

Capitolo 6

Depensazione ed effetto Allee

L'aumento della densità di popolazione ha talvolta l'effetto di aumentarne fecondità e sopravvivenza, di solito per fenomeni di socialità. L'aggregazione può infatti favorire la sopravvivenza degli individui e la cooperazione può essere cruciale nell'evoluzione della struttura sociale di una popolazione.

Questo fenomeno va sotto il nome di effetto Allee, dal nome dello studioso che lo evidenziò negli anni 30 del secolo scorso¹.

Il termine “effetto Allee” fu coniato negli anni 50, quando il punto di vista dominante dell'Ecologia, focalizzata sul ruolo della competizione intra- e inter-specifica, era che la competizione per le risorse induca necessariamente tassi di crescita pro capite decrescenti all'aumentare della popolazione, a causa del ridursi delle risorse disponibili al singolo. Il concetto di effetto Allee introduce l'idea che possa valere invece l'opposto (almeno finché la popolazione è abbastanza limitata): gli individui di una popolazione, per sopravvivere, hanno bisogno della presenza di altri individui per motivi riproduttivi ma anche, ad esempio, per migliorare la difesa dai predatori o, d'altra parte, per migliorare l'efficienza della predazione operando in gruppo.

Possiamo quindi definire l'effetto Allee² come la “dipendenza positiva” del tasso di accrescimento pro capite dalla densità o, più in generale, una correlazione positiva fra la densità di una popolazione e la *fitness*³ degli individui.

6.1 Tipologie dell'effetto Allee

Distingueremo

- un effetto Allee che interessa *single componenti della fitness* degli individui;
- un effetto Allee “demografico”, che aumenta la *fitness globale* degli individui e quindi il loro tasso di crescita.

La presenza dell'effetto a livello demografico indica l'esistenza di un effetto Allee su una o più componenti della fitness, mentre l'effetto su singole componenti può non indurre un effetto a livello demografico. Per esempio:

¹ Allee trovò che una popolazione di *Carassius auratus* (volg. goldfish, ciprino dorato, pesce rosso) allevata in un serbatoio ha un tasso pro capite di crescita più elevato quando il numero di individui è più elevato

² i modelli che lo descrivono sono talvolta denominati modelli con “depensazione”

³ *fitness*: = idoneità, valore adattativo. Darwin afferma: “Tra gli individui che si riproducono, alcuni avranno una prole più numerosa di altri. Questi sono da considerarsi più adatti (*more fit*) perché contribuiscono maggiormente alle generazioni successive. Gli organismi che non lasciano, o quasi, prole danno un contributo nullo o scarso alle generazioni che seguono, perciò sono meno adatti (*less fit*)”. Quindi la fitness di un individuo si misura sull'entità del contributo che esso riesce a dare alle future generazioni

- la caccia cooperativa e la possibilità di trovare più facilmente partner sessuali sono componenti singole di effetto Allee che possono cumularsi ed indurre eventualmente un effetto a livello demografico (fitness globale accresciuta, con aumento della densità di popolazione);
- singole componenti (ma anche più d'una) dell'effetto Allee possono d'altra parte essere compensate negativamente attraverso la competizione per le risorse e non dare luogo ad un effetto demografico.

In termini quantitativi, distingueremo allora uno *strong Allee effect* (che induce il fenomeno demografico della “densazione critica”) e un *weak Allee effect*.

Per chiarire la differenza fra le due situazioni, possiamo ipotizzare che al tasso di accrescimento pro capite del modello logistico $r(1 - \frac{N}{K})$, determinato dalla densità delle risorse disponibili, si aggiunga, per livelli di popolazione inferiori ad un livello $H < K$, una componente negativa $s(-1 + \frac{N}{H})$, ($s > 0$), il cui effetto si estingue quando $N = H$ e che penalizza la scarsità delle relazioni sociali dovuta a un'insufficiente densità della popolazione.

