altre cinque; ogni specie restringe l'habitat utilizzato, ma non il cibo. (Da MacArthur 1972, modificato).

indicando volta per volta quali saranno le specie favorite, se quelle generaliste o quelle specialiste.

L'ampiezza di nicchia è anche legata alla così detta ipotesi di "variazione della nicchia". Nella sua forma originaria l'ipotesi cerca di spiegare perchè alcune specie di uccelli di certe isole hanno becchi più variabili rispetto al continente (Grant 1967, Van

Valen 1965, Van Valen e Grant 1970). Si ipotizza cioè che la maggiore variabilità di becchi riscontrata nelle popolazioni di uccelli insulari sia correlata alla maggiore varietà di cibi utilizzati sulle isole e cioè, indirettamente, ad una variazione della nicchia trofica, che si amplierebbe passando dagli habitat specifici continentali a quelli insulari. Tale ipotesi è stata peraltro contestata (Soulè 1970, Soulè e Stewart 1970, Willson 1969), sottolineando il fatto che un'alta variabilità di caratteri può essere dovuta all'azione di diversi fattori come la migrazione da popolazioni geneticamente differenti e la selezione direzionale. Quest'ultimo caso si riferisce al possibile deterioramento temporaneo della canalizzazione di un carattere (bassa variabilità imposta da fattori selettivi esterni) che si viene a trovare in condizioni di vantaggio selettivo, ad esempio, per l'assenza di competitori (Soulè e Stewart 1970). Si ammetterebbe cioè che un carattere che normalmente subisce una selezione stabilizzante la quale diminuisce la sua variabilità, sopporti temporaneamente una selezione direzionale tendente ad incrementare la variabilità stessa.

Misure dell'ampiezza di nicchia - Tale parametro è di solito espresso sotto forma di indice (come per la sovrapposizione di nicchia); tuttavia, pur partendo dagli stessi dati, si otterranno risultati diversi a seconda della formula impiegata (Feinsinger et al. 1981) e pertanto i valori di ampiezza di nicchia sono soggettivi e non sono misure fisiche reali.

Probabilmente le due formule più semplici proposte dall'ecologia matematica per quantizzare l'ampiezza di nicchia sono le seguenti:

$$B_1 = - \sum p_i \log p_i \quad (\text{Levins 1968}) \quad (1)$$

$$B_2 = 1/\sum p_i^2 \quad (\text{Levins 1968}) \quad (2)$$

dove B indica l'ampiezza di nicchia e p_i è la proporzione di utilizzazione di ogni risorsa da parte della specie. Entrambe le misure vengono massimizzate quando tutte le risorse sono ugualmente utilizzate e sono invece minimizzate quando la specie utilizza una sola risorsa. Solo B_2 ha precisi limiti matematici, assumendo valori variabili da R (numero delle risorse) a 1.0.

L'equazione (1) è la formula di Shannon-Weaver (1949) che viene anche utilizzata nello studio della diversità. Se consideriamo inoltre tale espressione come esponente della base neperiana e , otterremo un'altra misura dell'ampiezza di nicchia che spesso viene impiegata per quantizzare l'ampiezza dell'habitat (cfr. altri parametri).

Negli studi di nicchia è di grande utilità poter usufruire di misure standardizzate, o, come si dice, normalizzate, con limiti tra 0 e 1. Per esempio, l'equazione (2) può essere facilmente normalizzata aggiungendo il fattore R , numero di classi di risorse utilizzate:

$$B = 1/R \sum p_i^2 \quad (\text{Feinsinger et al. 1981}) \quad (3)$$

Feinsinger et al. (1981) hanno mostrato che gli indici di ampiezza di nicchia possono essere inadeguati se tengono conto solo dell'uso delle risorse, e non della loro disponibilità (Fig. 7); essi propongono l'indice seguente, che tiene conto anche della disponibilità delle risorse nell'ambiente:

$$PS = 1 - 0.5 \sum (p_i - q_i) \quad (4)$$

dove p è la proporzione utilizzata di ogni tipo di risorsa, e q è la proporzione disponibile. PS varia da 1.0 (nicchia di ampiezza massima) a (min. q_i) quando la popolazione è specializzata nell'uso della sola risorsa più rara.

Le semplici misure sopra riportate sono spesso soggette alle incertezze dovute al rilevamento dei dati. Sorgono perciò i problemi di estensione della gamma delle

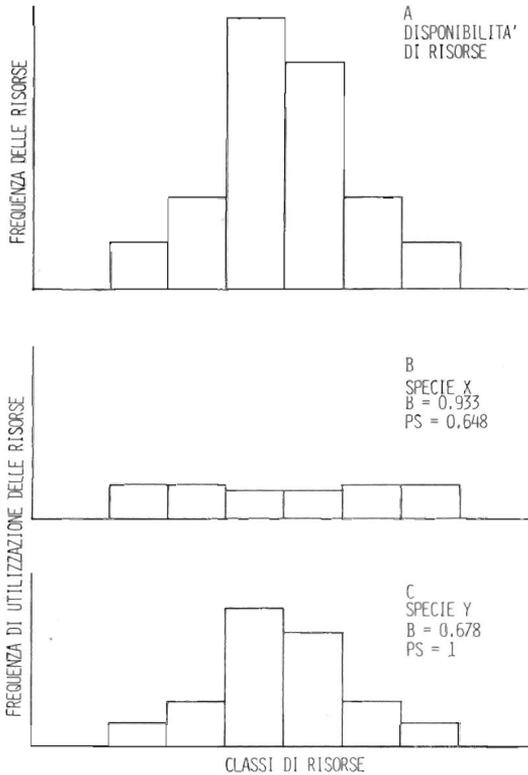


FIGURA 7. Il paradosso dell'ampiezza di nicchia. A): disponibilità relativa di sei tipi di risorse; B): uso delle risorse da parte di una specie X; C): uso delle risorse da parte di una specie Y. Impiegando la formula $B=1/R \sum p_i^2$ (eq. 3) l'ampiezza di nicchia risulta maggiore per la specie X (0.933) che per la specie Y (0.678). Invece, impiegando l'indice di somiglianza proporzionale SP (eq. 4) avremo 0.648 (specie X) e 1 (specie Y). Solo in quest'ultimo caso si raggiunge una corretta valutazione dell'ampiezza di nicchia; essa risulta più elevata per la specie Y, che presenta infatti un istogramma di sfruttamento delle risorse molto simile alla loro effettiva disponibilità. La specie X, che sfrutta di più proprio le risorse meno disponibili, è evidentemente più specializzata, ed infatti ha un valore di ampiezza (SP) più basso.

risorse, della modalità di spaziatura delle stesse e della variazione non lineare di certi parametri chimico-fisici (Colwell e Futuyma 1971). Tali problemi si riflettono sui valori ottenibili, sfalsandoli.

Colwell e Futuyma hanno proposto che la composizione specifica di comunità che utilizzano differenti tipi di risorse sia impiegata per sviluppare dei fattori di peso con i quali ciascun tipo di risorsa possa venir valutato in relazione al suo reale grado di distinzione dagli altri tipi. In altre parole, le misure proposte prendono in esame il grado di distinzione delle risorse dal punto di vista degli organismi stessi, sfruttando la composizione della comunità. In alcuni casi, utilizzando le formule originali di Colwell e Futuyma, è possibile ottenere valori negativi di ampiezza di nicchia. E' perciò consigliabile impiegare la seguente versione normalizzata e modificata da Clarke (1977):

$$W'_i = \text{antilog} (- \sum_j p'_{ij} \log p'_{ij}) \quad (5)$$

dove p'_{ij} è l'abbondanza della specie i nell'habitat (tipo di risorsa) J , e δ_j è il fattore che pesa adeguatamente la risorsa j nella comunità esaminata. L'impiego di tale formula ha permesso ad esempio di porre in risalto che è scorretto considerare una specie generalista o specialista in termini assoluti; è infatti la struttura trofica dell'intera comunità che definisce il suo status (Rolando e Robotti 1985). Di solito infatti si sostiene che una specie A che usa tutte le classi di risorse di un ambiente abbia valori elevati di ampiezza di nicchia (sarebbe generalista, perciò) e che una specie B che ne usa poche abbia bassi valori di ampiezza di nicchia (specialista). In realtà la specie A può presentare valori di ampiezza di nicchia inferiori a quelli della specie B, sempre nella situazione di utilizzazione delle risorse suindicata. È sufficiente infatti che B utilizzi le poche risorse "importanti" dal punto di vista della comunità omotica: la formula di Clarke le peserà adeguatamente fornendo come conseguenza per la specie B una ampiezza di nicchia maggiore della specie A.

Sovrapposizione di nicchia

La sovrapposizione di nicchia indica il grado di utilizzazione comune delle risorse da parte di due o più specie (vedi Fig. 2, riferita ad una sola dimensione).

Vari Autori considerano le misure di sovrapposizione di nicchia come delle valutazioni del grado di competizione esistente tra le specie esaminate; cioè un elevato valore di sovrapposizione indicherebbe forte competizione interspecifica (Cody 1974, Levins 1968, May 1975, Schoener 1974b). Tuttavia recentemente molti altri Autori hanno sostenuto che la sovrapposizione non è necessariamente una indicazione di competizione soprattutto perchè la risorsa in comune potrebbe non essere limitante (Blondel 1979, Colwell e Futuyma 1971, Pianka 1974b). In particolare, l'ipotesi della sovrapposizione di nicchia" di Pianka (1974b) prevede addirittura che il massimo tollerabile di sovrapposizione sarà minore in situazioni competitive rispetto ad ambienti meno competitivi e cioè con un rapporto domanda/offerta di risorse più ridotto. Questo Autore capovolge cioè il ragionamento e considera che, se la risorsa non è scarsa, ci potrà essere una ampia e pacifica co-utilizzazione della stessa: conseguentemente si potrà arguire che una estesa sovrapposizione può indicare una ridotta competizione. Inoltre King e Moors (1979) citano vari esempi di ricerche in cui la sovrapposizione nell'uso delle risorse viene utilizzata per dimostrare l'esistenza della competizione, ed altre ricerche in cui invece la stessa sovrapposizione serve per dimostrare il contrario.

