

AUTOECOLOGIA

Ecologia degli organismi

Guido Chelazzi 2017

Obiettivi dell' ecologia degli organismi:

1. Identificazione delle condizioni ambientali entro cui un organismo vive, cresce e si riproduce;
2. Analisi della dipendenza di un organismo dalla disponibilità delle risorse;
3. Analisi della distribuzione degli organismi in base alle variazioni spazio-temporali di condizioni e risorse

Applicazioni

- Identificazione delle condizioni ottimali per garantire la conservazione o lo sfruttamento di organismi a fini produttivi (es. acquacoltura)
- Utilizzazione degli organismi per attuare tecniche di diagnosi ambientale (biomonitoraggio, paleoecologia)
- Stimare (prevedere) gli effetti della variazione delle condizioni (es. cambiamento climatico) sulla distribuzione spaziale delle specie e quindi sulla struttura delle comunità

Condizioni e Risorse

Le condizioni ambientali sono caratteristiche chimiche e fisiche (abiotiche anche se talvolta di origine biotica) che influiscono sulla funzionalità degli organismi.

Le condizioni **NON** vengono consumate o esaurite dall'attività degli organismi, anche se un organismo può modificare le condizioni nel suo ambiente immediato.

Le risorse sono parti di habitat, di tipo biotico (risorse trofico-energetiche) o abiotico (microhabitat idoneo) che vengono **UTILIZZATE** (e spesso attivamente ricercate) dagli organismi.

La loro utilizzazione comporta spesso fenomeni di “consumo” e quindi di depauperamento, ciò che innesca fenomeni di **COMPETIZIONE**

Condizioni

Ambiente terrestre (es. temperatura, **umidità**, gas atmosferici, natura del suolo, radiazione solare);

Ambiente acquatico (es. temperatura, illuminazione, concentrazione dei gas disciolti, nutrienti, **pH**, areazione, forze fisiche determinate dalle correnti d'acqua e dall'azione delle onde)

Condizioni differenti vengono prese in considerazione dipendentemente dal tipo di analisi o obiettivo specifico di una indagine autoecologica.

Le condizioni considerate nell'analisi autoecologica possono essere naturali (es. temperatura, pH, umidità ecc.) eventualmente modificate da processi antropici, o direttamente prodotte da questi (es. concentrazione di inquinanti nell'habitat)

L'analisi autoecologica relativa alle condizioni richiede

1) Che vengano identificate una o più condizioni rilevanti ai fini del funzionamento degli organismi considerati

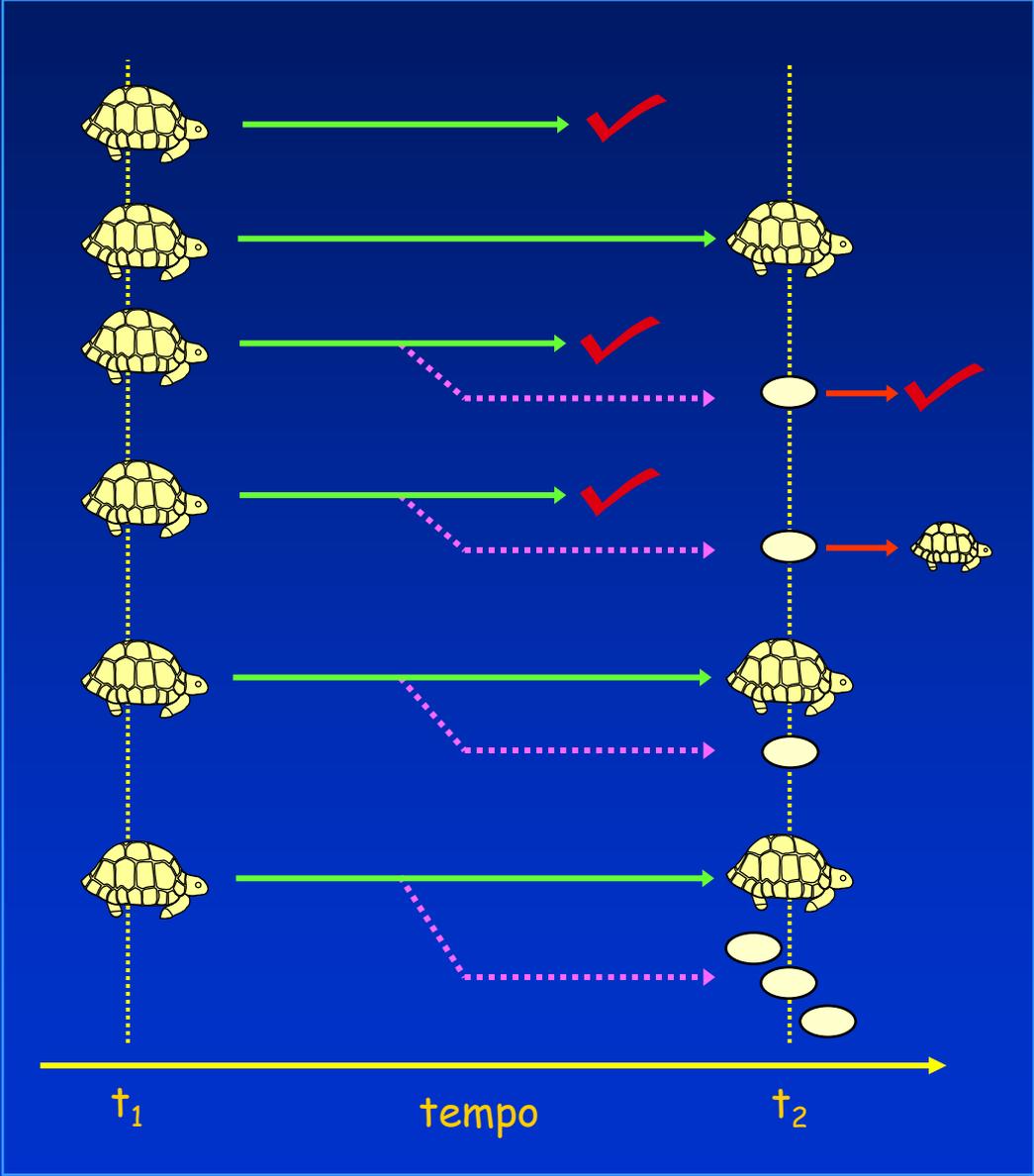
2) Che gli organismi vengano esposti (naturalmente o sperimentalmente) a gradi diversi della o delle condizioni considerate, opportunamente espresse in modo quantitativo

3) Che si misuri l'efficienza degli organismi considerati in relazione ai diversi "livelli" della o delle condizioni inserite nell'analisi

Un problema centrale è proprio quello della misurazione dell'efficienza

Concetto di fitness darwiniana come capacità dell'organismo di diffondere nello spazio e nel tempo geni uguali ai propri. Difficile quantificazione e necessità di ricorrere a componenti misurabili della fitness

Sopravvivenza e riproduzione componenti primarie della fitness



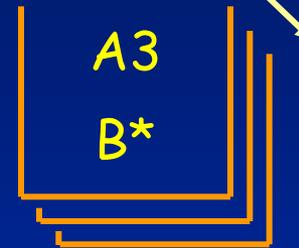
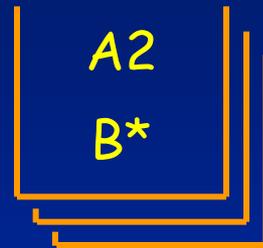
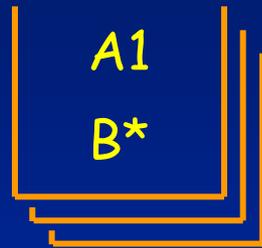
Analisi del successo riproduttivo

Componenti principali:

- Numero di uova o embrioni prodotti nell' unita' di tempo
- Probabilita' di sopravvivenza pre-natale
- Durata dello sviluppo
- Caratteristiche morfo-funzionali della prole alla nascita
- Probabilita' della prole di sopravvivere e riprodursi

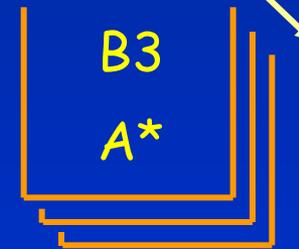
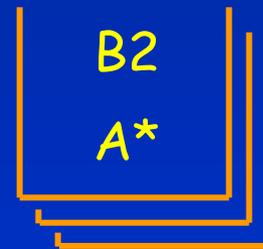
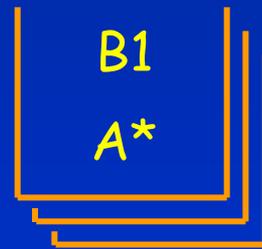
Esperimenti unifattoriali