Il tasso di accrescimento pro capite risulta allora

$$R(N) = \begin{cases} r(1 - \frac{N}{K}) + s(-1 + \frac{N}{H}) & \text{se } N < H \\ r(1 - \frac{N}{K}) & \text{se } N \geq H \end{cases} \quad (6.1)$$

e si annulla per

$$N = C = \frac{(\frac{s}{r} - 1) \frac{K}{H}}{\frac{s}{r} K - 1}.$$

Il livello C è positivo se $s > r$ e ogni popolazione inferiore al livello critico C è destinata all'estinzione (strong Allee effect: densazione critica). D'altra parte, se s è minore di r , per ogni livello inferiore a K il tasso di accrescimento è positivo, ma per $N < H$ esso subisce una riduzione rispetto a quanto previsto dal modello logistico (weak Allee effect).

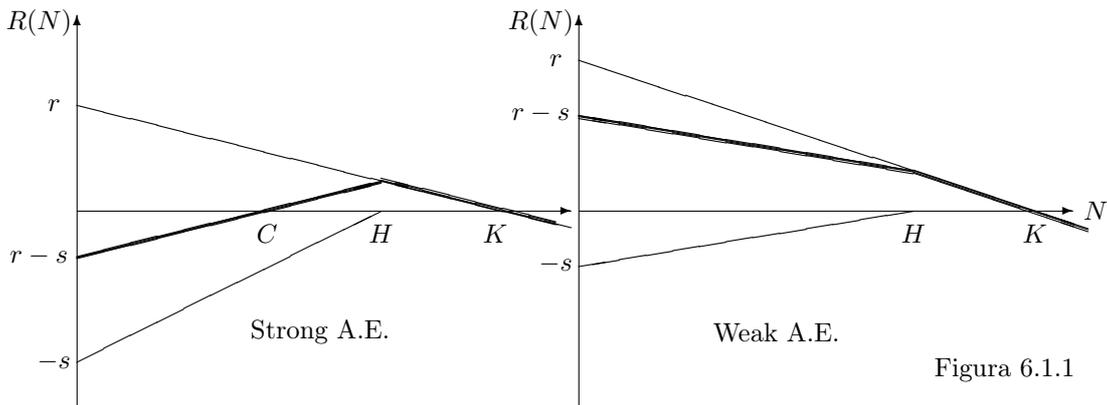


Figura 6.1.1

OSSERVAZIONE Se una popolazione costituisce una risorsa economicamente utile e la sua dinamica di crescita presenta la densazione critica, è necessario evitare che la sua numerosità scenda sotto al livello C , poiché in tale eventualità essa si estinguerebbe anche interrompendo del tutto ogni forma di sfruttamento.

6.2 Meccanismo di azione dell'effetto Allee

Distingueremo tre diversi meccanismi in base ai quali una riduzione importante dei livelli di una popolazione può condurre alla sua estinzione. Il primo ha interesse eminentemente "ecologico" perché riguarda la riduzione dei tassi di accrescimento in popolazioni che, in possesso di un profilo genetico costante, si trovino ad affrontare in condizioni di scarsità numerica l'ambiente in cui vivono; il secondo ha carattere statistico ed è dovuto al carattere intrinsecamente casuale dei singoli eventi di nascita e di morte, la cui conseguenza può essere pesante in seno a una popolazione poco numerosa; il terzo infine fa riferimento alle variazioni che possono verificarsi nel profilo genetico di una popolazione, e quindi nella sua fitness rispetto all'ambiente, quando il suo livello si mantenga sufficientemente basso su un arco temporale molto lungo.