Colwell e Futuyma (1971), nel tentativo di dipanare la questione, evidenziano la differenza tra nicchia virtuale e reale di una popolazione. Le misure di ampiezza e di sovrapposizione ottenute in condizioni naturali sono misure "reali" mentre le corrispondenti misure "virtuali" si possono solo ottenere in assenza di competizione tra le specie. In pratica le interazioni competitive spesso esistenti diminuiscono ampiezza e sovrapposizione di nicchia e quindi la nicchia reale risulta quasi sempre inferiore a quella virtuale. Considerato che, paradossalmente, come visto, la sovrapposizione di nicchia può essere considerata come indicazione sia dell'esistenza che dell'assenza di competizione, questi due Autori sostengono che l'unico modo per dimostrare l'esistenza della competizione è paragonare sovrapposizione virtuale e reale di possibili competitori. Solo nel caso in cui la sovrapposizione virtuale risulti maggiore di quella reale si può ragionevolmente sostenere di avere dimostrato l'esistenza di interazioni competitive. Si noti che termini di nicchia realizzata e fondamentale di Hutchinson sono simili ma non uguali a quelli di nicchia reale e virtuale. La nicchia realizzata di Hutchinson viene definita infatti per una intera specie, e, in caso di estesa distribuzione geografica, sarà senz'altro più ampia della

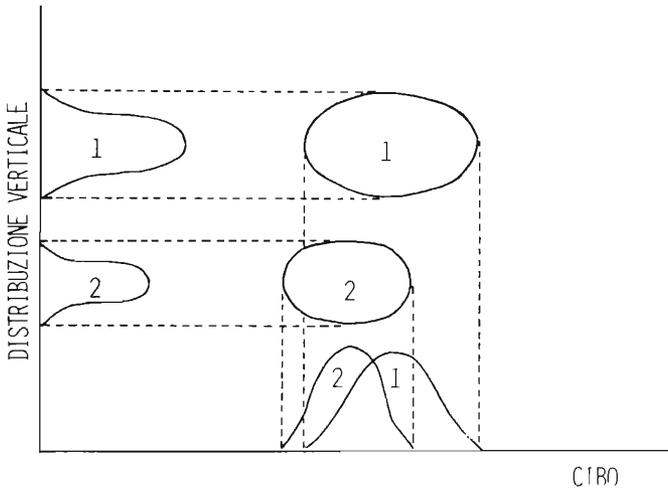


FIGURA 8. Separazione ecologica tra due specie (1 e 2), mediante l'utilizzazione di risorse indipendenti. Due specie possono realizzare nicchie completamente separate, pur sovrapponendosi ampiamente nell'uso di una delle risorse. (Da Pianka 1974a, modificato).

nicchia reale di una popolazione locale. Analogamente la nicchia fondamentale include tutti i fattori importanti per la biologia della specie - indipendentemente dalla loro effettiva esistenza in natura - e perciò risulterà più ampia della nicchia virtuale (Colwell e Futuyma 1971).

Nell'esame della sovrapposizione di nicchia, ancor più che in quello dell'ampiezza di nicchia, è di fondamentale importanza prendere in considerazione le differenti dimensioni (i fattori cioè che definiscono il ruolo della popolazione nella comunità). Molto esemplificativo, a questo proposito, il caso illustrato da Pianka (1974a) in cui due specie, che utilizzano in modo simile una dimensione (quindi con sovrapposizione di nicchia) ma non un'altra, possono risultare in realtà del tutto separate ecologicamente (Fig. 8). Si pensi ad esempio, a due specie di cince che utilizzano gli stessi insetti ma catturandoli su piante differenti. Se ci si limita alla prima dimensione (specie di insetti), dopo aver misurato l'elevata sovrapposizione nella dieta, si potrebbe pensare all'esistenza di competizione trofica; in realtà essa non sussiste minimamente, se una specie utilizza solo gli insetti che cattura sulle conifere e l'altra quelli delle caducifoglie. Provocatoriamente si potrebbe peraltro anche sostenere che proprio il fatto di una ricerca trofica così differenziata sia la prova che le due specie competano o siano state a lungo in competizione.

Molti concetti rilevanti trattati dalla teoria della nicchia come lo spostamento dei caratteri, l'impacchettamento delle specie, la massima sovrapposizione tollerabile, la somiglianza limitante ecc., significano in definitiva che deve esserci un limite alla sovrapposizione di nicchia (Pianka 1974b).

MacArthur (1972), May (1974) e May e MacArthur (1972) hanno sviluppato una teoria che prevede un limite superiore al grado di sovrapposizione tollerabile e nel contempo suggerisce che la massima sovrapposizione consentita sarebbe insensibile sia al numero delle specie che alla variabilità ambientale. Tale ipotesi, riesaminata da Pianka (1974b) con dati sugli Iguanidae, non è stata confermata perchè, nel caso considerato, il grado massimo di sovrapposizione dipenderebbe dal numero di specie e dalla competizione diffusa (cfr. par. Segregazione ecologica).

Strettamente connessa con la sovrapposizione di nicchia è la teoria grafico-analitica di Mac-Arthur (1972) che dimostra come, quando la distanza tra i valori medi dello spettro delle risorse utilizzate da 2 specie si avvicina a $\sqrt{2}$ volte la loro deviazione standard, la coesistenza interspecifica diventa precaria (cfr. par. Segregazione ecologica).

Misure della sovrapposizione di nicchia - Le formule matematiche proposte per calcolare la sovrapposizione di nicchia sono numerosissime e questo si spiega in parte con la speranza di poter quantificare tramite esse il grado di competizione interspecifica. Hurlbert (1978) ha discusso i vari indici; qui verranno proposte solo alcune delle espressioni più usate.

La formula più semplice per la misura della sovrapposizione di nicchia tra due specie è:

$$C_{ih} = 1 - 0.5 \sum (p_{ij} - p_{hj}) \quad (\text{Colwell e Futuyma 1971}) \quad (6)$$

dove p_{ij} e p_{hj} sono le proporzioni di utilizzazione della risorsa j da parte delle specie i e h .

Un altro indice, correlato ai coefficienti di competizione delle equazioni di Lotka-Volterra, che misura la probabilità di incontro interspecifico è:

$$O_{xy} = \sum (p_{xi} p_{yi}) / (\sum p_{xi}^2 \sum p_{yi}^2)^{1/2} \quad (\text{Pianka 1973}) \quad (7)$$

dove p_{xi} e p_{yi} sono le proporzioni di utilizzazione della risorsa i da parte delle specie x e y .

Molto utilizzato è anche l'indice R_0 :

$$R_0 = \frac{\sum (x_i + y_i) \log (x_i + y_i) - \sum x_i \log x_i - \sum y_i \log y_i}{(x + y) \log (x + y) - x \log x - y \log y} \quad (\text{Horn 1966, in Hogstad 1978}) \quad (8)$$

dove, in riferimento rispettivamente alle specie X e Y , x e y sono il numero totale di osservazioni mentre x_i e y_i sono il numero di osservazioni relative alla risorsa i .

Colwell e Futuyma, per superare le incertezze dovute al rilevamento dei dati (menzionate nel paragrafo precedente), propongono invece la seguente formula:

$$Y'_{ih} = -1/2 \log_2 \sum \delta_{jk} (I(p_{ij}^*) + I(p_{hj}^*) - I(t_j^*)) \quad (9)$$

dove δ_j è il fattore che pesa adeguatamente la risorsa j , k è una costante con funzione di moltiplicare (per k , appunto) il numero di risorse considerate, I una funzione tale che $I(x) = x \log x$; p_{ij}^* e p_{hj}^* sono le probabilità che un individuo della specie i o h sia associato con la stessa risorsa j ; ed infine $t_j^* = p_{ij}^* + p_{hj}^*$, cioè la probabilità che le due specie siano associate alla stessa risorsa j . Tutti gli indici sopra presentati (equazioni 5-9) hanno limiti normalizzati tra 0 e 1.

Hurlbert (1978) ha proposto un indice interpretabile in termini di frequenze interspecifiche di incontri (grado di frequenza di incontri interspecifici in relazione al grado di incontri che si realizzerebbe se ogni specie utilizzasse ogni tipo di risorsa in relazione alla sua disponibilità). Questo indice dovrebbe avere il vantaggio di considerare anche la disponibilità delle risorse, oltre al loro uso da parte delle specie, analogamente all'indice PS (eq...) di ampiezza di nicchia, ed è formulato:

$$L = (A/XY) \sum (x_i y_i / a_i) \quad (\text{Hurlbert 1978}) \quad (10)$$

dove a_i è l'abbondanza del tipo i della risorsa, A è l'abbondanza totale delle risorse, x e y sono il numero di individui delle due specie che utilizzeranno la risorsa i , X e Y il numero totale di individui. L varia da 0 (quando nessuna risorsa è condivisa dalle

due specie), a 1 (quando le due specie utilizzano le risorse in proporzione alla loro disponibilità), assumendo anche valori maggiori di 1 se le specie preferiscono alcune risorse e le loro preferenze coincidono.

Le formule presentate sono solitamente impiegate riferendosi ad un sola dimensione di nicchia. Tuttavia è molto spesso utile avere delle informazioni sul grado di sovrapposizione globale tra due specie, cioè sulla loro effettiva nicchia multidimensionale. Si cerca in pratica di ottenere un valore medio di sovrapposizione. Il problema è risolvibile considerando il grado di relazione esistente tra gli assi esaminati. Se tali assi sono completamente indipendenti, la miglior stima di sovrapposizione media si ottiene con il prodotto dei valori di sovrapposizione relativi alle singole dimensioni; viceversa, se essi non sono indipendenti sarà più corretta la media aritmetica dei valori (Cody 1968 e 1974). Entrambi i metodi danno peraltro risultati approssimati e spesso la sovrapposizione risulta sovrastimata se si usa la media aritmetica o sottostimata se si usa il prodotto (Cody 1974). E' allora preferibile operare una integrazione dei dati di tutti gli assi, considerando contemporaneamente tutte le risorse ed evitando così una classificazione soggettiva delle risorse stesse (May 1975). I valori medi di sovrapposizione ottenuti possono essere sinteticamente impiegati utilizzando l'analisi delle affinità ecologiche tramite i dendrogrammi. Noti i valori di sovrapposizione di nicchia per tutte le coppie di specie si otterrà una matrice, a cui sarà sufficiente applicare uno dei vari programmi di calcolo (Cody 1974, Sneath e Sokal 1973), per poter poi tracciare il dendrogramma che chiarisce graficamente i rapporti esistenti tra le varie specie in termini di utilizzazione comune delle risorse (un esempio in Fig. 9).

Anche i valori di sovrapposizione di nicchia, come quelli di ampiezza di nicchia, variano a seconda della formula impiegata, pur partendo dallo stesso stock di dati. Alatalo e Alatalo (1979b) in un interessante e, in un certo senso, anche sconcertante articolo, esaminano le proprietà di alcuni indici. Paragonando tra loro i valori ottenuti impiegando quattro delle equazioni precedentemente presentate e cioè C_{xy} (eq. 5), O_{xy} (eq. 6), R_o (eq. 7) e γ'_{ih} (eq. 8), questi Autori hanno evidenziato che, mantenendo la stessa organizzazione di nicchia, ma aumentando artificialmente il numero di tipi di risorse considerati C_{xy} e R_o mantengono (come atteso, visto che l'organizzazione ecologica non muta) valori costanti, anche se diversi tra loro, mentre γ'_{ih} e soprattutto O_{xy} tendono ad incrementare. Si deve perciò concludere che nel caso di categorizzazioni artificiali (aumento discrezionale del numero di risorse considerate) alcuni indici non subiscono alterazioni mentre altri (spesso i più sofisticati) le subiscono. In particolare la misura probabilistica O_{xy} sembra inadatta per dati riferiti all'uso delle risorse.

Altri parametri

Oltre all'ampiezza e sovrapposizione di nicchia esistono una serie di altri parametri che possono utilmente essere impiegati nello studiare le modalità di ripartizione delle risorse.

Tra questi, quello probabilmente più utilizzato è quello della diversità. Spesso tuttavia il termine usato a sproposito, tanto che è stato suggerito di abbandonarlo, proponendo nel contempo parametri alternativi (Hurlbert 1971). E' quindi necessario, introducendo i vari indici di diversità, riferirsi rigorosamente al significato originario di diversità, parametro che rende conto sia del numero di specie presenti (ricchezza) che della loro abbondanza relativa.