Condizione A

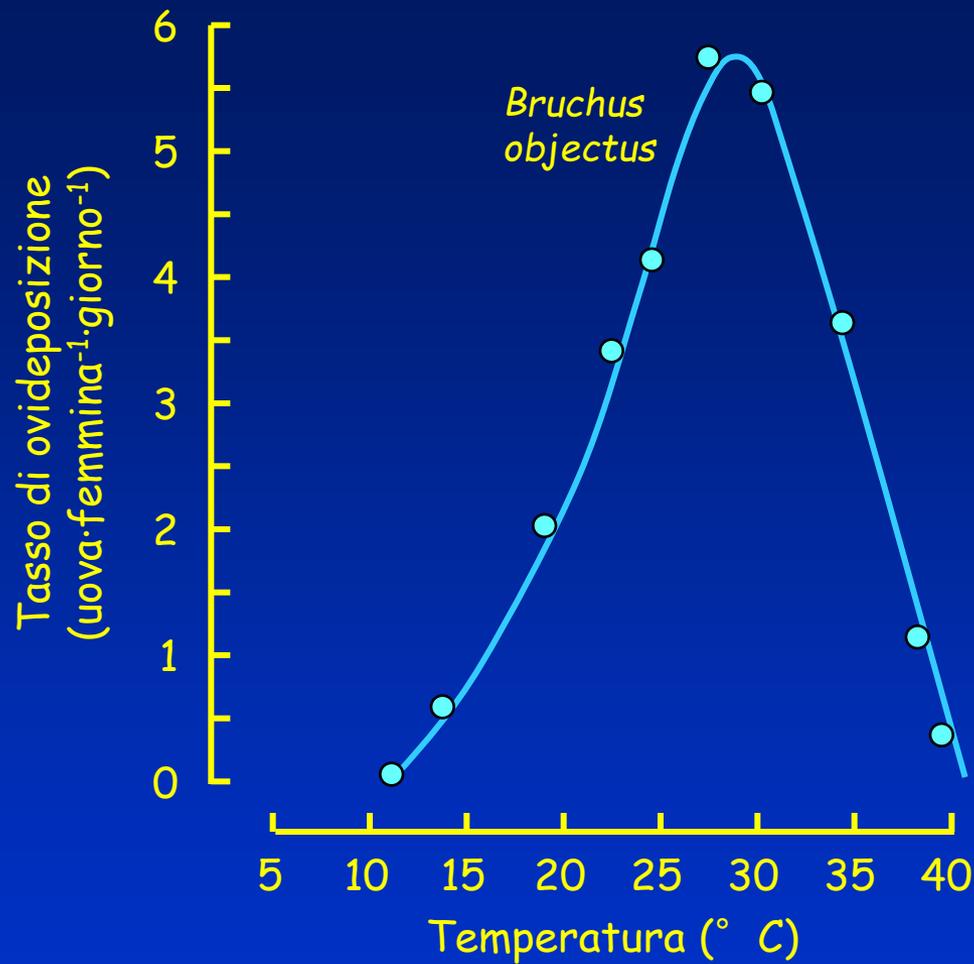


repliche

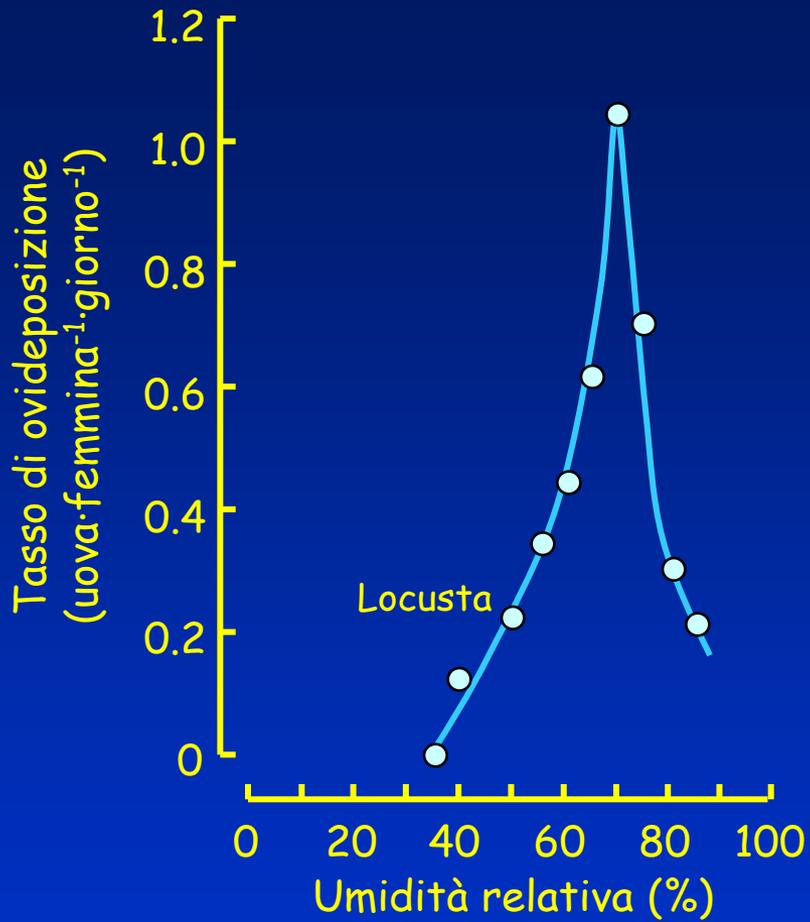
Condizione B



repliche

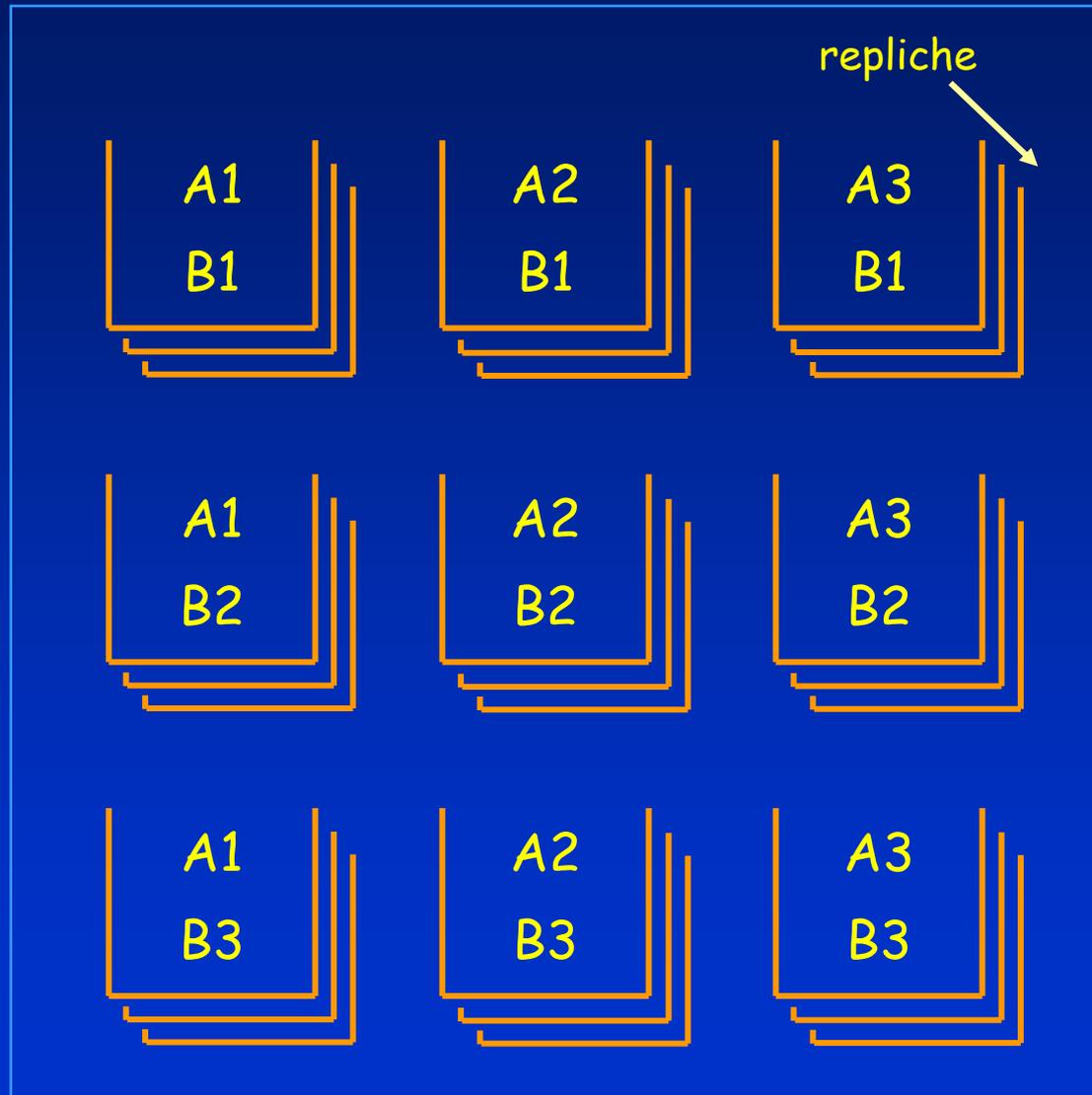


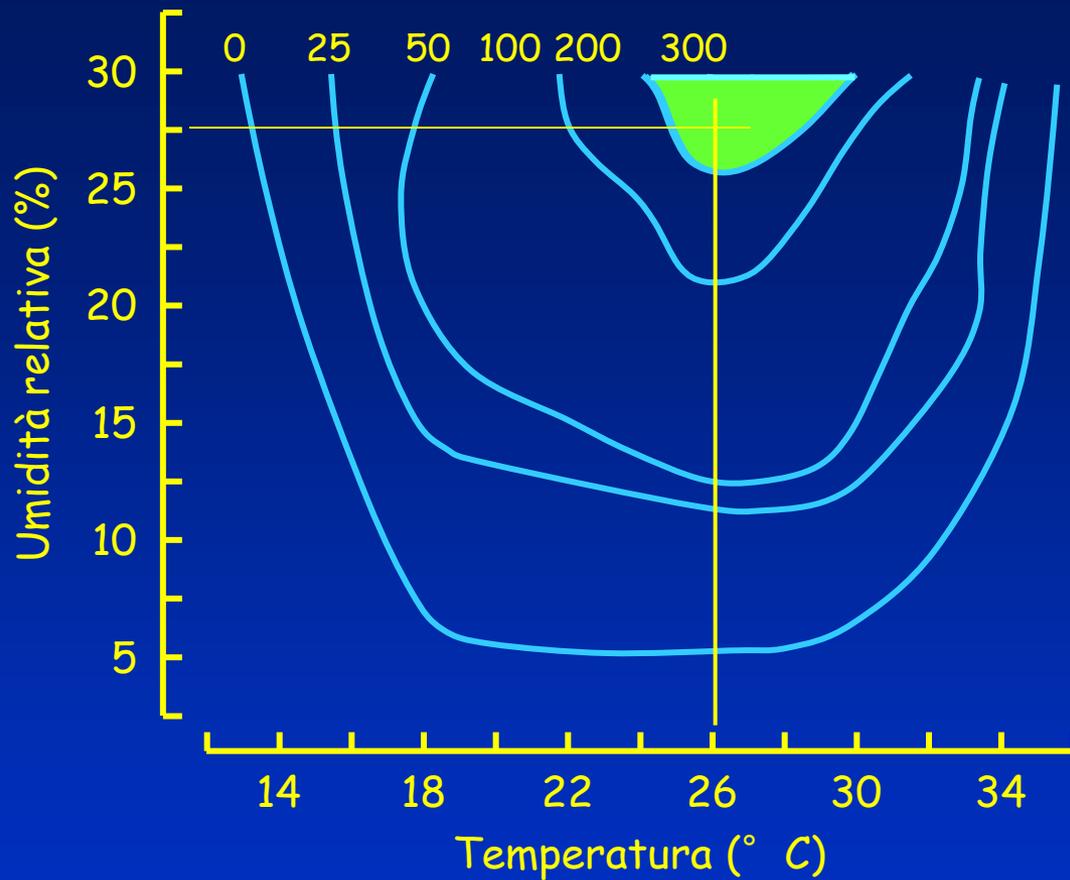
Variazione del tasso di ovideposizione in funzione della temperatura



Variazione del tasso di ovideposizione in funzione dell'umidità relativa

Esperimenti multifattoriali

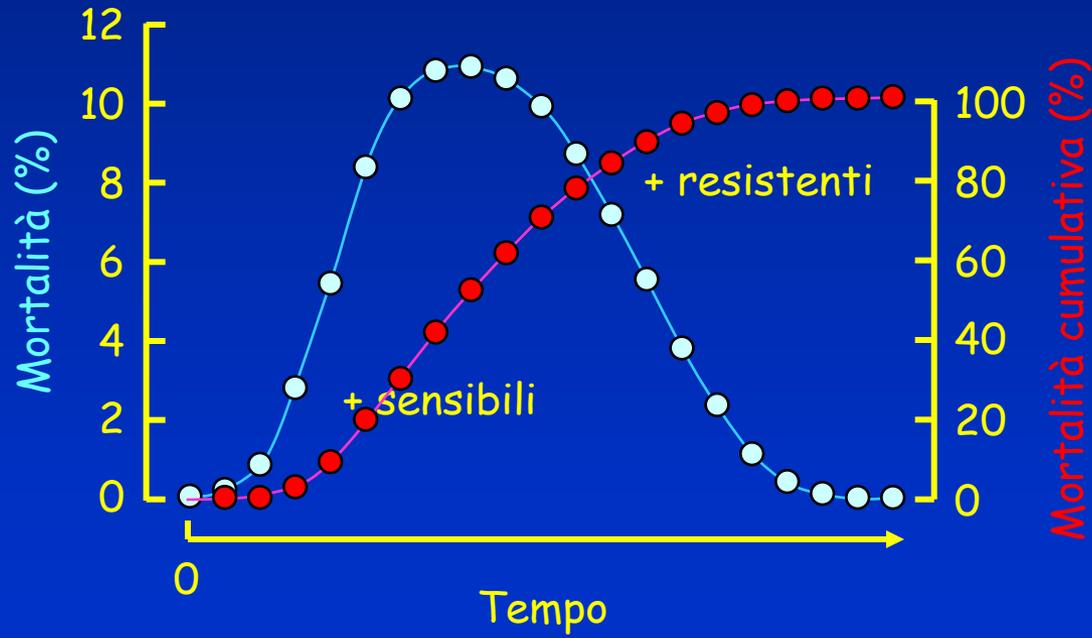




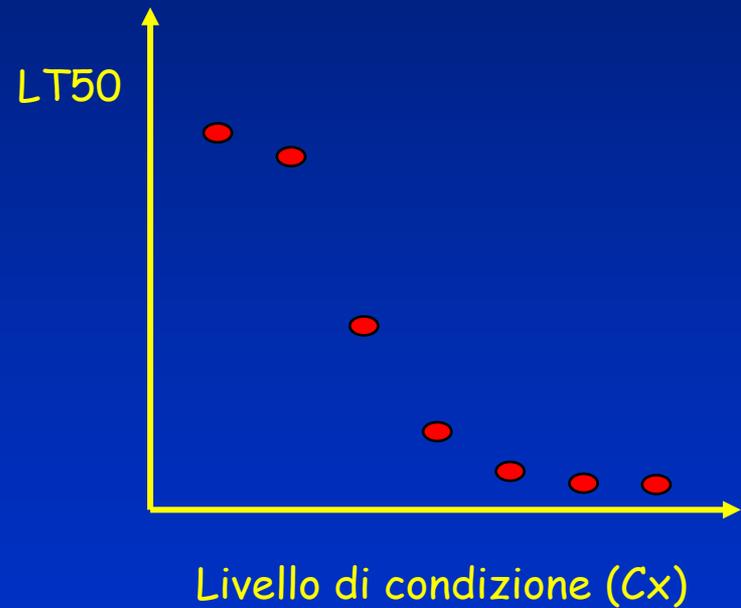
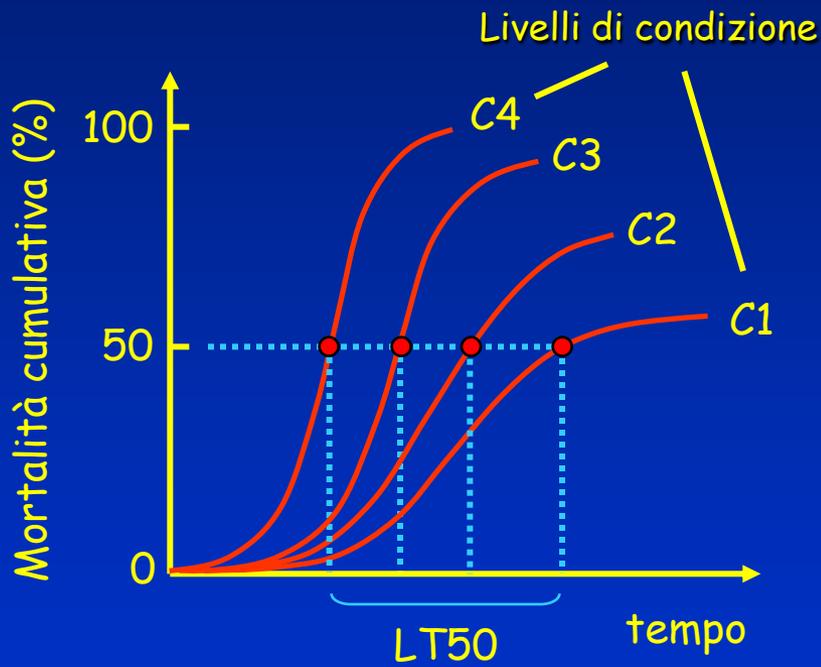
Curve di ovideposizione (numero medio di uova per femmina al giorno) per varie combinazioni di umidità e temperatura per *Sitophilus orizae* (punteruolo del riso), un coleottero curculionide nocivo per i raccolti di cereali