1. **Ecologico** Si ha possibilità di estinzione

- per limitazioni nell'accoppiamento, ossia per la difficoltà di trovare un partner per la riproduzione quando la densità è bassa. È un problema soprattutto per le specie che utilizzano una riproduzione passiva o possiedono poca mobilità (le piante impollinate dal vento hanno una fitness bassa quando sono sparse sul territorio, dovuta alla scarsa probabilità di ricevere un polline conspecifico).
- per limitazione nella difesa cooperativa, ossia per la protezione contro la predazione dovuta a un comportamento antipredatorio di gruppo. Molte specie, quando si trovano in condizioni di bassa densità, devono investire una lunga porzione del tempo disponibile a ciascun individuo per dedicarla alla vigilanza, riducendo il tempo disponibile per approvvigionarsi di cibo; altre specie⁴ si muovono in sincronia di branco per confondere o evitare i predatori, un comportamento efficace quando il branco è abbastanza numeroso.
- per limitazioni nella cooperazione per reperire le risorse: il foraggiamento in gruppo è talvolta necessario per sopravvivere⁵.
- per la difficoltà nel realizzare il "condizionamento ambientale", consistente in un lavoro di gruppo teso a migliorare l'ambiente a beneficio dell'intera popolazione, modificandone le componenti abiotiche (temperatura, ...) o biotiche (tossine, ...) ⁶

2. **Demografico.** Una variabilità nei tassi istantanei di nascita e di morte dovuta a singoli eventi casuali (nascite, morti, rapporto sessi, etc) può diventare critica in piccole popolazioni. Anche se la probabilità di nascita eccede quella di morte, la probabilità di estinzione diventa non trascurabile quando la popolazione è poco numerosa, perché è connessa al verificarsi di (improbabili, ma non impossibili) successioni di eventi in cui prevalgano le morti sulle nascite, come si è visto nello studio del processo lineare di nascita e morte ("stocasticità demografica").

3. **Genetico** (su tempi "lungi"). Una piccola popolazione è in possesso di una variabilità genetica ridotta, che induce un effetto Allee: alle piccole dimensioni del "pool genico" corrisponde una bassa fitness sul lungo termine per due motivi:

- *genetic drift* (deriva genetica o "Sewall - Wright effect"): consiste nel cambiamento della frequenza di un allele in seno alla popolazione, dovuto al campionamento

⁴p.es. le sardine

⁵p.es. per il *Lycaon pictus* africano

⁶ad esempio, il salmone del Pacifico, quando rilascia uova e sperma al momento della riproduzione, trasporta anche nutrienti marini, catturati nell'oceano prima del trasferimento in acqua dolce. Tali nutrienti fertilizzano l'habitat creando un ambiente favorevole per le generazioni future

casuale. Esso può comportare la sparizione di varianti geniche, riducendo così la capacità della popolazione di fronteggiare i cambiamenti dell'ambiente.

- *inbreeding depression*⁷: l'incrocio fra consanguinei induce un elevato tasso di geni omozigoti deleteri. La fitness globale si riduce per l'accumulo di mutazioni deleterie e, in un piccolo pool genico, è più alta la probabilità di un evento che fissi un allele nocivo.

6.3 Un modello matematico

Un modello utilizzato per modellare la dinamica di una popolazione in cui contemporaneamente siano presenti competizione per le risorse ed uno "strong Allee effect" fa riferimento ad un tasso globale di crescita

- nullo nei punti $0, C, K$, con $0 < C < K$
- negativo per $0 < N < C$ e per $N > K$,
- positivo per $C < N < K$.

Per ottenere tale comportamento è sufficiente, ad esempio, rappresentare il tasso globale mediante una funzione polinomiale del terzo ordine:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{N}{C} - 1 \right) \left(1 - \frac{N}{K} \right) := rf(N), \quad 0 < C < K \quad (6.2)$$

dove con C si è indicato il livello sotto il quale interviene la depensazione critica, e con essa l'estinzione.