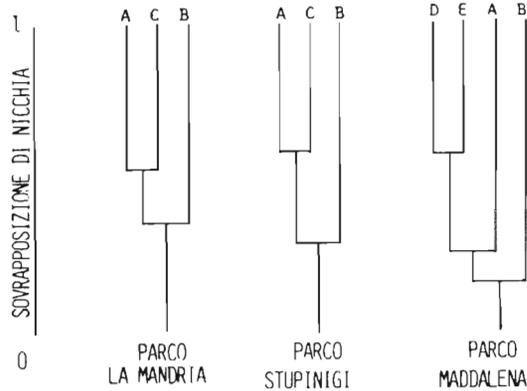


FIGURA 9. Dendrogrammi di sovrapposizione di nicchia relativi alle specie di cince di tre aree dell'Italia Nord-occidentale. a Cinciallegra, b Cinciarella, c Cincia bigia, d Cincia mora, e Cincia dal ciuffo. Le sovrapposizioni sono in genere minori al parco della Maddalena (il dendrogramma si ramifica a bassi valori di sovrapposizione); infatti questa zona presenta le migliori condizioni per favorire la coesistenza (alta diversità vegetale). L'esame specifico dei rami indicherà poi, all'interno di ogni area, il grado di affinità ecologica delle varie specie (Da Rolando 1982).

TABELLA I. Diversità di tipo α , β , γ , per quattro biotopi in relazione alle specie presenti. I valori indicano l'abbondanza specifica; per ogni biotopo la loro somma è sempre 100, per ogni specie è sempre 80.

$H'\alpha$ aumenta con il crescere del numero di specie e con l'equilibrarsi delle loro abbondanze.

$H'\beta$ misura le differenze nella struttura dei popolamenti e diminuisce con l'aumentare della somiglianza tra i popolamenti stessi.

$H'\gamma$ cumula la diversità dei vari biotopi e si calcola aggiungendo progressivamente i dati: già $H'\gamma$ riferita ai primi tre biotopi (uguale a $H'\alpha_{1,2,3}$) è massima poichè tutte e cinque le specie sono presenti con uguale abbondanza relativa (60 cioè ogni specie con una abbondanza che è il 20% del totale) (Da Blondel 1979, modificato).

Biotopi Specie	1	2	3	4
A	50	0	10	20
B	50	0	10	20
C	-	0	60	20
D	-	50	10	20
E	-	50	10	20
$H'\alpha$	1	1	1.77	2,32
$H'\beta$		1	0.61	0.12
$H'\gamma$	1	2	2,32	2,32
	$(H'\alpha_1)$	$(H'\alpha_{12})$	$(H'\alpha_{123})$	$(H'\alpha_{1234})$

Possono essere indicati tre tipi principali di diversità, calcolabili mediante le seguenti espressioni:

$$H'\alpha = - \sum p_i \log_2 p_i \quad (\text{Shannon-Weaver 1949}) \quad (11)$$

$$H'\gamma = H'\alpha_{1, 2, 3 \dots n} \quad (\text{Blondel 1979}) \quad (12)$$

$$H'\beta = H'\alpha_{1,2} - 0,5 (H'\alpha_1 + H'\alpha_2) \quad (\text{Blondel 1979}) \quad (13)$$

dove p_i è la proporzione di individui della specie i all'interno di un certo popolamento. $H'\alpha$ è la diversità intra-biotopo e misura il livello di complessità del popolamento; $H'\gamma$ si riferisce invece ai vari biotopi presenti in una certa area geografica ed infatti si calcola come $H'\alpha$, solo estendendo l'indagine a più biotopi contemporaneamente; $H'\beta$ infine misura la differenza tra i popolamenti di due biotopi contigui (in Tab. I un esempio di calcolo dei tre tipi di diversità). Tutte queste diversità danno indicazioni indirette sulla organizzazione di un popolamento; tuttavia il loro impiego può risultare utile nello studio di popolamenti o comunità, ad esempio, per dimostrare che, come risultato dell'azione di forze selettive parallele, la struttura ecologica di comunità molto distanti tra loro risulta simile (Blondel 1979, cfr. par. Aspetti evolutivi).

Il baricentro di una specie serve invece a misurare il suo preferendum ecologico ed è utile nel caso si vogliono evidenziare le differenti disposizioni delle specie nell'ambiente esaminato. Si calcola:

$$g = \frac{X_1 + 2 X_2 + 3 X_3 + \dots + n X_n}{\sum X} \quad (\text{Daget 1976}) \quad (14)$$

dove X_1, X_2 ecc. sono le abbondanze della specie nelle classi 1, 2 ecc. della dimensione considerata.

Infine l'ampiezza dell'habitat indica la distribuzione della specie nell'ambiente e non è altro che l'ampiezza di nicchia, quando si considerino le sole dimensioni spaziali dell'ambiente esaminato. Si calcola:

$$AH = e^{H'} \quad (\text{Pielou 1969}) \quad (15)$$

dove $H' = -\sum p_i \log_e p_i$, e p_i indica la proporzione di contatti della specie per il tipo di risorsa i . In questo caso (come per l'ampiezza di nicchia) possiamo utilizzare il parametro per distinguere le specie generaliste (alti AH) da quelle specialiste (bassi AH).

I CAMPI DI INDAGINE

Segregazione ecologica

La scuola americana di Levins e MacArthur spiega la maggior parte dei fenomeni di segregazione ecologica tramite modelli di interazione competitiva; in questi ultimi anni peraltro tale impostazione è stata contestata. Recentemente, Autori contrari ad una enfaticizzazione eccessiva della competizione (Connor e Simberloff 1979, Simberloff 1983, Strong et al. 1979), hanno polemizzato con altri che sottolineavano invece il ruolo fondamentale della competizione stessa (Connell 1983, Roughgarden 1983). I primi, ispirandosi all'epistemologia di Popper (1968), sostengono che, per avvalorare una certa tesi, si devono prima esaminare tutte le possibili alternative ad essa, ed in particolare un'alternativa che nel nostro caso prevede l'assenza di interazioni tra le specie (ipotesi nulla). Se il ricercatore fallisce già nel falsificare l'ipotesi nulla non potrà certo concludere che esistano interazioni competitive (ma nemmeno che non esistano). Questo tipo di approccio-molto cauto e critico nei confronti della competizione-sarebbe tuttavia minato dalla scarsa validità statistica dei test utilizzati per rigettare l'ipotesi nulla (Toft e Shea 1983).

Il suriportato dibattito è forse anche la conseguenza della crescita vertiginosa e sconsiderata delle conoscenze, accompagnata da un parallelo incremento del numero di

concetti ed asserzioni tautologiche. Clamorose e dannose tautologie possono insorgere se si semplificano troppo certe teorie: se l'evoluzione fosse riassunta come "la sopravvivenza del più adatto" e si definisse il più adatto come "colui che sopravvive", allora, da questi due assiomi, si potrebbe dedurre che l'evoluzione è "la sopravvivenza di chi sopravvive", un'asserzione svuotata di ogni significato (Peters 1976). Anche se non è sempre facile identificare le tautologie (causa il gran numero di assiomi spesso impiegati) è stato tuttavia possibile rilevare che molti concetti ecologici come competizione, diversità, successione, ecologica ecc. presentano caratteristiche tautologiche (Peters 1976).

Nell'ambito stesso della definizione di nicchia, se si considerano solo le dimensioni strettamente intersegregative e prevalentemente competitive, è chiaro poi che qualsiasi risultato finirà per confermare l'importanza della competizione.

Il cosiddetto "principio di Gause" (1934) postula che due popolazioni di specie diverse non possono a lungo coesistere se competono per una risorsa che è l'unico diretto fattore limitante entrambe le popolazioni. Spesso due popolazioni che competono per una stessa risorsa essenziale coesistono (Ayala 1969 e 1970), perchè risultano in realtà limitate da vari fattori densità-dipendenti; la coesistenza in tal modo non potrebbe essere considerata come prova di invalidazione del principio. Il principio di Gause viene spesso indicato come principio di esclusione competitiva e formulato sostenendo che due specie con nicchia identica non possono coesistere. Così enunciato risulta intrinsecamente vuoto di significato (anche se vero), poichè è impossibile che due specie abbiano nicchia permanentemente uguale; inoltre il termine "esclusione competitiva" è sviante, perchè enfatizza la possibilità di coesistenza interspecifica, quando ciò che deve essere spiegato è proprio che le specie, di fatto, coesistono (Darlington 1972).

In letteratura vengono distinti vari tipi di competizione (termine che già di per sé viene definito in modo non univoco dai vari Autori): la *competizione diffusa* che descrive l'effetto competitivo totale di un certo numero di competitori interspecifici (MacArthur 1972, Pianka 1974b); la *competizione per interferenza* (Alatalo 1981, Cody 1974, Nudds 1982) che si riferisce alle interferenze comportamentali di aggressione interspecifica (perciò analoga alla competizione diretta); ed infine la *competizione per sfruttamento* (Alatalo 1981, Alatalo e Alatalo 1979a) che si riferisce alle interazioni indirette che si manifestano tra le specie nella ricerca del cibo o comunque nella utilizzazione di risorse comuni (perciò analoga alla competizione indiretta).

Un esempio classico di approccio analitico è la teoria di MacArthur (1972) sulla competizione e la coesistenza: a) in condizioni di competizione diffusa, la presenza di più competitori può portare all'eliminazione di una specie; b) in particolare, quando la distanza tra i valori medi delle risorse utilizzate da due specie si avvicina a $\sqrt{2}$ volte la loro deviazione standard, la coesistenza diventa precaria. Consideriamo tre specie-popolazioni (1, 2 e 3) con le rispettive curve di utilizzazione delle risorse j (U_{1j} , U_{2j} , U_{3j}). Sia d la distanza tra le medie delle curve U , e σ la deviazione standard dalla media (Fig. 10). Quando, in conseguenza dello spostamento di una curva di utilizzazione, d diventa minore di $\sqrt{2} \sigma$, una delle specie tenderà ad essere eliminata dalla competizione. La Fig. 11 riporta in ordinata α , il coefficiente di competizione, e in ascissa d/σ . Ammettiamo che la specie in mezzo sia ad una distanza D da ciascuna specie adiacente (avrà perciò uno stesso grado di competizione con ognuna). Se tale specie si sposta nella utilizzazione delle risorse di uno spazio h , si avvicinerà di h ad una specie (distanza quindi $D-h$) e si allontanerà di h dall'altra

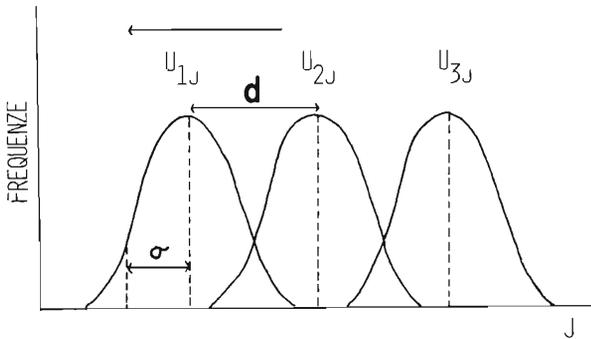


FIGURA 10. Competizione interspecifica. Tre curve specifiche di utilizzazione della risorsa J . 1-3 specie considerate; U_{1j} - U_{3j} curve specifiche di utilizzazione delle risorse; d distanza tra le medie delle curve; σ deviazione standard dalla media; la freccia indica un eventuale spostamento della curva di utilizzo con avvicinamento della specie 2 alla 1. (Da MacArthur 1972, modificato).