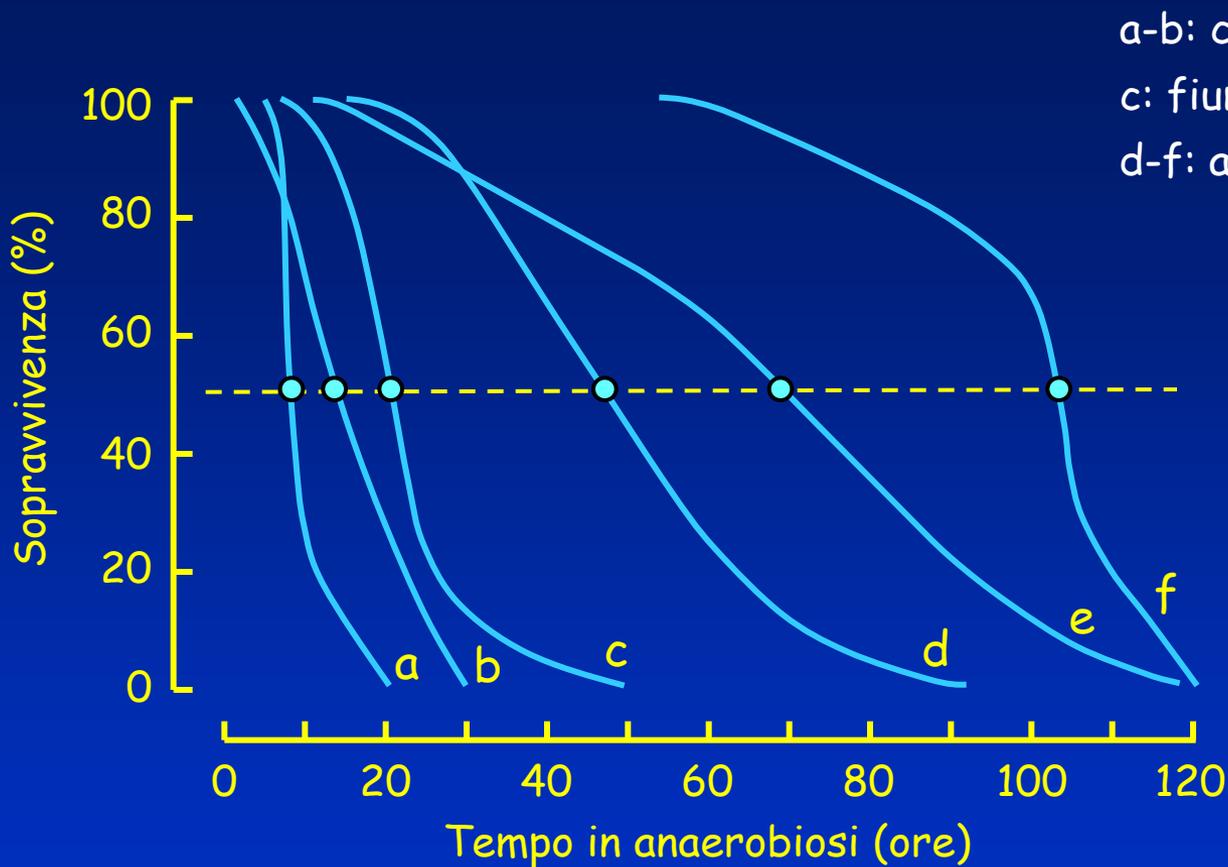
Effetti delle condizioni sulla funzionalita' degli organismi

Analisi della sopravvivenza



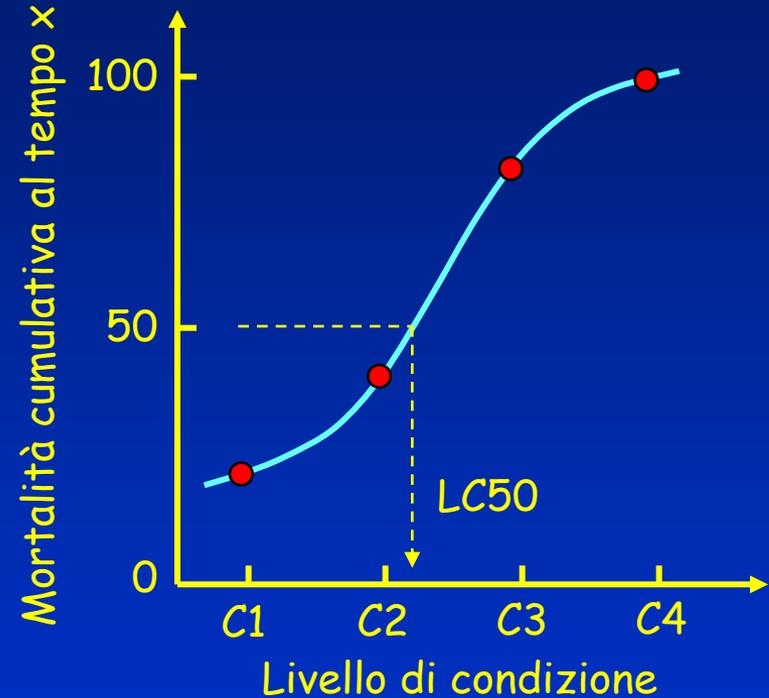
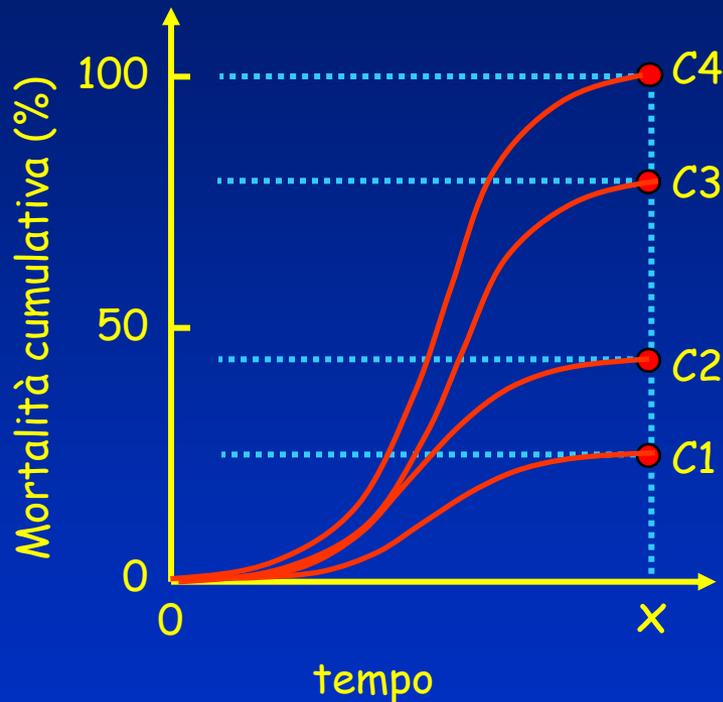
Curve di mortalità – disegno sperimentale a tempo indefinito





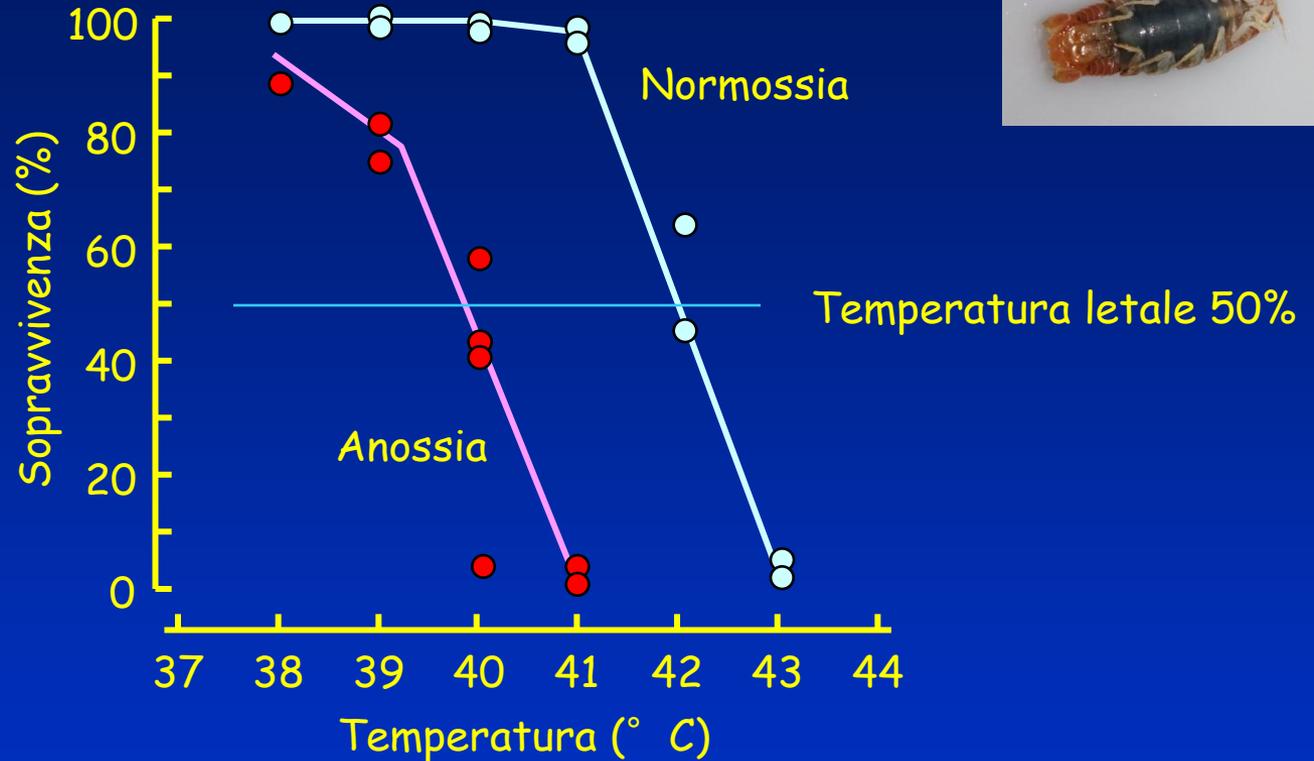
Esperimento a tempo indefinito – curve di sopravvivenza di larve di ditteri originarie da tipi diversi di acque interne immerse in acqua anossica

Curve di mortalità – disegno sperimentale a tempo definito

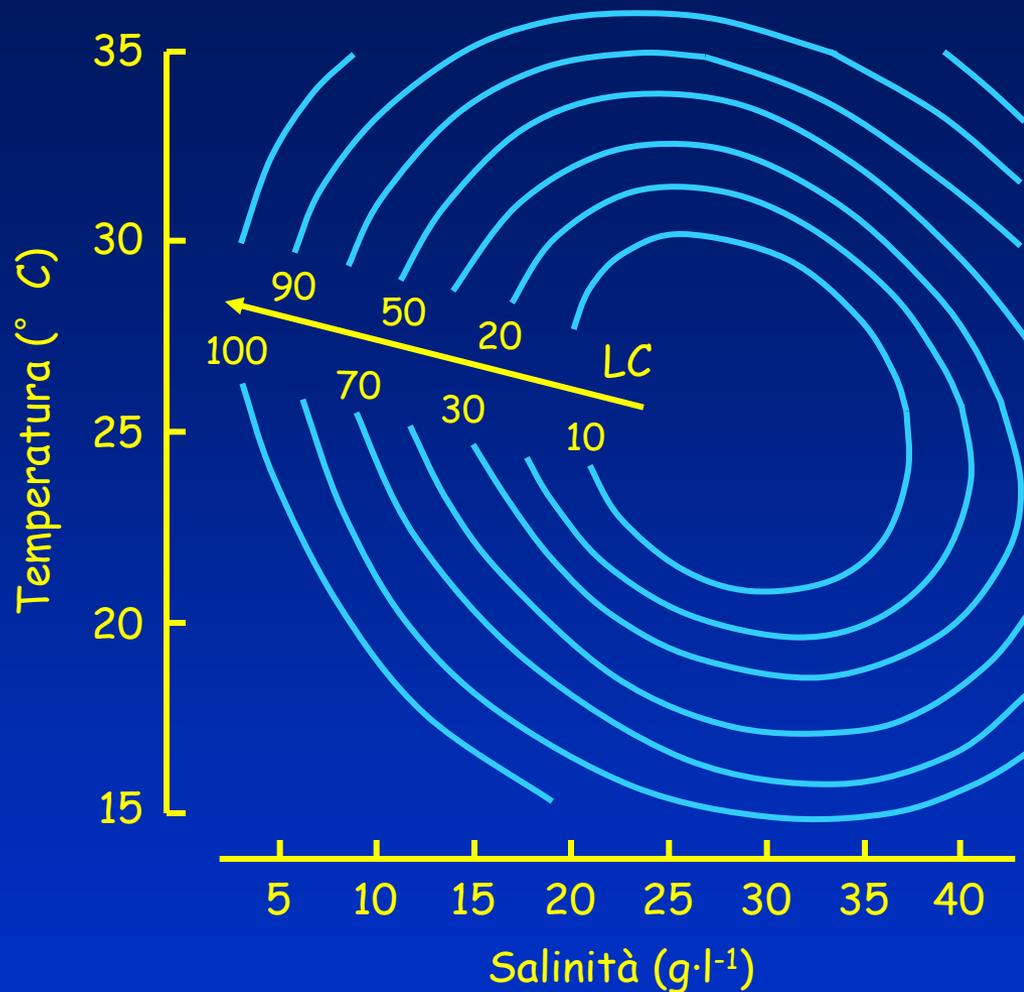


- Intervallo standard (es. 96 h) e determinazione del numero di sopravvissuti per ciascun livello della condizione