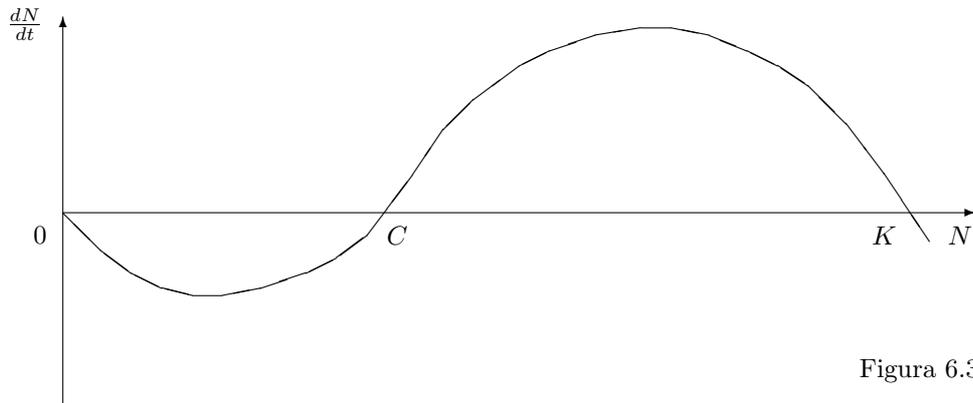


Figura 6.3.1

Dei tre punti di equilibrio, $0, C$ e K , sono asintoticamente stabili 0 e K , mentre è instabile C . Per rendersene conto è sufficiente osservare il segno di \dot{N} nell'intorno dei punti di equilibrio.

In alternativa, si può calcolare la derivata di $f(N)$ nel secondo membro di (6.2)

$$\frac{d}{dN} f(N) = -\frac{3}{CK} N^2 + \frac{2(C+K)}{CK} N - 1 = f'(N)$$

da cui segue

$$f'(0) = -1 \quad f'(C) = \frac{K-C}{K} > 0 \quad f'(K) = \frac{C-K}{C} < 0$$

- **ESERCIZIO 6.3.1** Si consideri un tasso di crescita pro capite rappresentato da una funzione polinomiale del secondo $R(N) = m^2 - (N - \alpha)^2$ con $\alpha > 0$ e $m^2 > \alpha^2$. Si verifichi se è adatta per rappresentare un effetto Allee debole.

Nel caso di una riproduzione periodica, il fenomeno della depensazione critica può essere rappresentato considerando un'equazione di aggiornamento del tipo

$$N(k+1) = f(N(k))$$

⁷riduzione della fitness per incrocio fra consanguinei

in cui si abbia $N(k+1) < N(k)$ se $N < C$ e se $N(k) > K$, come indicato nel grafico della funzione $f(\cdot)$ riportato in figura 6.3.2

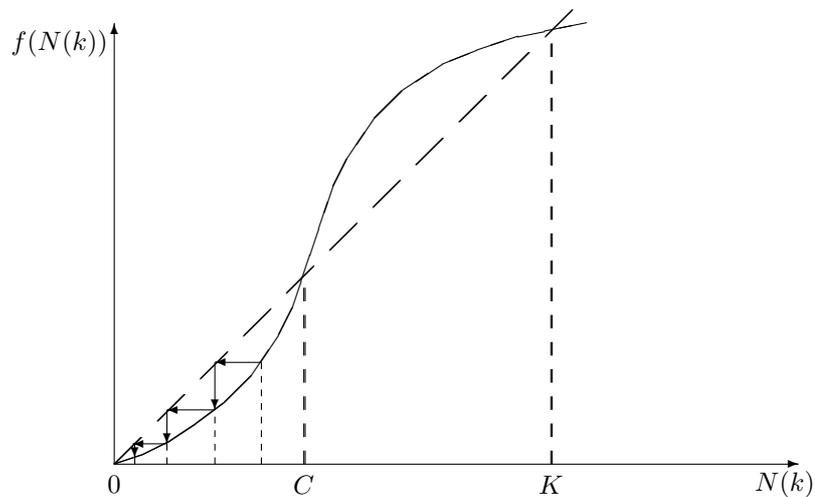


Figura 6.3.2

Le derivate nei tre punti di equilibrio soddisfano $f'(0) < 1$, $f'(C) > 1$, $f'(K) < 1$: l'equilibrio per $N = 0$ e per $N = K$ è asintoticamente stabile, mentre è instabile l'equilibrio per $N = C$.