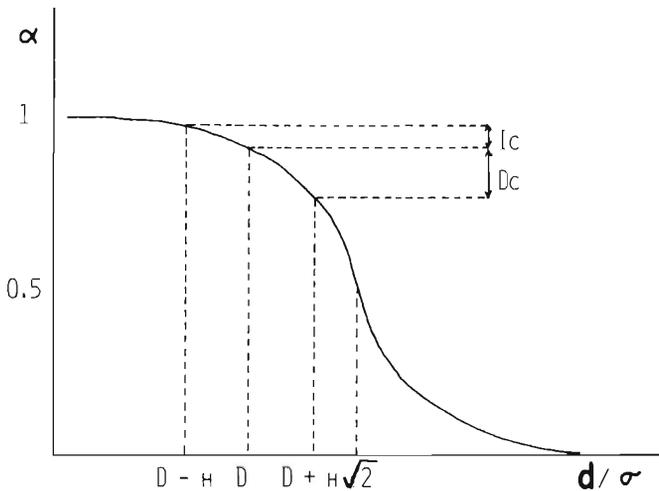


FIGURA 11. Competizione interspecifica. Risultati dello spostamento della specie 2 verso la specie 1 (come da Fig. 10). α coefficiente di competizione; D distanza iniziale tra la specie 2 e ciascuna delle specie adiacenti; h spostamento della specie 2; I_c incremento di competizione dovuto all'avvicinamento delle specie 2 alla 1; D_c decremento di competizione dovuto all'allontanamento della specie 2 dalla 3 (Da Mac Arthur 1972, modificato).

specie (distanza quindi $D+h$). Ipotizziamo che la specie 2 si avvicini alla 1 (come indicato in Fig. 10 dalla freccia). Si noterà a questo punto che, causa la convessità della curva (Fig. 11), l'incremento di competizione I_c dovuto alla interazione con la specie avvicinata 1 (dovuto cioè alla nuova posizione $D-h$) è minore rispetto al decremento di competizione D_c dovuto alla interazione con la specie allontanata 3 (posizione $D+h$). In totale quindi la specie 2 compete un pò di più con la 1, ma comperterà molto meno

con la 3, e questa nuova condizione favorirà la coesistenza. Il punto $d/\sigma = \sqrt{2}$ ($d = \sqrt{2} \sigma$) corrisponde ad un punto di flesso della curva: per valori da 0 a $\sqrt{2}$ la situazione competitiva è sopportabile (anzi, più favorevole, come visto),; ma per valori superiori a $\sqrt{2}$ la situazione si inverte e l'aumento di α dovuto alla interazione con la specie 1 diventa maggiore del decremento dovuto alla interazione con la specie 3. Ecco quindi che la specie 2, quando si avvicina alla 1 oltre la distanza $d = \sqrt{2} \sigma$ sarà in condizioni sempre più precarie e tenderà ad essere esclusa dal sistema.

La validità di questi modelli deve comunque ancora essere verificata da studi sul terreno, superando le limitazioni ambientali che non permettono in genere verifiche immediate. L'analisi teorica fa quindi da stimolo e guida essenziale all'esplorazione e alla ricerca empirica in natura.

Uno degli approcci sperimentali più utilizzati per lo studio della segregazione ecologica, è quello di paragonare le organizzazioni di due o più comunità che differiscano tra loro solo nel numero di specie. In questo modo, l'eventuale allargamento o restringimento di nicchia di alcune specie può essere interpretato come risultato di una diminuita o aumentata pressione competitiva. Esempi di "spostamento di nicchia" sono numerosi in letteratura (Alatalo 1981, Herrera 1978a, Hogstad 1978, Rolando 1983). Peraltro, alla luce della teoria popperiana, risulta evidente che gli Autori in genere si sono scarsamente preoccupati di verificare le varie spiegazioni alternative alla competizione né tantomeno hanno cercato di esaminare l'ipotesi nulla. Considerato poi che spesso le comunità paragonate differiscono, oltre che nel numero di specie, anche in altri fattori ambientali, la competizione risulta così essere una tra le tante possibilità esplicative, non certamente l'unica. In alcuni casi, infatti, altri fattori possono influire sullo spostamento di nicchia, dalla distanza geografica tra le comunità (Herrera 1978a), alle differenze più o meno accentuate nella struttura e composizione vegetale (Herrera 1978a, Rolando 1983). Spostamenti di nicchia, nuovamente interpretati sulla base della competizione interspecifica, sono stati addirittura rilevati paragonando tra loro gruppi di uccelli (guild) con differente composizione specifica, ma presenti all'interno di una stessa area di studio (Alatalo 1981). Dati di questo tipo forse enfatizzano eccessivamente il ruolo della competizione, che agirebbe cioè istantaneamente, modificando significativamente la distribuzione spaziale delle varie specie. E' infatti necessario ricordare a questo proposito che il comportamento dei gruppi misti di uccelli sembra essere il risultato dell'azione simultanea di forze selettive derivanti da vantaggi ottenuti con il comportamento gregario; in particolare si tratterebbe di una mediazione continua tra il vantaggio di una più efficace ricerca del cibo e quello di una più valida difesa dai predatori (Herrera 1979).

Altri studi sottolineano poi che molte organizzazioni segregative delle specie sono prevalentemente spiegabili in termini di struttura vegetale, produttività, uso differenziato di microhabitat ecc., piuttosto che in termini di competizione interspecifica (Cody 1981, Collins et al. 1982, Nudds 1982, Rolando e Robotti 1985).

Un altro approccio sperimentale allo studio della segregazione ecologica analizza l'organizzazione delle comunità insulari. Per quanto concerne la nicchia, è stato ripetutamente osservato che, alla diminuzione del numero di specie presenti sulle isoie, fa riscontro un allargamento specifico delle loro nicchie medie (Cody 1974, Ferry et al. 1976, Lack 1969 e 1976, MacArthur 1972, Massa 1981). Il fenomeno è spiegabile considerando che la perdita di un certo numero di specie si traduce in un rilascio competitivo che permetterebbe quindi un allargamento delle curve specifiche di utilizzazione delle risorse. La saturazione ecologica insulare viene inoltre

generalmente completata da un aumento della densità specifica nei confronti della terraferma, anche ciò interpretabile, se si vuole, come effetto della diminuita pressione competitiva (MacArthur 1972, MacArthur et al. 1972). Paragonando ad esempio le comunità ornitiche di due vecchie fustaie in Provenza ed in Corsica, Blondel (1979) ha evidenziato, accanto ad un impoverimento insulare del numero di specie, un parallelo chiaro aumento compensativo della densità, che risulta infatti più alta in Corsica. I dati soprariportati sembrano essere un'ottima prova del ruolo giocato dalla competizione nel determinare la struttura delle nicchie insulari, anche se alcuni dubbi sulla opportunità dei paragoni tra isole e terraferma sono stati avanzati (discussione in proposito in MacArthur 1972).

L'alimentazione è un mezzo segregativo di notevole importanza. Spesso tuttavia l'approccio a questo problema viene condotto in modo del tutto svincolato dal concetto di nicchia, laddove il cibo utilizzato è senza dubbio una dimensione non trascurabile della nicchia stessa. Numerosi studi hanno dimostrato che la differenziazione trofica (diversità di prede o diversità di misura delle stesse) spesso favorisce la coesistenza interspecifica (Croxall e Prince 1980, Fasola et al. 1981, Herrera e Hiraldo 1976, Prince 1980, Rolando 1983, Waite 1984).

L'analisi della nicchia trofica permette inoltre di ottenere informazioni ecologiche più specifiche. E' stato ad esempio dimostrato che l'assenza di molte specie di Microtinae nel Sud Europa è il fattore causale che spiega da una parte la mancanza, nell'area mediterranea, di alcune specie di rapaci notturni invece comunemente preseti nel Nord Europa, e dall'altra gli aggiustamenti dell'ampiezza di nicchia trofica subiti dalle specie di rapaci mediterranei rispetto alle specie settentrionali. Tali aggiustamenti di nicchia riflettono anche una differenziazione nei metodi di utilizzazione delle prede, visto che i rapaci mediterranei catturano prede (come gli insetti) invece scarsamente sfruttate da quelli settentrionali (Herrera e Hiraldo 1976).

Gli studi sulla nicchia trofica potrebbero essere determinanti nel chiarire se una risorsa è limitante o meno, permettendo conseguentemente una valutazione più corretta del ruolo della competizione. In alcuni casi sembra, ad esempio, che le specie siano fortemente opportunistiche, senza evidenti interazioni competitive, ma questo sarebbe possibile perchè le risorse utilizzate sono non limitanti (Marks e Marti 1984). Si deve comunque anche ricordare che non sempre la dimensione trofica risulta un valido mezzo segregativo (Brown et al. 1981). Quale è dunque l'importanza relativa della dieta alimentare nell'ambito delle strategie segregative? Il tema della relativa importanza delle dimensioni della nicchia è stato affrontato da Schoener (1974a) in termini molto generali a livello di vari gruppi animali. Dalla sua analisi risulta che nelle segregazioni ecologiche le dimensioni relative all'habitat specifico sono spesso più importanti delle dimensioni trofiche che a loro volta sono molto più rilevanti delle dimensioni temporali. Lack (1971) ha tentato un'analisi sistematica della frequenza dei meccanismi di separazione ecologica tra specie di uccelli, concludendo che il meccanismo più diffuso in genere tra gli uccelli è il cibo, mentre l'habitat separa la maggior parte di Passeriformes.

Variazioni stagionali

I parametri della nicchia, analizzati nel corso delle stagioni o degli anni, mostrano significative variazioni, in risposta ai molteplici cambiamenti connessi con l'alternarsi delle condizioni climatiche e biologiche (Alatalo 1982, Rolando 1982, Rolando e Robotti 1985, Saether 1982, Ulfstrand 1977). Questi cambiamenti riflettono le variazioni subite da una serie di fattori ecologici come: il numero di specie di competitori, la produttività ambientale ed in parte anche la struttura vegetale, a loro volta dipendenti da fattori biologici e climatici.

Competitori - Il numero di possibili competitori dipende dalla ricchezza specifica delle singole comunità, che può cambiare, spesso anche in modo brusco, dall'inverno all'estate. A seconda del popolamento considerato e della posizione geografica dell'area di studio, la maggior ricchezza specifica potrà verificarsi o in estate o in inverno (si semplifica la trattazione considerando solo queste due stagioni). Ad esempio, la ricchezza specifica dei gruppi misti di cincie e specie associate in pianura Padana è maggiore in inverno rispetto a quella rilevabile alla fine dell'estate, e questo è ovviamente conseguente all'arrivo di specie con erratismi verticali invernali (Rolando e Robotti 1985); al contrario altri popolamenti spiccatamente insettivori avranno una maggior ricchezza specifica durante il periodo primaverile-estivo. Ovviamente, maggiore è la ricchezza specifica e maggiore sarà la probabilità di interazioni competitive. Secondo la già menzionata ipotesi di compressione, se la pressione competitiva varia stagionalmente, si dovrebbe assistere alla riorganizzazione della distribuzione spaziale piuttosto che ad una variazione della dieta della specie. Conseguentemente, quando aumenta il numero dei competitori, si dovrebbe rilevare una diminuzione dell'ampiezza spaziale di nicchia, come è stato a volte constatato (Alatalo 1982).