Interazione tra condizioni



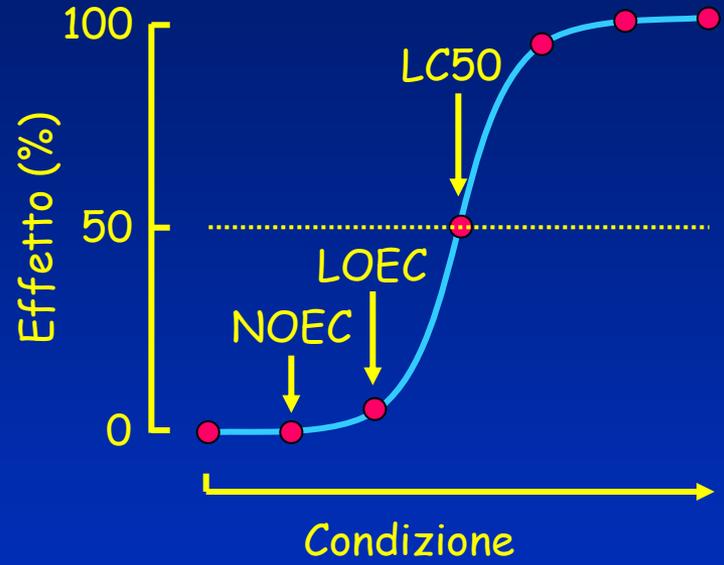
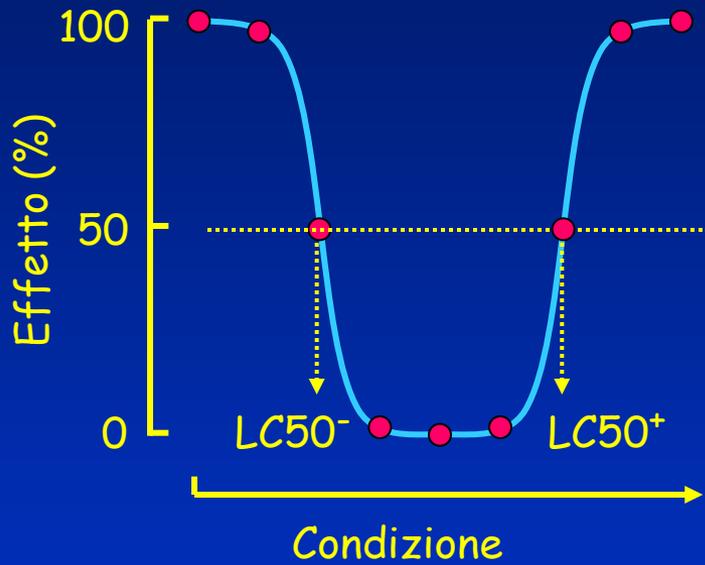
Esperimento a tempo definito. Curve di mortalità di un copepode marino (*Steineria* sp.) esposto per 5 ore a varie temperature



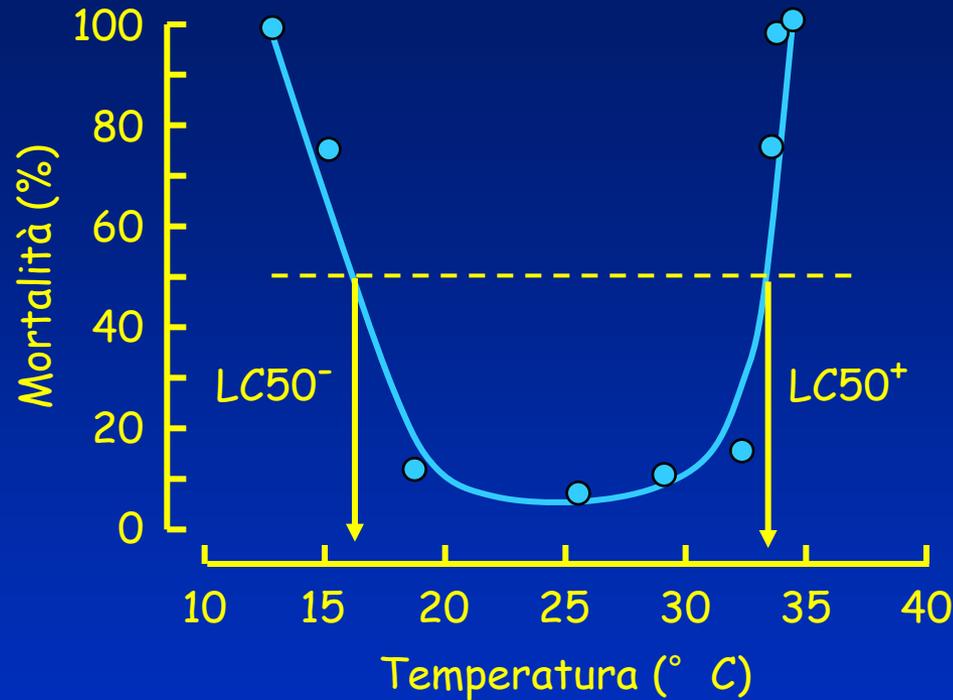
Curve di mortalità



Interazione fra condizioni in un esperimento bifattoriale a tempo definito (24 ore):
curve di isomortalità temperatura-salinità di larve di un isopode marino



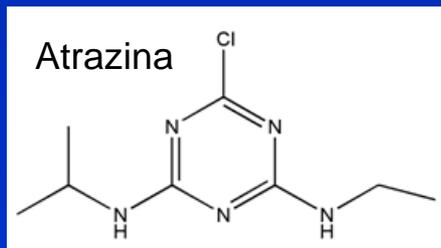
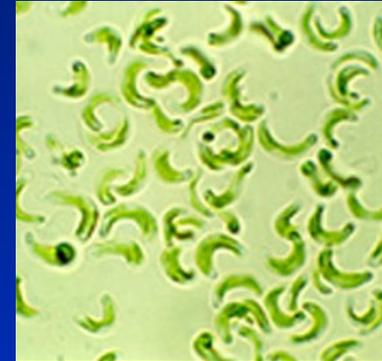
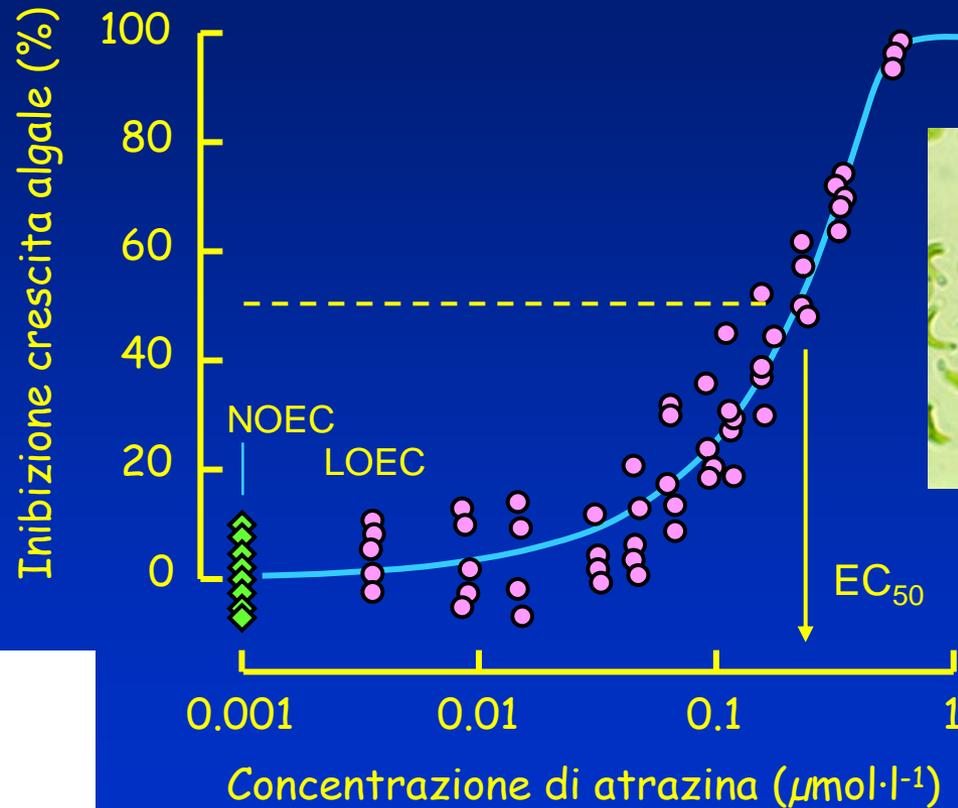
NOEC: No Observable Effect Condition
 LOEC: Lowest Observable Effect Condition



Sitophilus oryzae

Condizione letale X – valore della condizione che produce una determinata percentuale di morti in un certo intervallo di tempo

Test di tossicità di atrazina (96h) su *Pseudokirchneriella* (*Selenastrum*)



Tossicità acuta di diossine, furani

Dato che la TCDD è il composto più tossico della famiglia, la tossicità degli altri membri viene riferita attraverso test tossicologici a quella di questa molecola, mediante un coefficiente TEQ (fattore di equivalenza della tossicità)

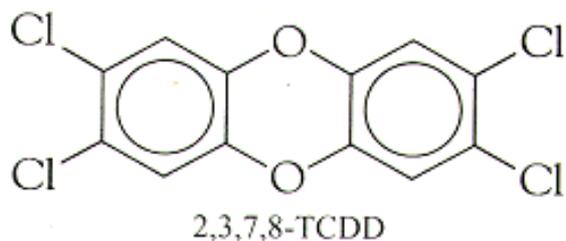
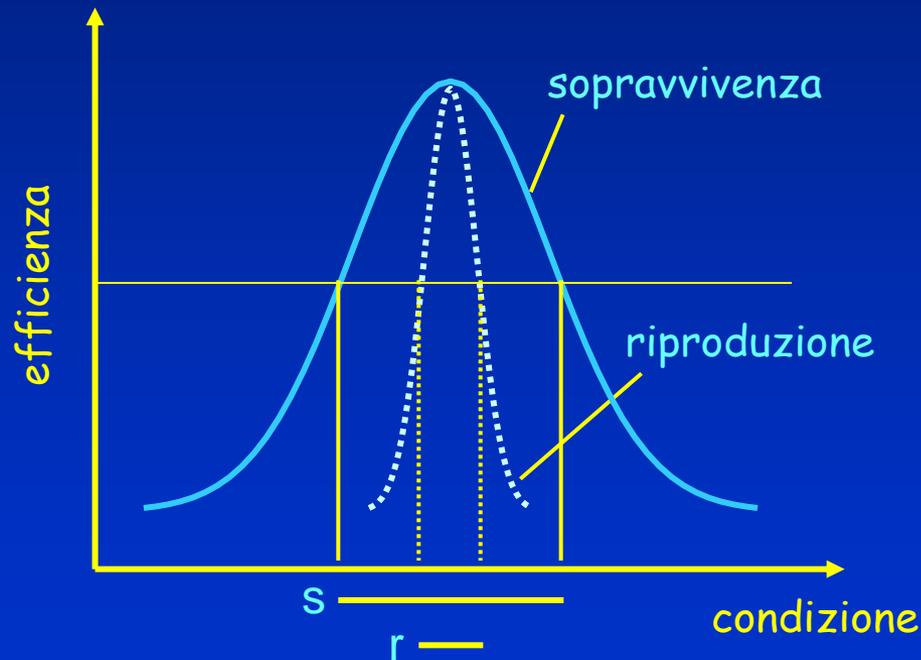


Tabella 6.5 Fattori di equivalenza della tossicità (TEQ) per alcuni importanti diossine e furani

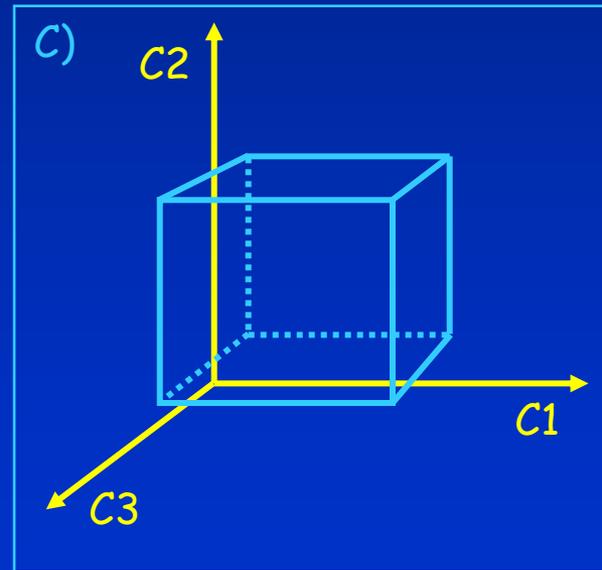
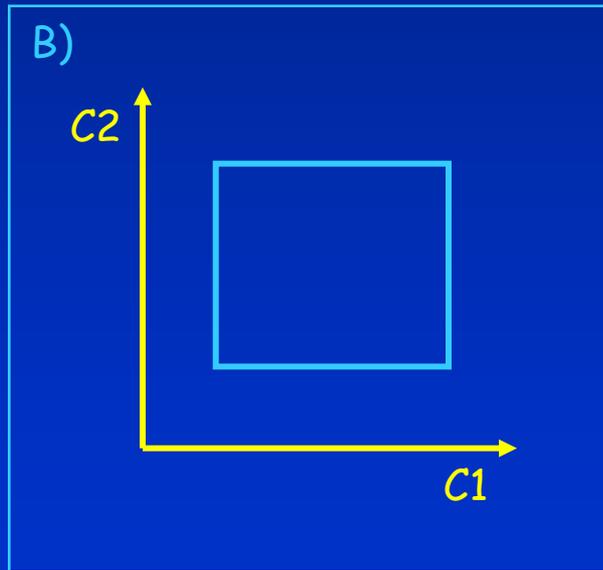
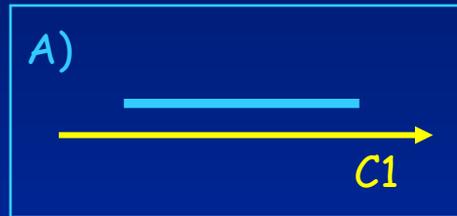
Diossina o furano	Fattore di equivalenza della tossicità al TCDD
2,3,7,8-tetraclorodibenzo- <i>p</i> -diossina	1
1,2,3,7,8-pentaclorodibenzo- <i>p</i> -diossina	0,5
1,2,3,4,7,8-esaclorodibenzo- <i>p</i> -diossina	0,1
1,2,3,7,8,9-esaclorodibenzo- <i>p</i> -diossina	0,1
1,2,3,6,7,8-esaclorodibenzo- <i>p</i> -diossina	0,1
1,2,3,4,6,7,8-eptaclorodibenzo- <i>p</i> -diossina	0,01
Ottaclorodibenzo- <i>p</i> -diossina	0,001
2,3,7,8-tetraclorodibenzofurano	0,1
2,3,4,7,8-pentaclorodibenzofurano	0,5
1,2,3,7,8-pentaclorodibenzofurano	0,05
1,2,3,4,7,8-esaclorodibenzofurano	0,1
1,2,3,7,8,9-esaclorodibenzofurano	0,1
1,2,3,6,7,8-esaclorodibenzofurano	0,1
2,3,4,6,7,8-esaclorodibenzofurano	0,1
1,2,3,4,6,7,8-eptaclorodibenzofurano	0,01
1,2,3,4,7,8,9-eptaclorodibenzofurano	0,01
Ottaclorodibenzofurano	0,001

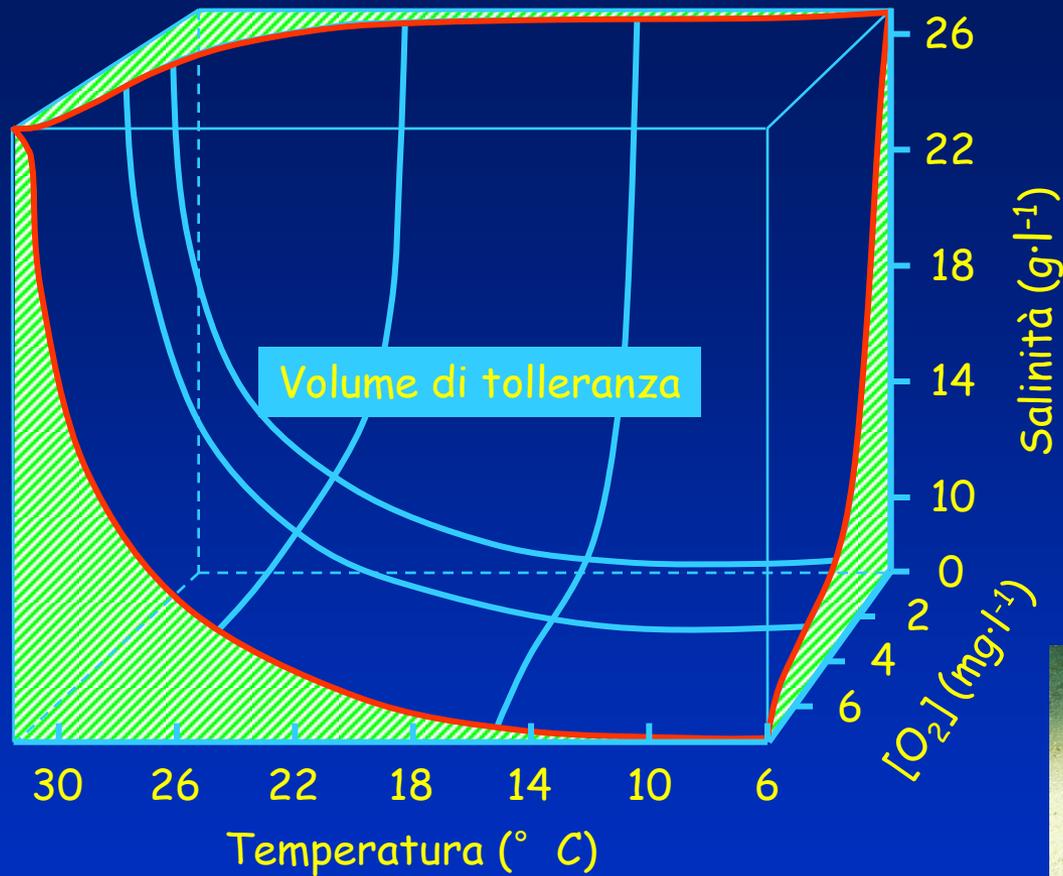
I dati di TEQ sono forniti dal *Canadian Environmental Protection Act Priority Substance List, Assessment Report N. 1, 1990.*

L'ambito dei valori di una condizione compatibili con la funzionalità di un organismo costituisce la **nicchia ecologica di quel determinato organismo per quella condizione**. Tale ambito può essere dipendente dal tipo di stimatore di idoneità che viene considerato



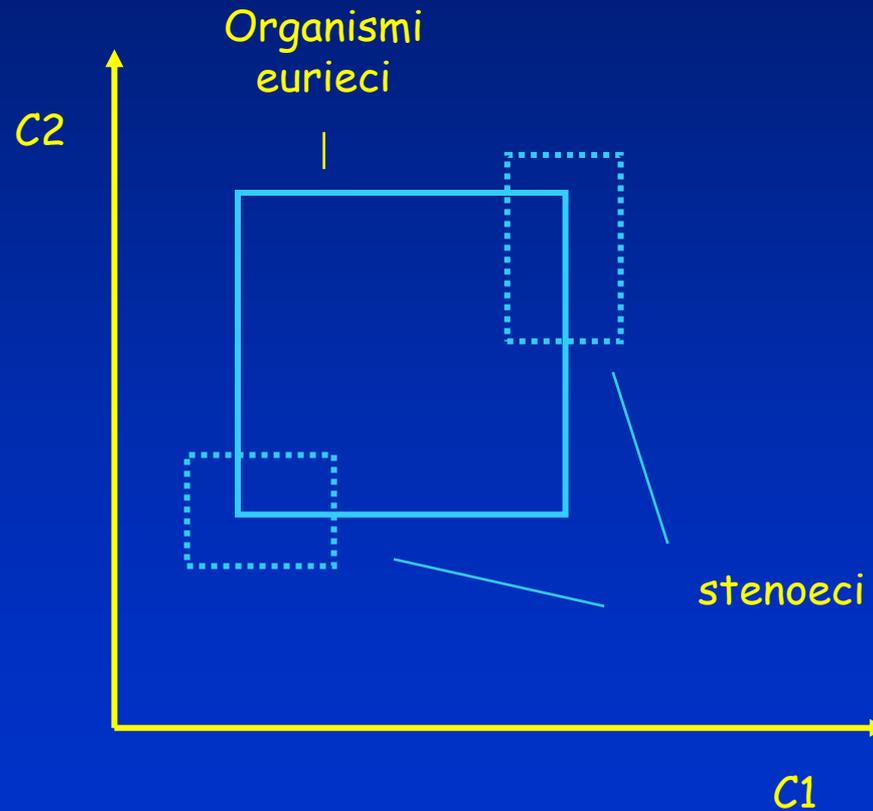
L'insieme dei valori di più condizioni compatibili con la funzionalità di un organismo costituisce una superficie (2 condizioni) o un volume (3 o più condizioni) che prende il nome di **nicchia ecologica condizionale**





Esperimento multifattoriale a tempo definito: Volume di tolleranza (<LC50) temperatura-salinità-concentrazione di ossigeno (larve di Homarus)

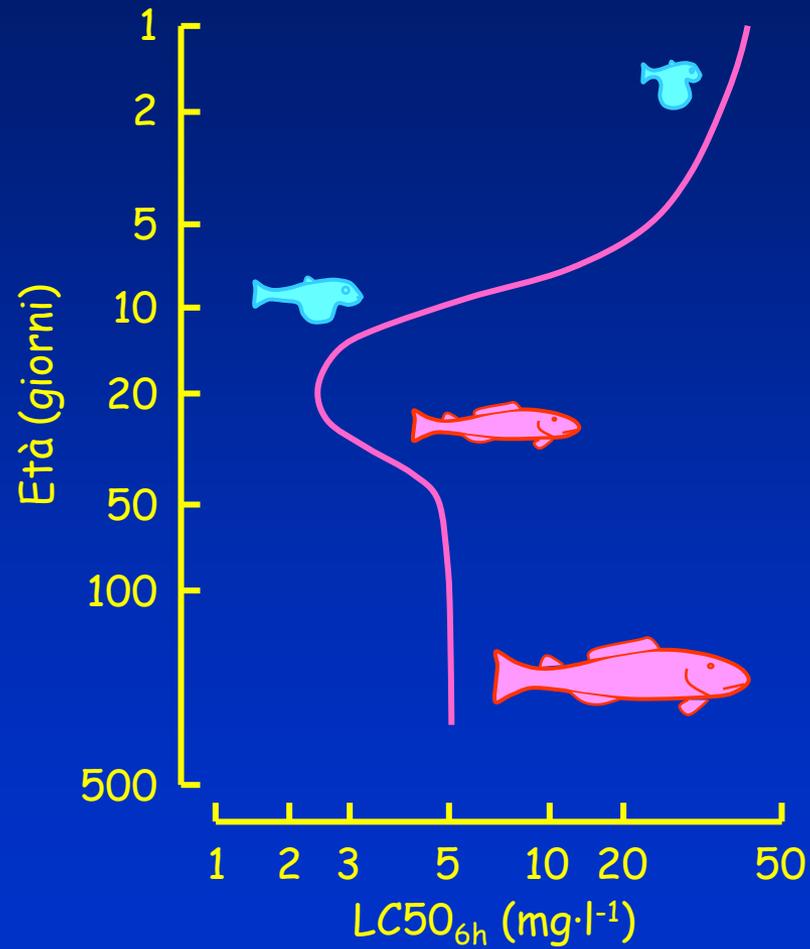
Valenza ecologica – Ampiezza dell'intervallo di compatibilita' di un organismo rispetto a una o piu' condizioni



Variazioni intraspecifiche della resistenza a condizioni ambientali estreme

- Età, stadio ontogenico, stato funzionale
- Localizzazione geografica-ecologica della popolazione
- Pre-esposizione allo stress ambientale (acclimatazione)