L'andamento della pressione competitiva stagionale, oltre che al numero di competitori, è spesso direttamente legato all'abbondanza delle risorse. In quest'ottica, la scarsità invernale di cibo può essere responsabile della maggior pressione competitiva in tale periodo. È stato ad esempio rilevato che la frequenza delle interazioni competitive dirette è maggiore durante la cattiva stagione (Rolando e Robotti 1985). Nonostante ciò, alcuni dati relativi a querceti californiani indicano che la sovrapposizione di nicchia rimane generalmente costante tra le specie residenti nel corso dell'anno, suggerendo con questo che tali specie forse mantengono costante il proprio ambiente competitivo indipendentemente dall'habitat e dalla stagione (Cody 1974).

Produttività - La produttività è un altro fattore che determina variazioni stagionali della nicchia. Ad esempio le variazioni di densità di insetti (a loro volta dipendenti per esempio dall'andamento delle precipitazioni) incidono profondamente sulla distribuzione spaziale degli insettivori; in particolare è rilevabile che la densità di insetti determina accentuati cambiamenti nella dimensione e composizione delle comunità ornitiche, con alcune specie presenti solo negli anni più produttivi ed altre solo in quelli meno produttivi (Cody 1981). Alcune osservazioni suggeriscono che l'aumento delle ampiezze di nicchia riscontrato in inverno dipenda da una diminuzione della produttività ambientale, che forzerebbe le varie specie a cercare cibo in zone normalmene non frequentate (Rolando e Robotti 1985). Tale ipotesi sarebbe confermata da alcune considerazioni secondo le quali gli uccelli diverrebbero meno specializzati nella ricerca alimentare quando il cibo è scarso (Emlen 1966, MacArthur e Pianka 1966). Tuttavia altri dati indicano che in inverno l'ampiezza di nicchia può essere inferiore a quella estiva, suggerendo che la produttività non sia sempre il fattore più importante nella regolazione della nicchia (Alatalo 1982). Un discorso analogo può essere condotto per la sovrapposizione di nicchia; in alcuni casi essa è risultata più alta in inverno che in estate (Rolando e Robotti 1985, Ulfstrand 1977) mentre in altri è risultato vero l'opposto (Alatalo 1982). Quest'ultimo caso è spiegabile ricorrendo alla presenza di interazioni competitive che sarebbero maggiori in estate (Alatalo 1982). Tuttavia è necessario non ricadere nell'errore di considerare la sovrapposizione di nicchia necessariamente come indicazione del tasso di

competizione interspecifica. Un'ampia sovrapposizione, come visto, può indicare o forte competizione, oppure, al contrario, mancanza di competizione. La pura e semplice considerazione dell'effetto della produttività è ovviamente immune da tali artificiosità.

Struttura vegetale - La struttura vegetale (qualsiasi carattere strutturale della fitocenosi che abbia importanza per la specie in esame, dalla forma e dimensione delle foglie alla organizzazione in strati vegetali) influenza grandemente la nicchia specifica (Cody 1981). E' chiaro che eventuali cambiamenti stagionali nella struttura potranno riflettersi sulle comunità ornitiche: ad esempio, la presenza di un costante manto nevoso invernale nei boschi di conifere delle alpi occidentali sembra responsabile del differente comportamento dei popolamenti delle cinicie montane rispetto a quelle di pianura (Rolando 1983).

Analisi di comunità ornitiche condotte nel corso dell'anno permettono a volte di evidenziare regole generali dell'organizzazione ecologica. In alcuni boschi di leccio della Spagna meridionale, ad esempio, le specie residenti sono più specializzate nella ricerca alimentare rispetto alle non-residenti, probabilmente in risposta ad un ambiente scarsamente stagionale, che favorirebbe lo scarso eclettismo dei taxa stanziali (Herrera 1978b). In ambienti fortemente stagionali, come ad esempio il Mohave Desert in California (ma il fenomeno è con tutta probabilità generalizzabile ad altri ambienti), le comunità di uccelli svernanti tendono a riunirsi in gruppi misti di individui, comportamento sviluppato forse per ottimizzare la ricerca di cibo e supplire così alle carenze alimentari della cattiva stagione (Cody 1974).

Successioni ecologiche e modificazioni ambientali

Il processo di colonizzazione di un ambiente non popolato in precedenza viene denominato successione ecologica primaria, mentre si parla di successione ecologica secondaria nel caso della ricolonizzazione di un ambiente i cui esseri viventi siano stati eliminati da cause traumatiche (Dajoz 1972). Tra i caratteri che sono tipici di una successione ecologica secondaria ricordiamo: l'aumento della stratificazione vegetale, l'aumento della diversità e densità degli organismi, l'accumulo di biomassa con diminuzione della produzione netta e aumento della respirazione, l'aumento della complicazione della organizzazione interna della comunità ed infine l'acquisizione di una qualche forma di stabilità (Blondel 1979).

La tematica della successione ecologica riguarda direttamente la nicchia, intesa come studio della coesistenza interspecifica. Ogni stadio serale presenterà una precisa composizione della comunità in modo che la distribuzione sistematica e la variazione di densità specifiche nel corso della successione siano tali da facilitare al massimo la coesistenza. Infatti le specie congeneriche (quelle cioè con maggiori possibilità di interazioni competitive) non si distribuiscono a caso durante la colonizzazione ambientale, ma utilizzano prevalentemente stadi serali differenti (Blondel 1979, Cody e Walter 1976, Saether 1983a).

Se consideriamo poi l'ampiezza di nicchia nel corso di una successione ecologica (espressa come baricentro o ampiezza di habitat) si rileverà che le specie degli stadi intermedi in genere presentano una maggiore ampiezza di nicchia, suggerendo quindi l'esistenza di minori forze selettive (Blondel 1979). L'andamento dell'ampiezza di nicchia viene ben descritto nella Fig. 12 dove si nota che gli specialisti si collocano nei primi e negli ultimi stadi serali (ad esempio le allodole nelle praterie ed i picchi nei boschi maturi). In realtà, considerando che i primi stadi serali sono più effimeri

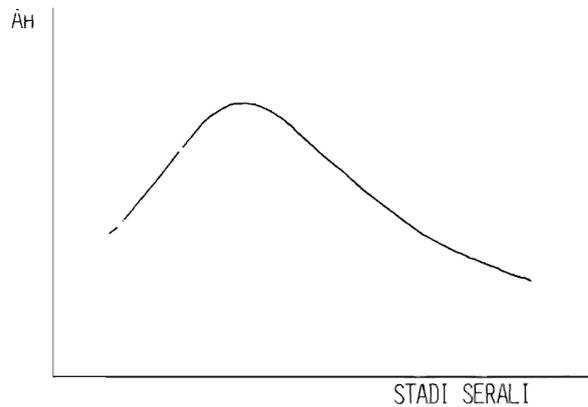


FIGURA 12. Variazione dell'ampiezza di nicchia in funzione del succedersi dei vari stadi serali. AH ampiezza di habitat, o di nicchia (Da Blondel 1979, modificato)

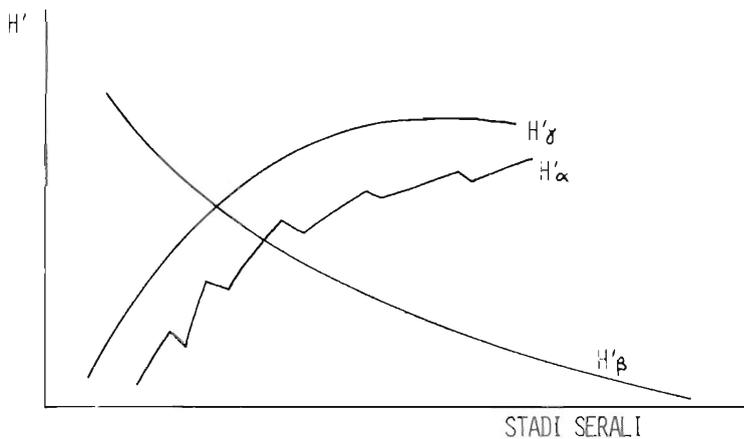


FIGURA 13. Andamento dei vari tipi di diversità in funzione del succedersi dei diversi stadi serali. H' diversità (Da Blondel 1979, modificato).

(presentano cioè un'alta velocità di rinnovamento e quindi durano poco), ci si potrebbe attendere che le specie in essi presenti tendino di utilizzare al massimo l'ambiente, allargando la loro nicchia. E' pertanto ammissibile che i primi stadi serali (ad esempio praterie) siano meglio sfruttati da specialisti come risultato della loro semplicità strutturale.

Un altro approccio allo studio della nicchia nelle successioni ecologiche proposto da Blondel e Bourlière (1979), esamina l'andamento dei vari tipi di diversità in funzione dei differenti stadi serali. Osservando la Fig. 13, si potrà notare che la curva di H'_γ presenta una crescita iniziale indicante come nel corso di una successione ecologica si instaurino sempre nuove condizioni che permettono la realizzazione di nuove nicchie; ad un certo punto poi, la diversità H'_γ non cresce più, suggerendo che il

massimo dell'impacchettamento tra le specie è stato raggiunto. H'_α rende conto delle modalità di ripartizione dello spazio e quindi delle nicchie realizzate: è massima negli ultimi stadi serali dove il numero di nicchie è maggiore. H'_β infine diminuisce costantemente perchè con l'aumento della complessità vegetale la differenza tra le diversità di due stadi successivi tende a scomparire; tale andamento indica perciò che il tasso di rinnovamento delle nicchie decresce con l'aumentare della complessità ambientale. Direttamente connessa alla tematica delle successioni ecologiche è quella delle modificazioni ambientali operate dall'uomo. Ci si può infatti domandare quale sia l'effetto determinato dalle modificazioni o alterazioni dell'ambiente sulle strategie di coesistenza ornitica. Si è potuto rilevare, ad esempio, che l'inquinamento organico è responsabile dei bruschi cambiamenti intervenuti nell'organizzazione ecologica dei popolamenti di laro-limicoli della Camargue (Blondel 1979, Blondel e Isenmann 1973). Nel breve intervallo dal 1956 al 1970, i popolamenti di gabbiani, sterne e avocette della zona umida francese hanno manifestato un evidente fenomeno ornitico di eutrofizzazione. Alcune specie (Gabbiano comune e Gabbiano reale) hanno sfruttato meglio la nuova situazione ambientale creatasi ed hanno allargato le proprie nicchie, aumentando nel contempo di numero. Come conseguenza la diversità specifica è rapidamente calata, mentre la biomassa totale è raddoppiata: chiari indici di squilibrio dei popolamenti. In altri lavori è stato anche sottolineato il fatto che alcune specie di fringillidi, recentemente adattatesi a vivere in ambienti alterati dall'uomo, hanno perso le loro organizzazioni segregative originali (Lack 1971, Newton 1967).

Ciononostante, non tutti gli interventi antropici devono tradursi necessariamente in un danno alle modalità di coesistenza interspecifica. Nel caso dei gruppi misti di cincie, la ripartizione delle risorse all'interno dei parchi cittadini artificiali può essere addirittura più efficace rispetto alla ripartizione all'interno dei boschi naturali (Rolando 1982, Rolando e Robotti 1985). Sarà sufficiente che tali biotopi siano vegetazionalmente ben differenziati (spesso vengono collocate a dimora nella stessa area caducifoglie e conifere) e, accanto ad una diminuzione della sovrapposizione di nicchia, si potrà anche rilevare un aumento della ricchezza specifica. In accordo con questi dati, ma a un livello di analisi ecologica ben maggiore, sono anche i risultati presentati da Ulfstrand (1980), secondo i quali l'arricchimento faunistico che ha caratterizzato alcuni paesi scandinavi in questi ultimi decenni sarebbe anche imputabile alla comparsa di nuovi habitat specifici creati dall'azione dell'uomo.