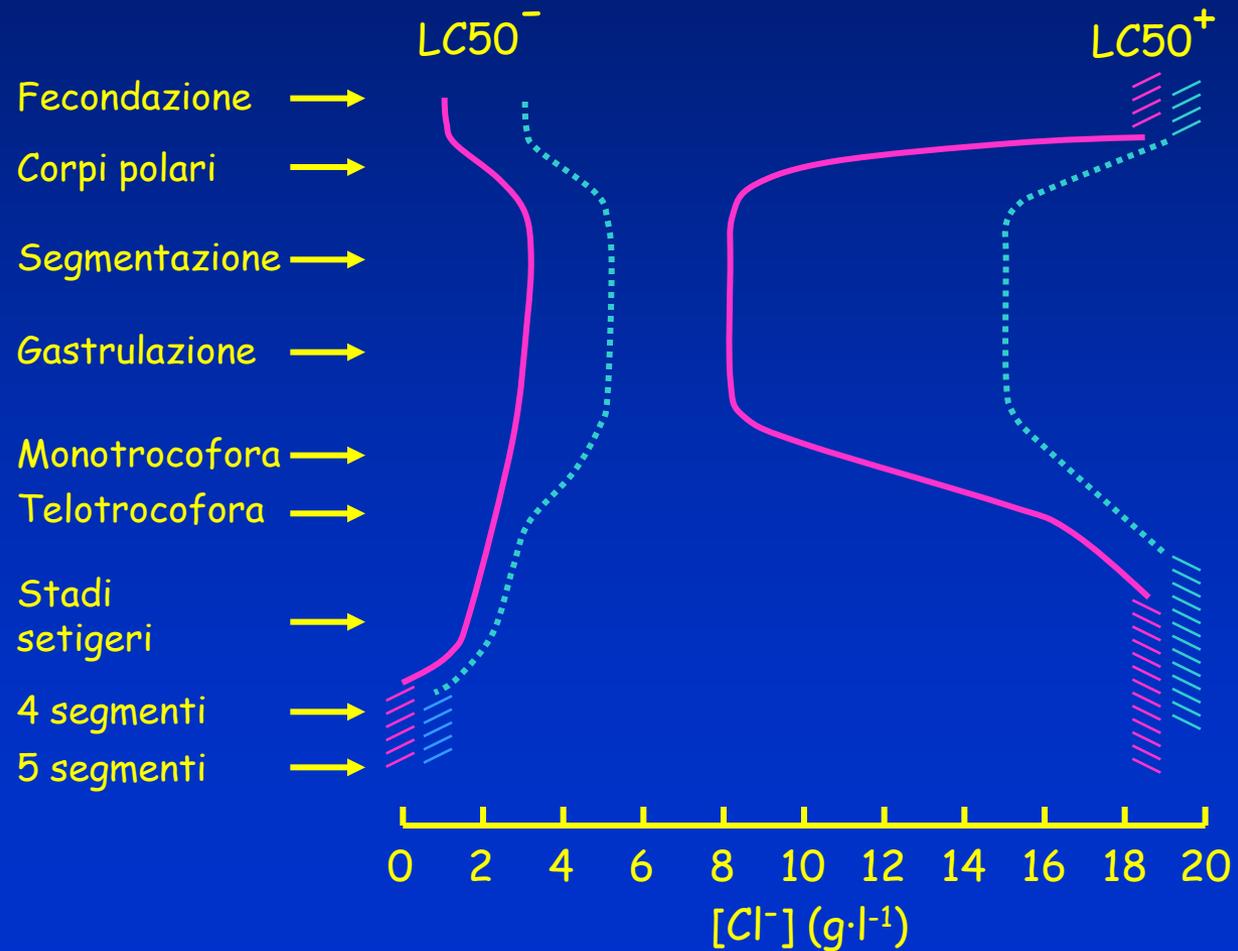
Variazione ontogenetica della tossicità del rame in *Salmo trutta*



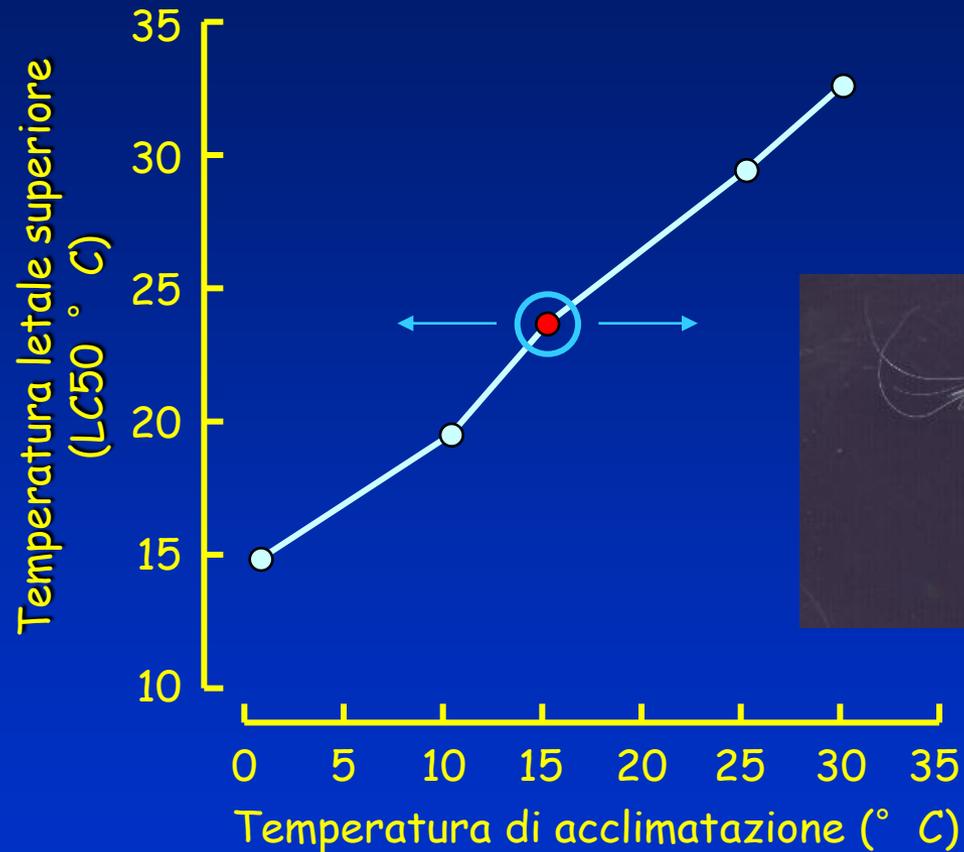
Effetto della salinità (Cl^-) su larve di Nereis

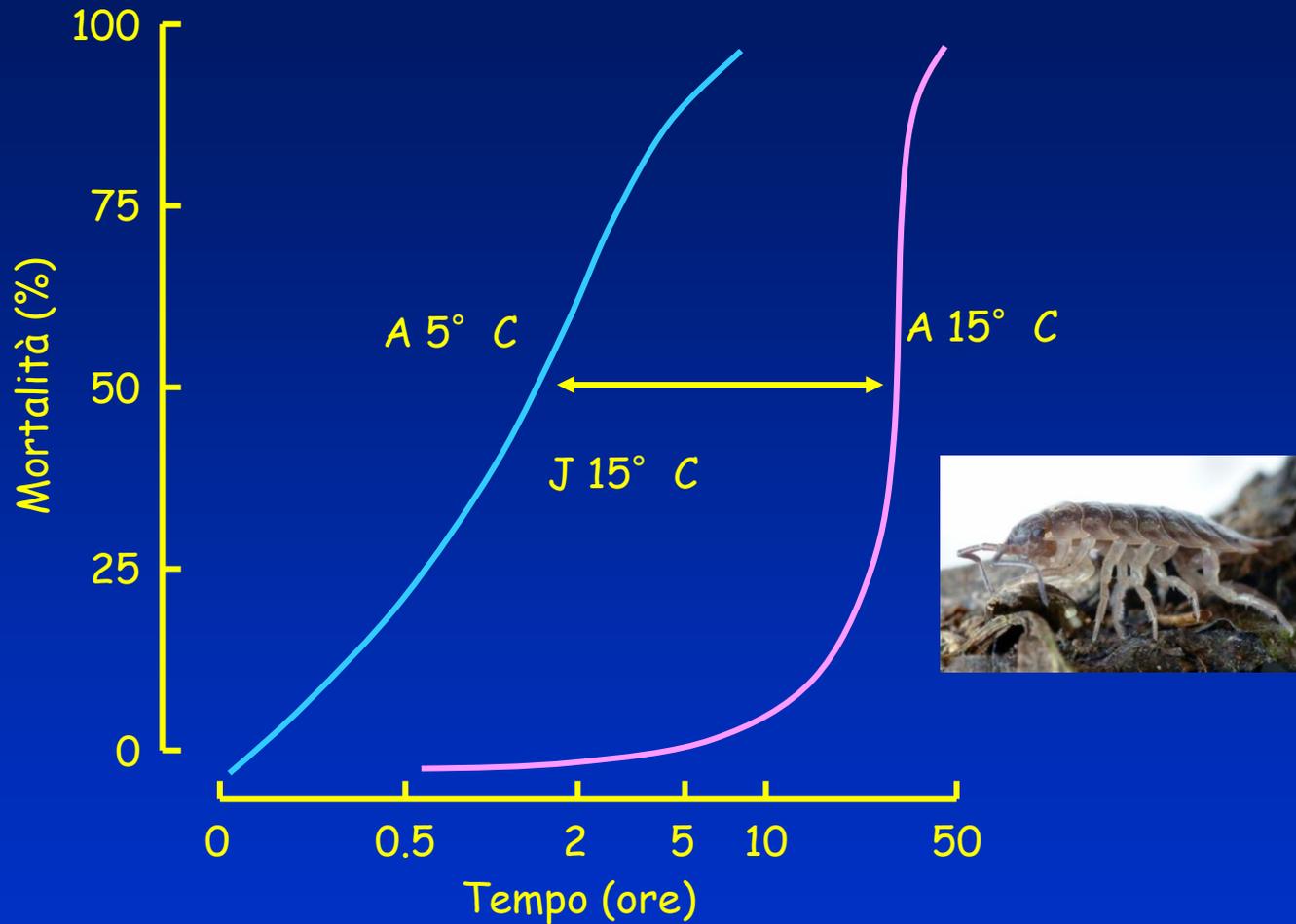
Tv: popolazione di Tvarminne (Mar Baltico)

Kr: popolazione di Kristineberg (Skagerrak)



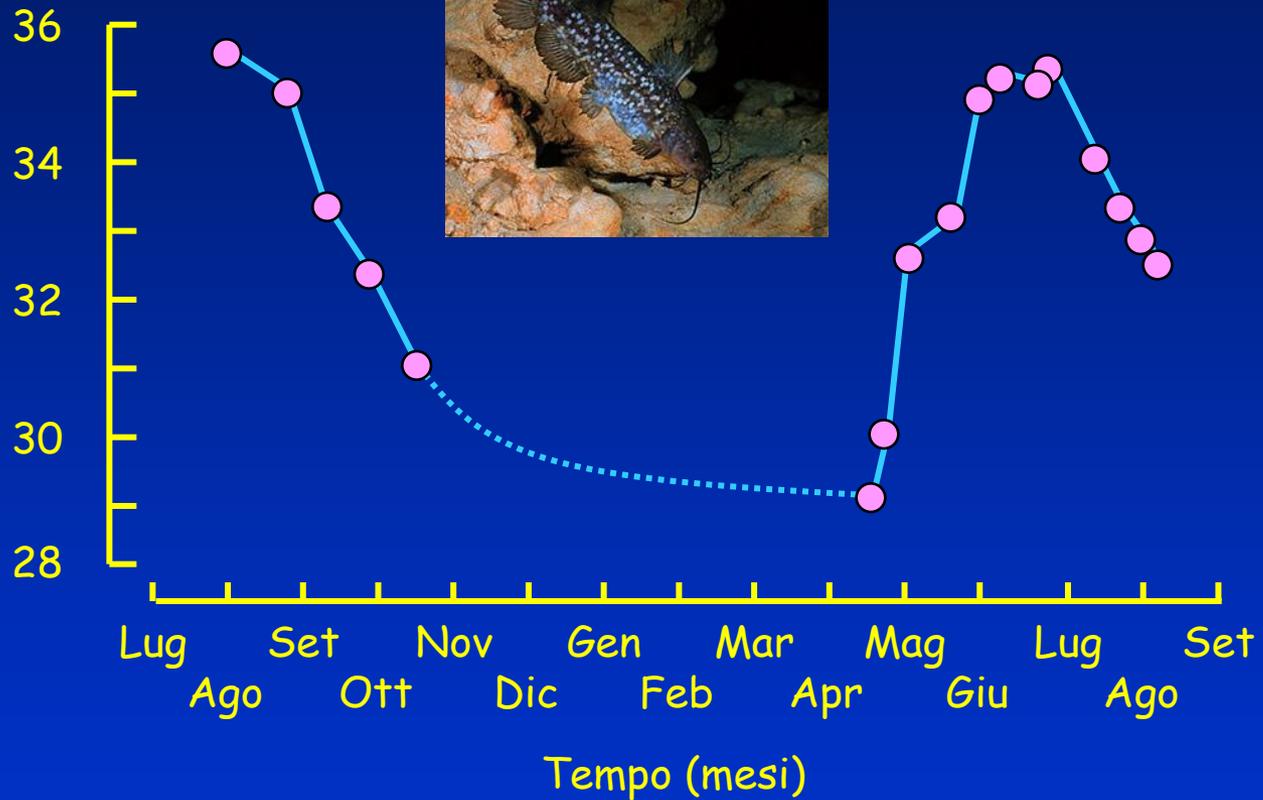
Acclimatazione termica in *Neomysis americana* (Crustacea)