Aspetti evolutivi

Tra i molteplici aspetti della nicchia, quello evolutivo è uno dei meno indagati. Alcune osservazioni sembrano comunque indicare che, in risposta a forze selettive parallele, le nicchie ornitiche ed in generale varie altre caratteristiche delle organizzazioni delle comunità tendano a presentare forti somiglianze per evoluzione parallela.

Convergenza a livello di specie - Le specie di alcune famiglie (Picidae, Trochilidae), mantengono sempre una notevole costanza di ruoli ecologici, nonostante le differenze di composizione dei popolamenti riscontrabili da ambiente ad ambiente (Cody 1973, 1974). Se poi si paragonano tra loro comunità ornitiche di ambienti desertici (deserti del Nord America con quelli dell'Australia) o di palude (Nord America con Sud America), si osserverà che le specie, pur filogeneticamente piuttosto distanti, presenteranno fenotipi accentuatamente simili (Cody 1973).

Convergenza a livello di comunità - In vari gruppi animali si possono rilevare convergenze molto accentuate paragonando l'organizzazione ecologica di ambienti semplici. Tuttavia negli uccelli tali convergenze sono scarsamente riscontrabili, visto che la vegetazione di ambienti semplici (ad esempio deserto) può variare notevolmente. Un buon esempio di convergenza tra comunità si riscontra invece paragonando le comunità di alcidi del Nord Pacifico con quelle del Nord Atlantico; in entrambe le comunità il numero di specie è lo stesso ed i fenotipi sono molto simili (Cody 1973, 1974). Convergenze molto più complesse, ai vari livelli della organizzazione ecologica delle comunità (numero di specie, loro abbondanza relativa, modalità di sfruttamento delle risorse e persino sovrapposizione di nicchia), si possono rilevare comparando le comunità di praterie del Nord America, Sud America e dell'Artico o anche comparando le comunità di macchia mediterranea del Cile e della California (Cody 1973 e 1974). Altre indicazioni di convergenza tra comunità si ottengono paragonando l'andamento della diversità specifica H'_g in analoghi gradienti di ambiente tra paesi geograficamente molto distanti. Infatti popolamenti ornitici di macchia in Francia, California, Cile e Sud Africa, mostrano, all'aumentare della complessità strutturale dei biotopi, curve di crescita di H'_g del tutto analoghe (Blondel 1979)

Tutte queste osservazioni suggeriscono che alcuni aspetti dell'organizzazione ecologica delle comunità e quindi anche delle nicchie tendono a convergere, forse come effetto di processi evolutivi guidati da forze selettive che agiscono in modo parallelo.

In effetti non è agevole distinguere se una data organizzazione di nicchia sia determinata da fattori attuali di dinamica competitiva che modificano momentaneamente il comportamento individuale o se invece sia il risultato di un lungo processo di coevoluzione interspecifica (Waite 1984). Caso classico di possibile cambiamento evolutivo è quello dello "spostamento di carattere". Nella sua accezione più generale rientrano in questo caso anche tutti i cambiamenti eco-etologici - oltrechè morfologici - che possono riguardare una specie quando, da una situazione non competitiva di allopatria viene a trovarsi in competizione con una specie simile in aree di simpatria. Alcuni Autori, tuttavia, tendono a restringere il termine di "spostamento di carattere" ai soli caratteri morfologici tralasciando deliberatamente quelli eco-etologici (Arthur 1982, Grant 1972). Esempi di spostamento di carattere sono numerosi sia negli uccelli (ad esempio tutti i così detti "spostamenti di nicchia" già menzionati, par. Segregazione ecologica) che in altri gruppi animali. Tra i roditori, ad esempio, *Microtus arvalis* e *Microtus agrestis*, in aree di simpatria cambiano le normali abitudini osservate in allopatria (preferenze verso un certo tipo di habitat) ed assumono nuove abitudini, probabilmente in seguito ad interferenze competitive (Dienske 1979). I crostacei Isopodi *Asellus aquaticus* e *Proasellus coxalis* in condizioni allopatiche presentano nicchie trofiche piuttosto simili, mentre in simpatria esse divergono accentuatamente (Rossi et al. 1983).

Il problema centrale - in questo tipo di studi riguardanti lo spostamento di carattere - è chiarire se i cambiamenti evidenziati siano realmente di natura evolutiva e cioè fissati nel genoma specifico eventualmene in seguito all'azione selettiva della competizione interspecifica, o, viceversa, se siano cambiamenti realizzati sotto la spinta di meccanismi istintivi privi di qualsiasi carattere evolutivo. Purtroppo, se da una parte i caratteri morfologici (ad esempio lunghezza e forma del becco) hanno con

tutta probabilità una base genetica, dall'altra i caratteri eco-etologici di nicchia (ad esempio le abitudini alimentari, quelle di sfruttamento spaziale dell'ambiente ecc.) sono con minor probabilità ereditabili. Considerato inoltre che, come egregiamente sottolineato da Arthur (1982), la maggior parte delle stesse variazioni morfologiche riscontrate e descritte in letteratura non forniscono in ultima analisi nessuna prova conclusiva circa l'azione selettiva della competizione interspecifica, se ne desume che qualsiasi conclusione in senso evolutivo riguardante cambiamenti di caratteri eco-etologici, dovrà essere accolta con estrema prudenza.

In pratica non è quindi facile dimostrare se una organizzazione di nicchia sia o meno adattativa. Una seria analisi dell'adattività è stata comunque condotta da Murray (1981), ma relativamente al solo territorialismo interspecifico (cfr. par. Altri campi di indagine). Questo Autore distingue il territorialismo non adattativo come risultato dell'aggressività interspecifica innata da quello adattativo derivato dalla aggressività interspecifica secondaria (della specie dominante), e cioè dall'acquisizione di una nuova aggressività tra specie in origine non aggressive l'una con l'altra. Più agevole sembrerebbe - in alcuni casi - evidenziare il processo coevolutivo e lo strettissimo rapporto esistente tra gli uccelli e piante utilizzate come fonte alimentare. I frutti dei ciliegi canini (*Prunus mahaleb*) dell'Andalusia orientale vengono intensivamente sfruttati da capinre e merli, tanto che queste due specie hanno finito per sviluppare un comportamento trofico specialistico dipendendo grandemente dal *Prunus*; i semi ingeriti (che potrebbero subire un miglioramento delle capacità germinative dopo il passaggio nel tratto digestivo degli uccelli) vengono in genere espulsi in zone adatte alla crescita delle giovani piante di ciliegio (Herrera e Jordano 1981). Pertanto le piante ottengono la dispersione dei propri semi mentre gli uccelli si assicurano una successiva risorsa alimentare. Idealmente possiamo dire quindi che le specie ornitiche contribuiscono a perpetuare la propria nicchia trofica. D'altro canto, la dinamica coevolutiva che controlla la struttura dei frutti sembra essere anche il risultato di una accentuata competizione interspecifica tra le diverse specie di piante che devono "spartirsi" le poche specie dispersive di uccelli (Herrera 1981).

Lo studio dell'evoluzione della nicchia, ed in particolare della sua ampiezza, è stato anche affrontato analiticamente, con modelli che predicono variazioni evolutive dell'ampiezza di nicchia specifica, distinguendo due componenti dell'ampiezza: quella dovuta alla varietà di risorse utilizzate da ciascun individuo (Componente Intra Fenotipo CIF) da quella dovuta alla varietà di risorse utilizzate da più individui della popolazione (Componente Tra Fenotipi CTF, Roughgarden 1972). In altre parole, la distinzione operata tra CIF e CTF cerca di chiarire quanto l'ampiezza di nicchia di una popolazione sia il risultato di contributi individuali differenziati. In effetti il carattere generalista (elevata ampiezza di nicchia) di una popolazione può essere dovuto a due situazioni opposte: 1) gli individui sono tutti generalisti nell'uso delle risorse o 2) ogni individuo è specializzato nell'uso di una risorsa differente. Nel primo caso la popolazione avrebbe una elevata CIF ed una CTF prossima a 0, nel secondo caso il contrario. Con tutta probabilità in natura esisteranno gradienti di condizioni intermedie tra i due estremi proposti. Per avere un'idea esatta di quale sia la situazione reale della popolazione si dovranno quindi esaminare le due componenti dell'ampiezza sopraindicate. L'ampiezza di nicchia (W) sarà quindi data dalla relazione di somma CIF + CTF. Si ammette che i cambiamenti evolutivi modificano inizialmente i rapporti tra le due componenti e solo in un secondo momento il valore dell'ampiezza di nicchia; pertanto le variazioni dal rapporto CIF/CTF potrebbero rappresentare i primi sintomi dell'evoluzione della nicchia (Rossi 1985).

La distinzione suriportata potrebbe essere rilevante nello studio dell'evoluzione della nicchia anche perchè le due componenti sarebbero soggette a fattori di diverso significato evolutivo: infatti la variabilità individuale CTF è probabilmente il risultato di variabilità comportamentali mentre quella popolazionale CIF rende maggiormente conto della variabilità morfologica (Hamilton e Johnston 1978). Secondo la teoria competitiva (MacArthur e Levins 1967), l'organizzazione spazio-temporale delle comunità sarebbe spiegabile principalmente sulla base dell'azione passata (e presente) della competizione. Attualmente tuttavia l'ecologia moderna inizia ad esaminare in dettaglio le strategie adattative specifiche. Si indaga cioè sui vantaggi adattativi ottenuti da una certa specie in termini di bilancio energetico, studiando strategie demografiche (MacArthur e Wilson 1967, Pianka 1974a), alimentari (Emlen 1966, Schoener 1974a), riproduttive (Emlen e Oring 1977) e sociali (Wilson 1975). Sarà così forse possibile in futuro evidenziare con più precisione i vantaggi adattativi ottenibili con una certa organizzazione specifica di nicchia.

Altri campi d' indagine

In questo paragrafo verranno brevemente accennati due argomenti indirettamente riconducibili alla teoria della nicchia.

Predazione - La predazione subita da una specie non è un parametro della nicchia, ma risulta comunque essere un fattore rilevante nell'ecologia segregativa specifica poichè regola lo sfruttamento delle risorse mantenendo bassi i livelli di densità delle prede, al di sotto della capacità portante delle risorse da esse utilizzate.

MacArthur (1972) sottolinea come il rapporto tra preda e predatore sia un rapporto estremamente delicato di vicendevole controllo, dove l'estinzione della preda viene evitata solo se questa può nascondersi nell'ambiente e se il predatore ha un limite di densità popolazionale molto basso. Questo Autore fa inoltre notare che se il predatore sfrutta le risorse-prede più comuni, le manterrà tutte ad una bassa densità, facilitando in questo modo la coesistenza di più specie di risorse-prede, ad esempio, più specie di uccelli. Questa è una delle azioni più spettacolari della predazione, verificata in vari gruppi animali: in presenza del predatore cioè, spesso la diversità delle specie predate aumenta.

E' stato dimostrato da Paine (1966) che il predatore mantiene le prede ad un livello di densità così basso che queste non possono eliminarsi l'un l'altra; togliendo sperimentalmente il predatore si aveva una caduta di stabilità del sistema ed il numero di specie-preda diminuiva bruscamente, probabilmente in seguito al riaffermarsi delle interazioni competitive. Analogamente, la competizione tra *Asellus aquaticus* e *Limnea peregra* tende ad aumentare in assenza della planaria *Dendrocoelum lacteum*, predatore di *Asellus* (Rossi 1985). Pertanto, se l'azione di predazione cessa, le comunità, oltre a subire una diminuzione di ricchezza specifica, possono anche perdere parte delle loro segregazioni originarie (Cody 1974).