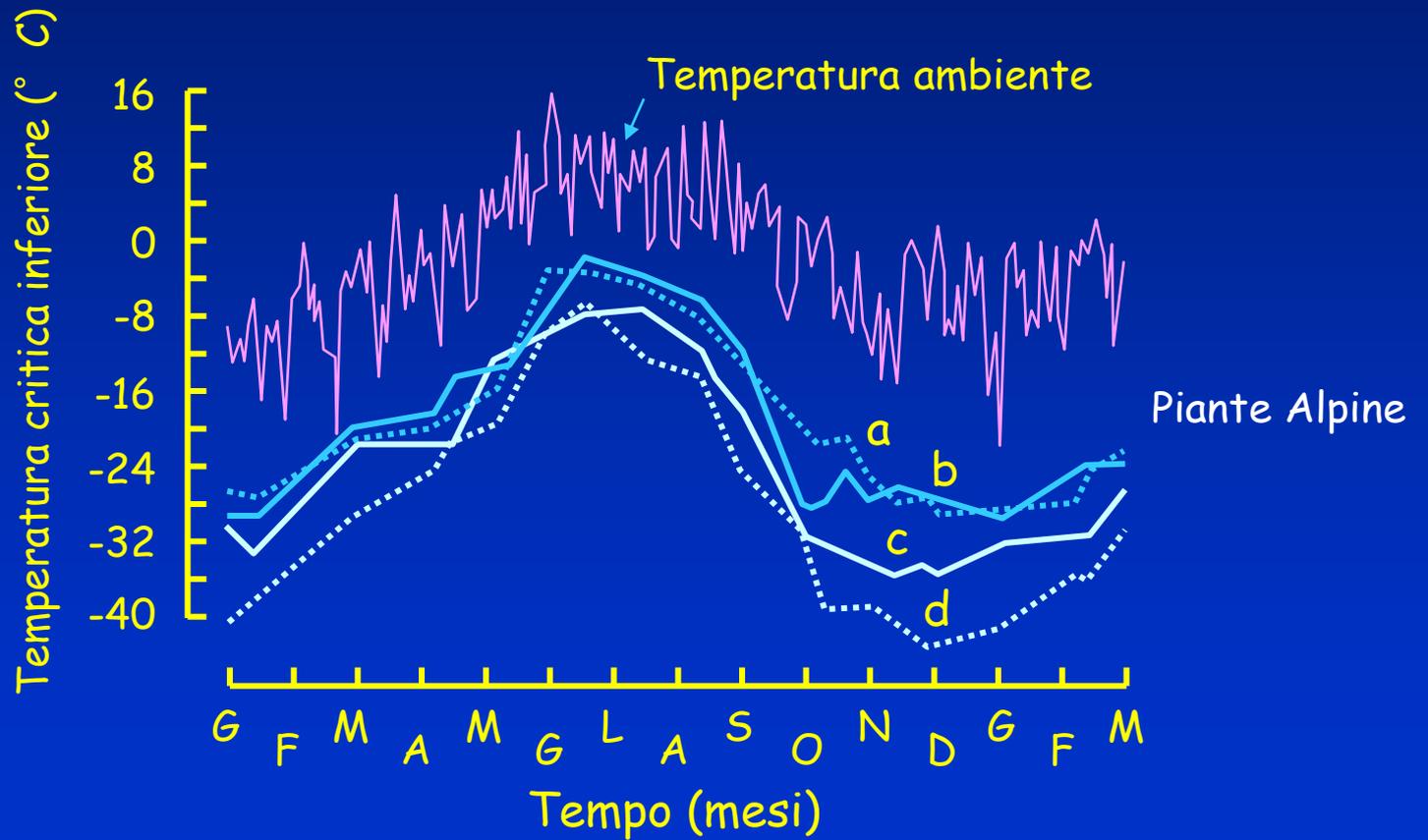


Effetto dell'acclimatazione (5-15 C) sulla termoresistenza (a 36 C) di adulti di isopode marino in un esperimento a tempo indefinito

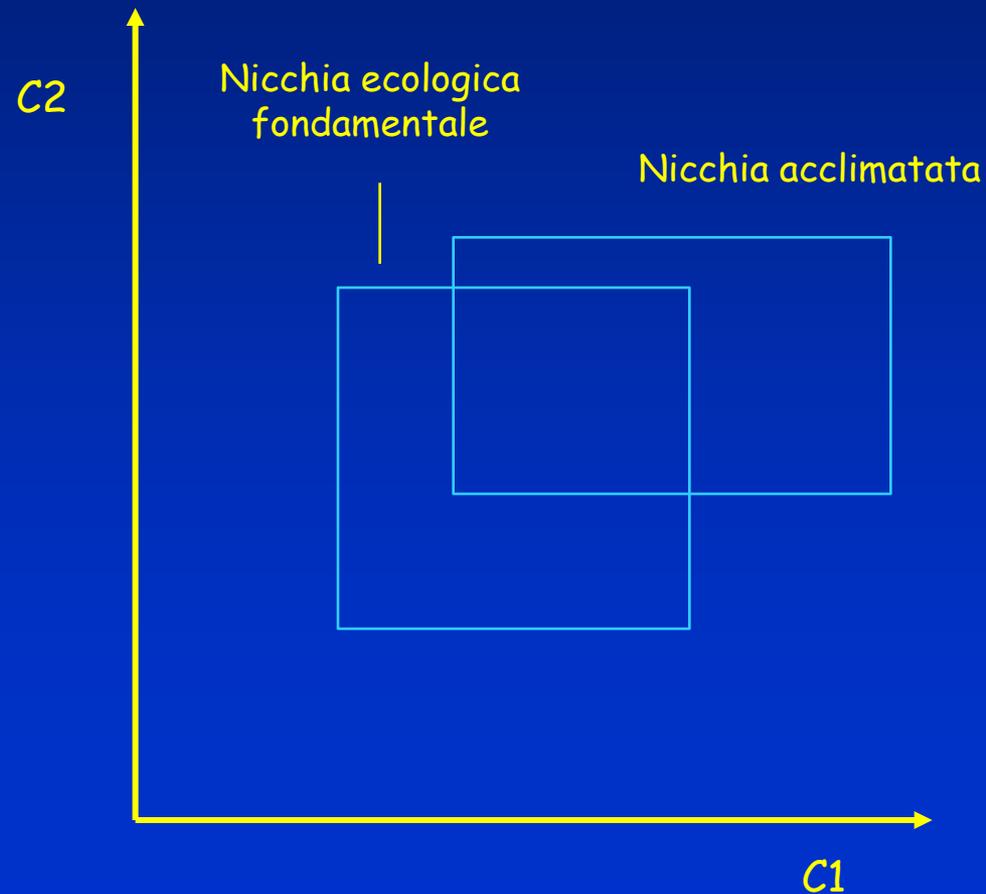
Temperatura letale superiore (° C)



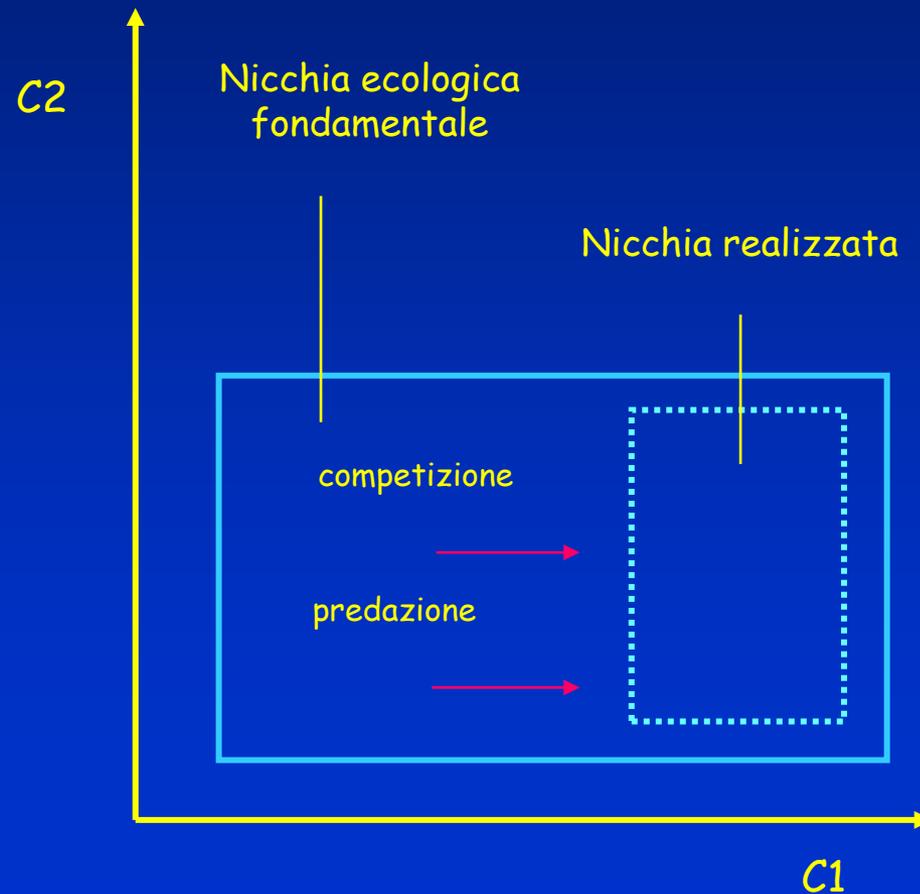
Variazione stagionale della resistenza alle alte temperature nel pesce
Ameiurus nebulosus



Differenza fra nicchia ecologica condizionale fondamentale ottenuta in laboratorio con preesposizione in condizioni standard e nicchia ecologica dopo acclimatazione



Differenza fra nicchia ecologica condizionale fondamentale ottenuta in laboratorio e nicchia ecologica reale (osservabile in natura (nicchia realizzata)



Stimatori funzionali di idoneità

Per specifiche analisi autoecologiche si possono utilizzare stimatori di idoneità di tipo funzionale, cioè misure di processi biochimici, metabolici, o anche comportamentali

Gli stimatori funzionali specifici sono scelti sulla base del tipo di organismo utilizzato e del suo ruolo ecologico nella comunità

- Produttori primari: funzione fotosintetica
- Consumatori: rapporti di rendimento