Un esame modellistico-matematico dei rapporti esistenti tra preda e predatore (Pimm 1982) prevede tuttavia almeno due ben distinte situazioni: A) sistema "Lotka-Volterra", in cui il tasso di crescita del predatore è regolato dall'abbondanza della preda, a sua volta dipendente dalla disponibilità di cibo e dalla densità del predatore, B) sistema "preda-controllo" in cui il tasso di crescita del predatore è sempre regolato dalla abbondanza della preda, che tuttavia non viene influenzata dal predatore poichè quest'ultimo si limita a prelevare individui che, per senescenza o malattia, sarebbero comunque in breve tempo deceduti. Una conseguenza importante di tale distinzione è che non sempre la sottrazione di un predatore inciderebbe sulla stabilità delle prede:

nel caso specifico di una situazione preda-controllo, la scomparsa del predatore non porterebbe infatti a nessun cambio nel numero e nell'equilibrio ecologico delle specie predate. Se tale modello è valido, alla luce dei molti risultati analoghi a quelli prima riportati, se ne desume che la maggioranza dei sistemi naturali reggerebbero sui rapporti tipici del sistema Lotka-Volterra.

Territorialità interspecifica - L'argomento della territorialità interspecifica viene spesso considerato ai margini della concezione classica di nicchia, sebbene possa essere un fattore importante per l'ecologia segregativa delle specie. Numerosi studi hanno evidenziato che in alcuni taxa ornitici i maschi, in periodo riproduttivo, difendono il proprio territorio non solo dai conspecifici, ma anche dai congenerici o da altre specie affini, come accade ad esempio in vari gruppi di silvidi europei (Cody e Walter 1976, Rolando in stampa, Saether 1983a e 1983b). L'interpretazione biologica di tale territorialità è ancora incerta e, fatta eccezione per l'accurata analisi della adattività del territorialismo svolta da Murray (1981), le ipotesi interpretative avanzate risultano tuttora piuttosto frammentarie (Cody e Walter 1976, Saether 1983a e 1983b).

Con tutta probabilità l'analisi della territorialità interspecifica non può venir disgiunta dall'esame complessivo delle altre modalità segregative e viceversa.

Si ricorda infine che i vari gruppi tassonomici di uccelli potrebbero avere gradi differenti di territorialismo, che sarebbe perciò interpretabile correttamente solo conoscendo a fondo le loro interrelazioni filetiche.

CONCLUSIONI

La teoria della nicchia presenta una sua peculiare dinamica di sviluppo. In effetti, se da una parte si avverte la necessità di un chiarimento del concetto attraverso un'opera di circoscrizione e limitazione del campo di indagine, dall'altra si assiste ogni giorno alla crescita vertiginosa del concetto stesso che viene ad interessare così sempre nuove tematiche. La dinamica attuale della teoria è quindi contraddittoriamente dualistica: l'elemento prevalente sembra essere quello di crescita innovativa, ma il movimento di ridefinizione e critica teorica risulta in ogni caso essenziale per mantenere la materia nell'ambito della logica e del rigore scientifico.

La necessità di chiarire il concetto di nicchia nei suoi vari aspetti è ormai avvertita da tutti gli studiosi. Ferma restando la validità teorica della nicchia multidimensionale di Hutchinson (1958) rimane ora, ad esempio, da chiarire se le dimensioni da considerare siano solo quelle che servono alla separazione ecologica di una specie dalle altre (Levins 1968). In questa accezione del termine, la nicchia specifica sussisterà solo come entità interattiva e perderà in parte la sua connotazione individuale. Inoltre, il considerare solo le dimensioni inter-segregative, si traduce spesso nel prendere in esame solo gli assi in cui possono manifestarsi pulsioni competitive; da qui il carattere tautologico della definizione, dato che le conclusioni di molte ricerche sono tese ad enfatizzare il ruolo fondamentale della competizione stessa.

Un altro aspetto da chiarire è quello relativo alla possibile confusione del termine di nicchia con altri termini ecologici. Come precedentemente accennato, tale ambiguità è purtroppo destinata in parte a persistere, specie nel caso del binomio habitat-nicchia. Infatti le differenziazioni proposte (nicchia: concetto rivolto alla popolazione, relazioni funzionali intra-comunità; habitat: rivolto alla specie, aspetto distributivo, inter-comunità), non potranno certamente essere sempre risolutive. Si deve comunque

rilevare che, nel caso di studi relativi a problematiche di coesistenza interspecifica, sarebbe più idoneo l'uso del termine di nicchia perchè il concetto è nato e sussiste proprio allo scopo di indagare i vari meccanismi di coesistenza tra le specie. E' infine da notare che l'uso eccessivo e distorto del termine, impiegato a volte in argomenti alquanto estranei all'ecologia (Slatkin e Lande 1976), non contribuisce di certo al chiarimento del suo significato.

Il secondo aspetto peculiare dell'attuale teoria è quello della sua costante e rapida crescita. Ai settori di indagine tradizionali come quelli della competizione, delle modificazioni stagionali ed ambientali, della predazione ecc., se ne stanno aggiungendo altri fino ad ora rimasti indipendenti dalla tematica della nicchia. Proprio l'analisi delle varie strategie adattative specifiche condotte in termini di costi e benefici energetici, abbinate ai tradizionali concetti della coesistenza interspecifica, potrebbero in futuro dare positivi risultati nel tentativo di spiegare compiutamente quelle che, con termine generico e finalistico, vengono definite "le scelte ecologico-adattative delle specie".

Le difficoltà accusate dalla teoria nel corso della sua crescita sono ben esemplificate dalle incertezze con cui vengono affrontate le tematiche legate al concetto di evoluzione della nicchia. Il tentativo di chiarire i processi evolutivi che hanno portato ai vari tipi di organizzazione ecologica delle comunità richiede infatti una dilatazione in senso temporale delle varie dimensioni della nicchia, con conseguente ulteriore complicazione del concetto. Da qui le perplessità estrinsecate riguardo allo studio evolutivo della nicchia (Lamotte 1979), che, pur comprensibili in termini operativi, non lo sono certamente in quelli teorico-scientifici.

Per affrontare correttamente il tema evolutivo è naturalmente indispensabile una integrazione dei dati ecologici con quelli tassonomici. La conoscenza della situazione filetica specifica non può infatti non essere la base fondamentale su cui sviluppare le considerazioni storico-evolutive di nicchia.

Nonostante la evidente contraddittorietà del suindicato dualismo, il cammino percorso dalla teoria della nicchia deve essere valutato in termini positivi. Eventuali incertezze ed ambiguità non possono che essere perdonate ad una teoria che, già ricca di rilevanti risultati, riesce ancora a mantenere una così evidente forza propositiva.

RINGRAZIAMENTI

Sono sinceramente grato a Mauro Fasola per il generoso aiuto prestatomi nella stesura del presente lavoro; un sentito grazie anche a Loreto Rossi per le correzioni ed indicazioni bibliografiche suggerite.

SUMMARY

The ecological niche in ornithology

The concept of the ecological niche, initially associated with the subject of competitive exclusion, has recently been so greatly extended that a theoretical project reconsidering the whole question has become necessary. This paper presents a summary of the state of niche theory, exemplified with data on bird ecology. The history of the niche concept is discussed, taking into consideration also the limitations and ambiguities of the concept itself. The main mathematical niche parameters are presented, pointing out both the subjective character of the indices of niche, and the results so far achieved in the search for more objective indices. Finally, a few relevant subjects of research are illustrated (mechanisms of ecological segregation, ecological successions, environmental modifications and the evolutive implications). As a conclusion a critical review of the present situation of niche theory has been drawn up by considering on one hand the considerable semantic ambiguities of the term, and on the other hand, the numerous scientific results achieved up to now by the theory itself.

RESUME'

La théorie de la niche écologique en ornithologie

Le concept de niche écologique était associé initialement au problème de l'exclusion compétitive interspécifique, mais il s'est enrichi si rapidement d'autres significations, qu'un travail théorique unificateur s'impose. On résume ici, à partir de données d'écologie des oiseaux, les plus importants thèmes traités par la théorie de la niche. D'abord le concept de la niche (avec ses limitations et ambiguïtés) est examiné du point de vue historique. Les principaux paramètres mathématiques employés dans les études de la niche sont discutés; on souligne soit le caractère subjectif des indices utilisés, soit les résultats obtenus jusqu'à présent en recherchant d'indices plus objectifs. On considère ensuite l'état actuel de la théorie de la niche, en analysant quelques thèmes de recherche parmi les plus importants, à voir: les différentes modalités de la ségrégation écologique, les successions écologiques, les modifications du milieu et les implications évolutives de la théorie. Enfin on souligne soit le succès scientifique actuel de la théorie, soit les quelques ambiguïtés sémantiques qu'elle contient encore.

BIBLIOGRAFIA

- Alatalo, R.V. 1981. Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the Goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos* 37:335-344.
- Alatalo, R.V. 1982. Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scand.* 13:56-71.
- Alatalo, R.V. e Alatalo, R.H. 1979a. Resource partitioning among flycatcher guild in Finland. *Oikos* 33:46-54.
- Alatalo, R.V. e Alatalo, R.H. 1979b. On the measurement of niche overlap. *Aquilo Ser. Zool.* 20:26-32.
- Arthur, W. 1982. The evolutionary consequences of interspecific competition. *Adv. Ecol. Res.* 12:127-187.
- Ayala, F.J. 1969. Experimental Invalidation of the Principle of Competitive Exclusion. *Nature* 224:1076-1079.
- Ayala, F.J. 1970. Invalidation of Principle of Competitive Exclusion Defended. *Nature* 227:89-90.
- Blondel, J. 1979. Biogéographie et écologie. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan.
- Blondel, J. e Bourlière, F. 1979. La niche écologique, mythe ou réalité? *Terre Vie* 33:345-374.
- Blondel, J. e Isenmann, J. 1973. L'évolution de la structure des peuplements de laro-limicoles nicheurs de Camargue. *Terre Vie* 27:62-84.
- Brown, R.G.B., Barker, S.P., Gaskin, D.E. e Sandeman, M.R. 1981. The food of Great and Sooty Shearwaters *Puffinus gravis* and *P. griseus* in eastern Canadian waters. *Ibis* 123:19-30.
- Clarke, R.D. 1977. Habitat Distribution and Species Diversity of Chaetodontid and Pomacentrid Fishes near Bimini, Bahamas. *Marine Biology* 40:277-289.
- Cody, M.L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *Am. Nat.* 102:107-147.
- Cody, M.L. 1973. Parallel Evolution and Bird Niches. Springer-Verlag Berlin. In: Mediterranean Type Ecosystems. Di Castri, F. e Mooney, H.A. eds. 303-338.
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of Bird Communities. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Cody, M.L. 1981. Habitat Selection in Birds. The Roles of Vegetation Structure, Competitors, and Productivity. *Bio Science* 31:107-113.
- Cody, M.L. e Walter, H. 1976. Habitat selection and interspecific interactions among Mediterranean sylviid warblers. *Oikos* 27:210-238.
- Collins, S.L., James, F.C. e Risser, P.G. 1982. Habitat relationships of wood warblers (Parulidae) in northern central Minnesota. *Oikos* 39:50-58.
- Colwell, R.H. e Futuyma, D.J. 1971. On the measurements of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-576.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122:661-696.
- Connor, D. e Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities; chance or competition? *Ecology* 60:1132-1140.
- Croxall, J.P. e Prince, P.A. 1980. The food of Gentoo Penguins *Pygoscelis papua* and Macaroni Penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia. *Ibis* 122:245-253.
- Daget, J. 1976. Les modèles mathématiques en Ecologie. Masson, Paris.
- Dajoz, R. 1972. Manuale di ecologia. ISEDI, Milano.
- Darwin, C.R. 1859. On the origin of species by means of natural selection. London.

- Darlington, P.J. 1972. Competition, Competitive Repulsion, and Coexistence. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69:3151-3155.
- Diencke, H. 1979. The importance of social interactions and habitat in competition between *Micronus agrestis* and *M. arvalis*. Behaviour 71:1-126.
- Elton, C. 1927. Animal Ecology. Sidgwick and Jackson, London.
- Emlen, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. Am. Nat. 100:611-617.
- Emlen, S.T. e Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science 197:150-161.
- Farina, A. 1983. Habitat preferences of breeding tits. Monitore zool. ital. (N.S.) 17:121-131.
- Fasola, M. 1985. Introduzione all'ecogeografia degli uccelli. La distribuzione delle specie. Avocetta 9:1-62.
- Fasola, M., Galeotti, P., Bogliani, G. e Nardi, P. 1981. Food of Night Heron (*Nycticorax nycticorax*) and Little Egret (*Egretta garzetta*) feeding in rice fields. Riv. ital. Orn. 51:97-112.
- Fasola, M. e Brichetti, P. 1983. Mosaic distribution and breeding habit of the Hooded Crow *Corvus corone cornix* and the Magpie *Pica pica* in Padana Plain (Northern Italy). Avocetta 7:67-83.
- Fasola, M. e Brichetti, P. 1984. Proposte per una terminologia ornitologica. Avocetta 8:119-125.
- Feinsinger, P., Spers, E.E. e Poole, R.W. 1981. A simple measure of niche breadth. Ecology 62:27-32.
- Ferry, C., Blondel, J., Frochot, B. 1976. Plant succesional stage and avifaunal structure on an island. Proc. XVIth Int. Orn. Cong. Aust. Acad. Sci. Camberra 643-653.
- Fretwell, S.D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton University Press. Princeton.
- Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. New York, Haffner.
- Grant, P.R. 1967. Bili lenght variability on the Tres Marias Islands, Mexico. Can. J. Zool. 45:805-815.
- Grant, P.R. 1972. Convergent and divergent character displacement. Biol. J. Linn. Soc. 4:39-68.
- Grinnell, J. 1904. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. Auk 21:364-382.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. Auk 34:427-433.
- Hamilton, S. e Johnston, R.F. 1978. Evolution in the house sparrow. VI. Variability and niche width. Auk 95:313-323.
- Herrera, C.M. 1978a. Niche-shift in the genus *Parus* in Southern Spain. Ibis 120:236-240.
- Herrera, C.M. 1978b. Ecological correlates of residence and non-residence in a Mediterranean passerine bird community. Journal of Animal Ecology 47:871-890.
- Herrera, C.M. 1979. Ecological aspects of heterospecific flocks formation in a Mediterranean passerine bird community. Oikos 33:85-96.
- Herrera, C.M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural population of *Smilax aspera*. Oikos 36:51-58.
- Herrera, C.M. e Hiraldo, F. 1976. Food-niche and trophic relationships among European owls. Ornis Scand. 7:29-41.
- Herrera, C.M. e Jordano, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecol. Monogr. 51:203-218.
- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp. in Norway during winter. Ibis 120:139-146.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. Am. Nat. 100:419-424.
- Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology 52:577-586.
- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology 59:67-77.
- Hutchinson, G.E. 1958. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 22:415-427.
- King, C.M. e Moors, P.J. 1979. On Co-existence, Foraging strategy and the Biogeography of Weasels and Stoats (*Mustela nivalis* and *M. erminea*) in Britain. Oecologia 39:129-150.
- Kuhnelt, W. 1969. Ecologie générale. Masson, Paris.
- Lack, D. 1969. The number of bird species on island. Bird Study. 16:193-209.
- Lack, D. 1971. Ecological isolation in birds. Blackwell, Oxford.
- Lack, D. 1976. Island Biology. Blackwell, Oxford.
- Lamotte, M. 1979. La Niche Ecologique, des concepts theoriques aux utilisations pratiques. Terre Vie 33:509-519.
- Levins, R. 1968. Evolution in Changing Environments. Princeton University Press. Princeton.
- MacArthur, R.H. 1968. The theory of the niche. In Population Biology and Evolution. R.C. Lewontin Ed. 159-176. Syracuse Univ. Press, Syracuse.
- MacArthur, R.H. 1970. Species packing and competitive equilibria for many species. Theor. Pop. Biol. 1:1-11.
- MacArthur, R.H. 1972. Geographical Ecology. Harper and Row, New York.

- MacArthur, R.H., Diamond, J.M. e Karr, J.R. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53:330-342.
- MacArthur, R.H. e Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101:377-385.
- MacArthur, R.H. e Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100:603-609
- MacArthur, R.H. e Wilson, E.O. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Marks, J.S. e Marti, C.D. 1984. Feeding ecology of sympatric Barn Owls and Long-eared Owls in Idaho. *Ornis. Scand.* 15:135-143.
- Massa, B. 1981. Primi studi sulla nicchia ecologica di cinque specie di silviidi (genere *Sylvia*) in Sicilia. *Riv. it. Ornit.* 51:167-178.
- May, R.M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May, R.M. 1975. Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology* 56:737-741.
- May, R.M. e MacArthur, R.H. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69:1109-1113.
- Murray, B.G.Jr. 1981. The origin of adaptive interspecific territorialism. *Biol. Rev.* 56:1-22.
- Newton, I. 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis* 109:33-98.
- Nudds, T.D. 1982. Ecological separation of grebes and coots. Interference competition or microhabitat selection? *Wilson Bull* 94:505-514.
- Odum, E.P. 1973. *Principi di Ecologia*. Piccin, Padova.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100:65-75.
- Patten, B.C. e Auble, G.T. 1981. System theory of the ecological niche. *Am. Nat.* 117:893-922.
- Peters, R.H. 1976. Tautology in evolution and ecology. *Am. Nat.* 110:1-12.
- Pimm, S.L. 1982. *Food webs*. Chapman and Hall, London, New York.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:53-74.
- Pianka, E.R. 1974a. *Evolutionary ecology*. Harper e Row, New York.
- Pianka, E.R. 1974b. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71:2141-2145.
- Pielou, E.C. 1969. *An introduction to mathematical Ecology*. Wiley-Inter-Science, New York.
- Popper, K. 1968. *The logic of scientific discovery*. Hutchinson, London.
- Prince, P.A. 1980. The food and feeding ecology of Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma* and Black-browed Albatross *D. melanophris*. *Ibis* 122:476-488.
- Rolando, A. 1982. Ecological isolation in the genus *Parus* in natural and modified habitats of northern Italy. *Boll. Zool.* 49:155-164.
- Rolando, A. 1983. Ecological segregation of tits and associated species in two coniferous woods of northern Italy. *Monitore zool. ital. (N.S.)* 17:1-18.
- Rolando, A. In stampa. Note preliminari sull'isolamento ecologico di alcune specie di silviidi. *Atti II° Convegno Italiano Ornitologia*.
- Rolando, A. e Robotti, C.A. 1985. Foraging niches of tits and associated species in north-western Italy. *Boll. zool.* in stampa.
- Rossi, L. 1985. Interaction between invertebrates and microfunghi in freshwater ecosystems. *Oikos* 44:127-137.
- Rossi, L., Basset, A. e Nobile, L. 1983. A coadapted trophic niche in two species of crustacea (Isopoda): *Asellus aquaticus* (L.) and *Proasellus caxalis* Dolff. *Evolution* 37:810-820.
- Roughgarden, J. 1972. Evolution of niche width. *Am. Nat.* 106:683-718.
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *Am. Nat.* 122:583-601.
- Saether, B.E. 1982. Foraging niches in a passerine bird community in a grey alder forest in Central Norway. *Ornis Scand.* 13:149-163.
- Saether, B.E. 1983a. Habitat selection, foraging niches and horizontal spacing of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaff *P. collybita* in an area of sympatry. *Ibis* 125:24-32.
- Saether, B.E. 1983b. Mechanism of interspecific spacing out in a territorial system of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* and the Willow warbler *P. trochilus*. *Ornis Scand.* 14:154-160.
- Schoener, T.W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704-726.
- Schoener, T.W. 1974a. resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185:27-39.
- Schoener, T.W. 1974b. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *Am. Nat.* 108:332-340.
- Selander, R.K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68:113-151.

- Simberloff, D.S. 1983. Competition theory, hypothesis testing and other community ecological buzzwords. *Am. Nat.* 122:626-635.
- Shannon, C.E. e Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press, Urbana.
- Simberloff, D.S. 1983. Competition theory, hypothesis testing, and other community ecology buzzwords. *Am. Nat.* 122:626-635. Simberloff, D.S. e Wilson, E.O. 1969. Experimental zoogeography of islands. The colonization of empty islands. *Ecology* 50:278-296.
- Simberloff, D.S. e Wilson, E.O. 1970. Experimental zoogeography of islands. A two-years record of colonization. *Ecology* 51:934-937.
- Slatkin, M. e Lande, R. 1976. Niche width in a fluctuating environment-density independent model. *Am. Nat.* 110:31-55.
- Sneath, P.H.A. e Sokal, R.R. 1973. Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco
- Soulé, M. 1970. A comment on the letter by Van Valen and Grant. *Am. Nat.* 104:590-591.
- Soulé, M. e Stewart, B.R. 1970. The "niche-variation" hypothesis: a test and alternatives. *Am. Nat.* 104:85-97.
- Steere, J.B. 1894. On the distribution of genera and species of non-migratory land-birds in the Philippines. *Ibis* 1894:411-420.
- Strong, D.Jr., Szyska, L. e Simberloff, D. 1979. Test of community-wide character displacement against null hypothesis. *Evolution* 33:897-913.
- Toft, C.A. e Shea, P.J. 1983. Detecting community-wide patterns: estimating power strengthens statistical inference. *Am. Nat.* 122:618-625.
- Ulfstrand, S. 1977. Foraging niche dynamics and overlap in a guild of Passerine birds in a South Swedish Coniferous Woodland. *Oecologia*. 27:23-45.
- Ulfstrand, S. 1980. Avifaunistic enrichment and bird community saturation. *Proc. Internat. Congress. Ornithology* 1078-1081.
- Vandermeer, J.H. 1972. Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3:107-132.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.* 99:377-390.
- Van Valen, L. e Grant, P.R. 1970. Variation and niche width reexamined. *Am. Nat.* 104:589-590.
- Waite, R.K. 1984. Winter habitat selection and foraging behaviour in sympatric corvids. *Ornis Scand.* 15:55-62.
- Whittaker, R.H., Levin, S.A. e Root, R.B. 1973. Niche, habitat and ecotope. *Am. Nat.* 107:321-338.
- Willson, M.F. 1969. Avian niche size and morphological variation. *Am. Nat.* 103:531-542.
- Willson, E.O. 1975. Sociobiology, the new synthesis. Harvard Univ. Press.

Ricevuto 1 ottobre 1984