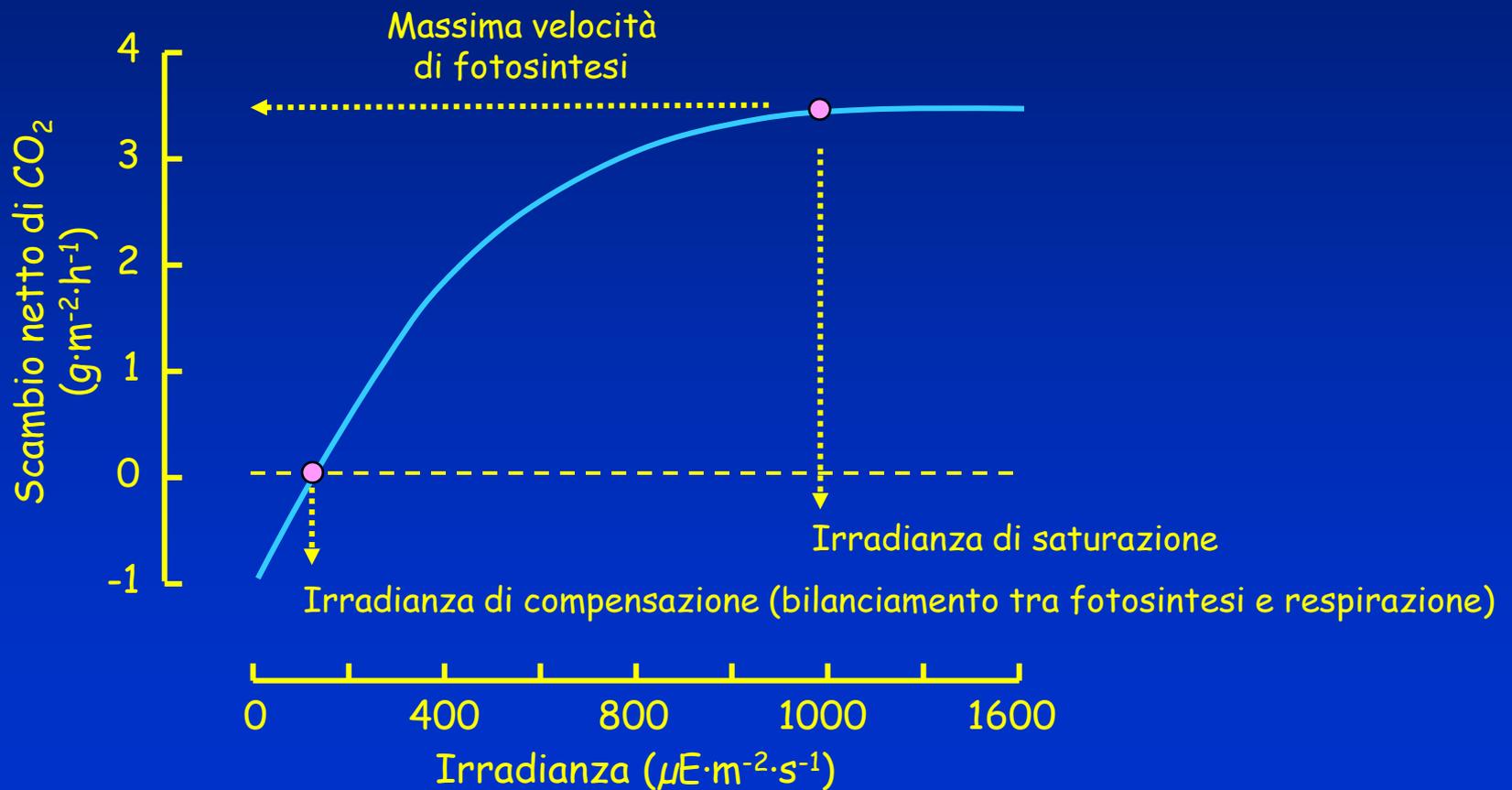
Fotosintesi



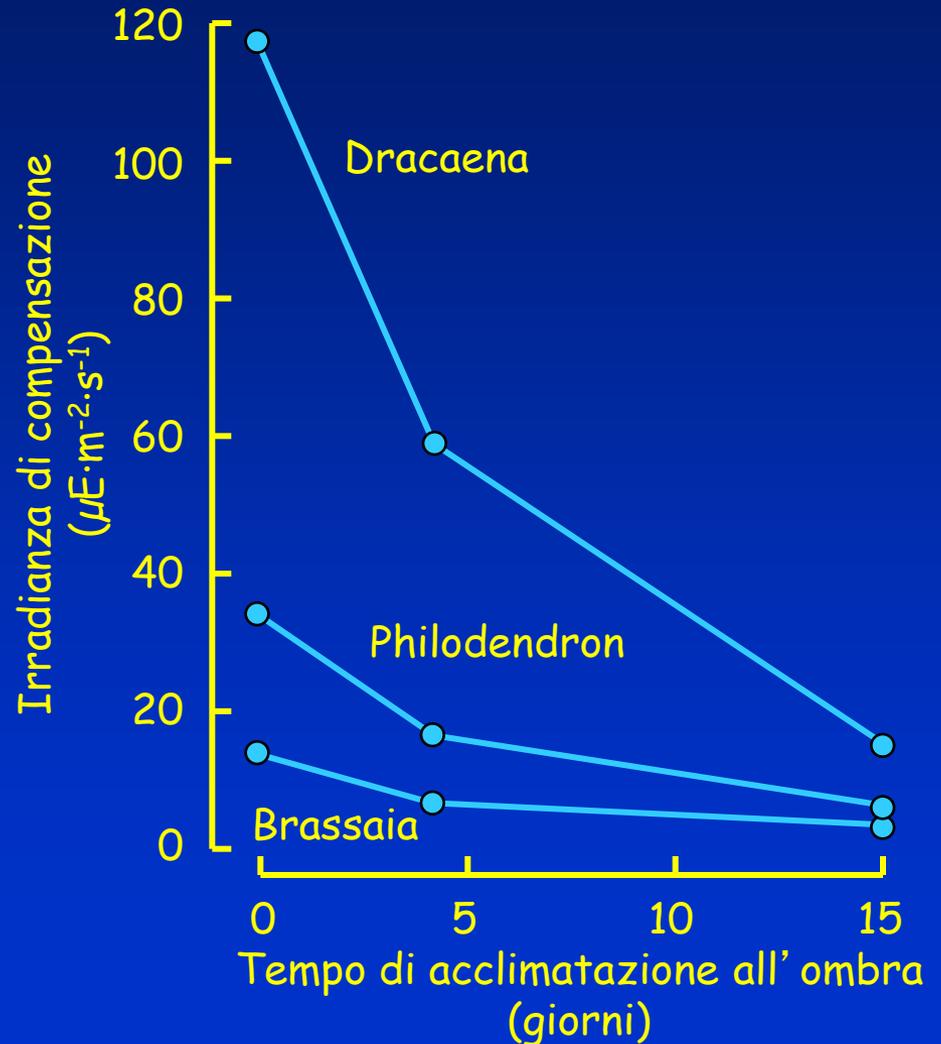
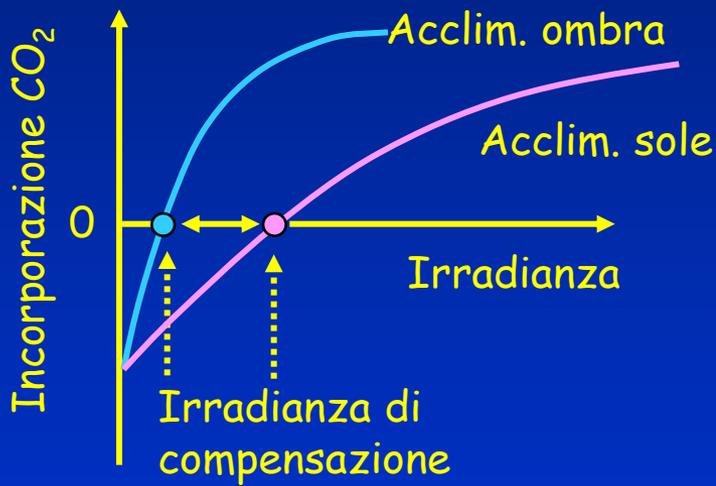
Fotosintesi lorda – CO₂ assunta nell'unità di tempo

Fotosintesi netta – scambio netto di CO₂ risultante dal processo di fotosintesi e di respirazione

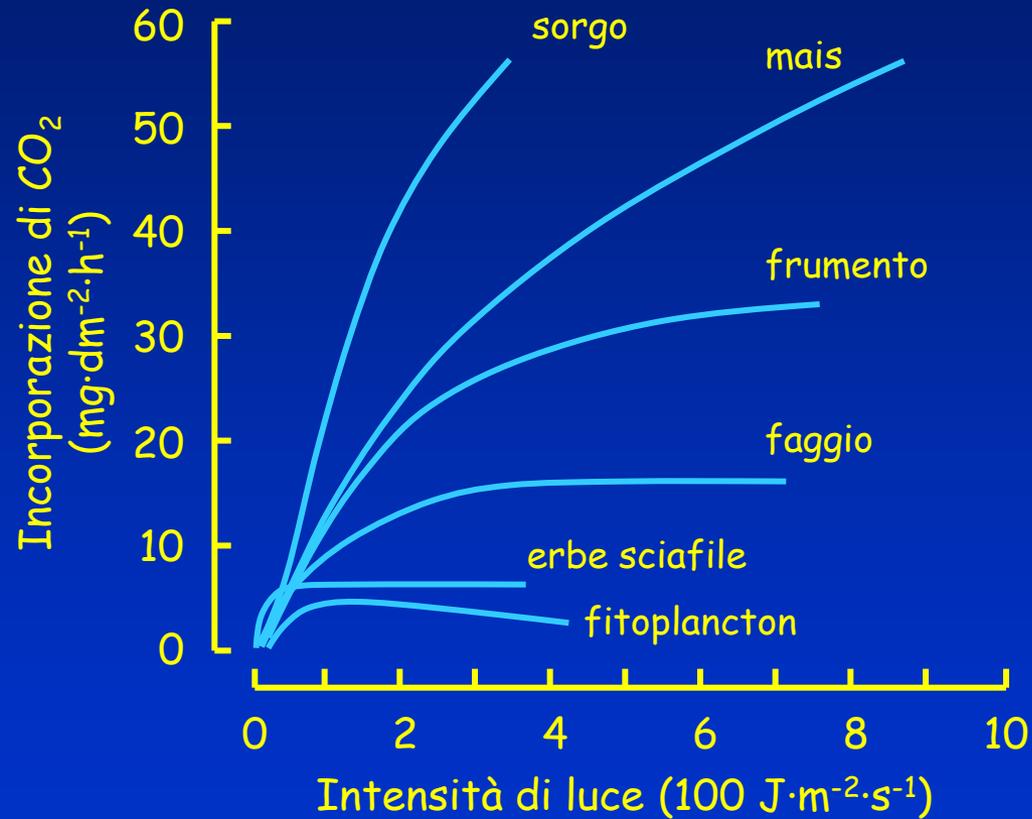
La curva che descrive la variazione della fotosintesi netta al variare dell'irradianza (PAR) costituisce un buon descrittore del comportamento fotosintetico del sistema e delle sue variazioni al variare delle condizioni naturali e dei fattori antropogenici



La relazione tra fotosintesi netta e irradianza può variare a seguito di meccanismi di acclimatazione



Variabilità interspecifica della curva di fotosintesi



Piante C₃

Fissazione di CO₂ a partire dalla formazione di composti a 3 atomi di carbonio (Ciclo di **Calvin-Benson**)

L'enzima chiave della C₃ è la ribulosio difosfato carbossilasi (RuBP). e' inibita dall'ossigeno ed ha bassa affinita' per la CO₂. Massima produttivita' ad intensita' di luce e temperatura moderate e tassi relativamente più alti di umidità.

C₃ e' il metodo piu' primitivo di fotosintesi (tipico di alghe, briofite, felci, gimnosperme e le angiosperme piu' primitive). Responsabili della maggior parte della produttivita' primaria mondiale.

Piante C₄

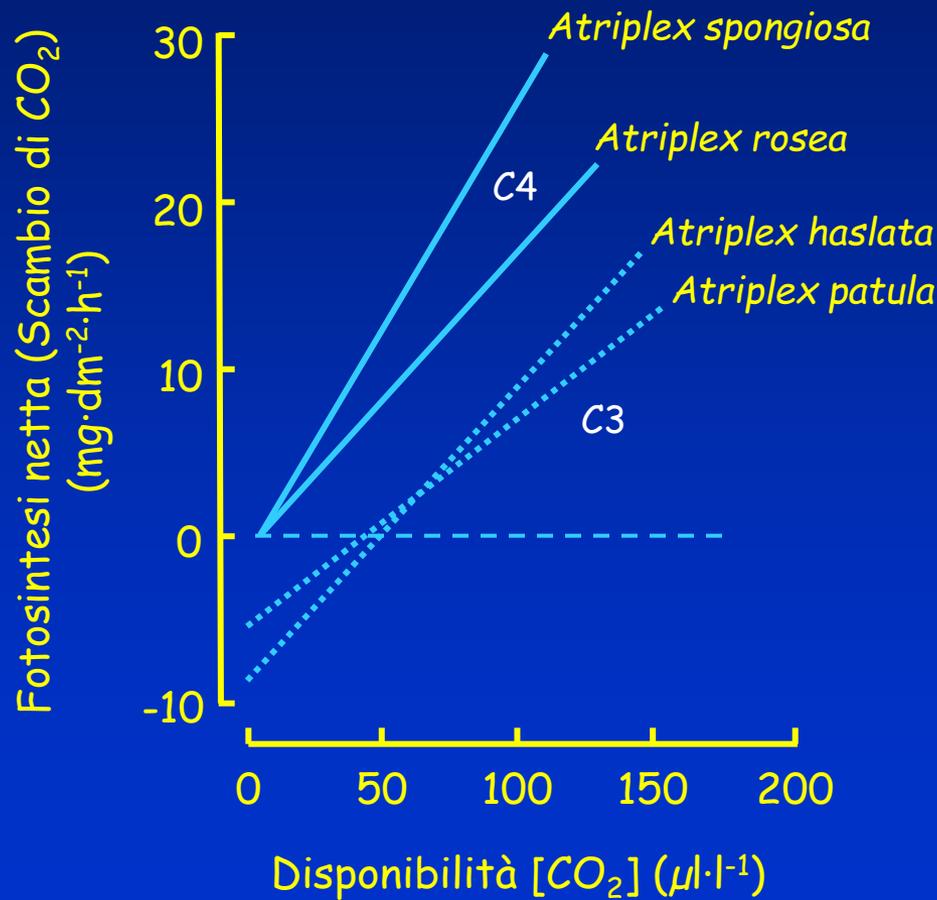
Fissazione di CO₂ a partire dalla formazione di composti a 4 atomi di carbonio (Ciclo degli acidi dicarbossilici)

L'enzima fosfoenolpiruvico carbossilasi (PEP) non è inibito dall'ossigeno ed ha alta affinità per la CO₂ (enzima attivo anche a basse concentrazioni di CO₂)

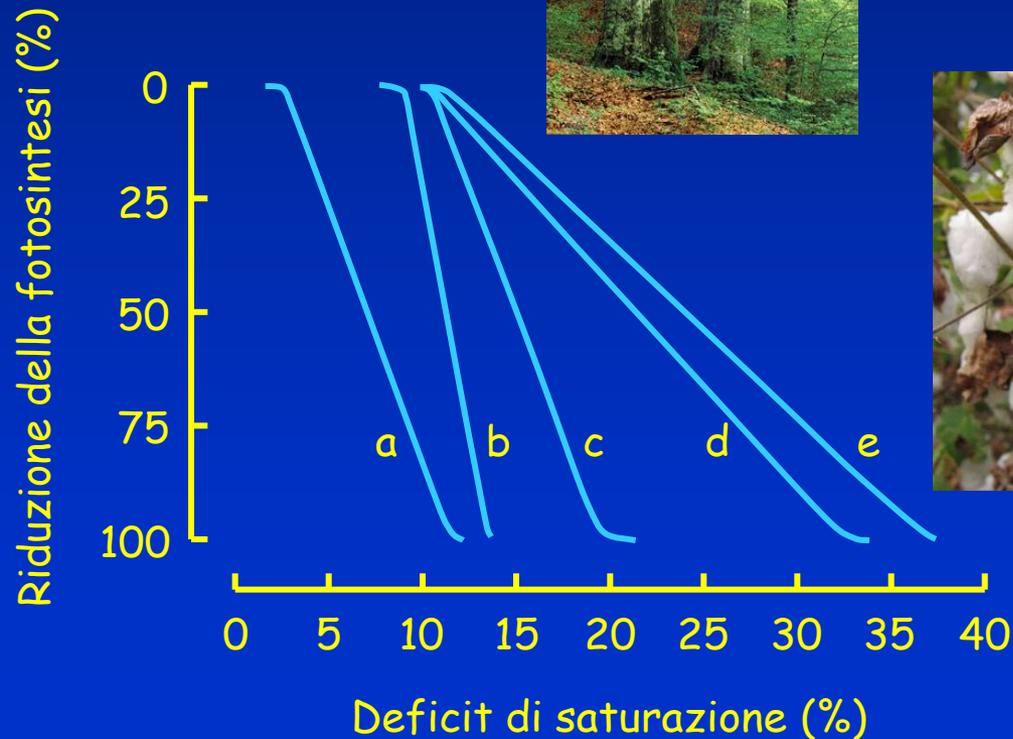
Le piante C₄ sono quindi avvantaggiate rispetto alle C₃ a basse concentrazioni di CO₂.

Competitive in condizioni con alta luminosità e temperatura, e scarsità di acqua

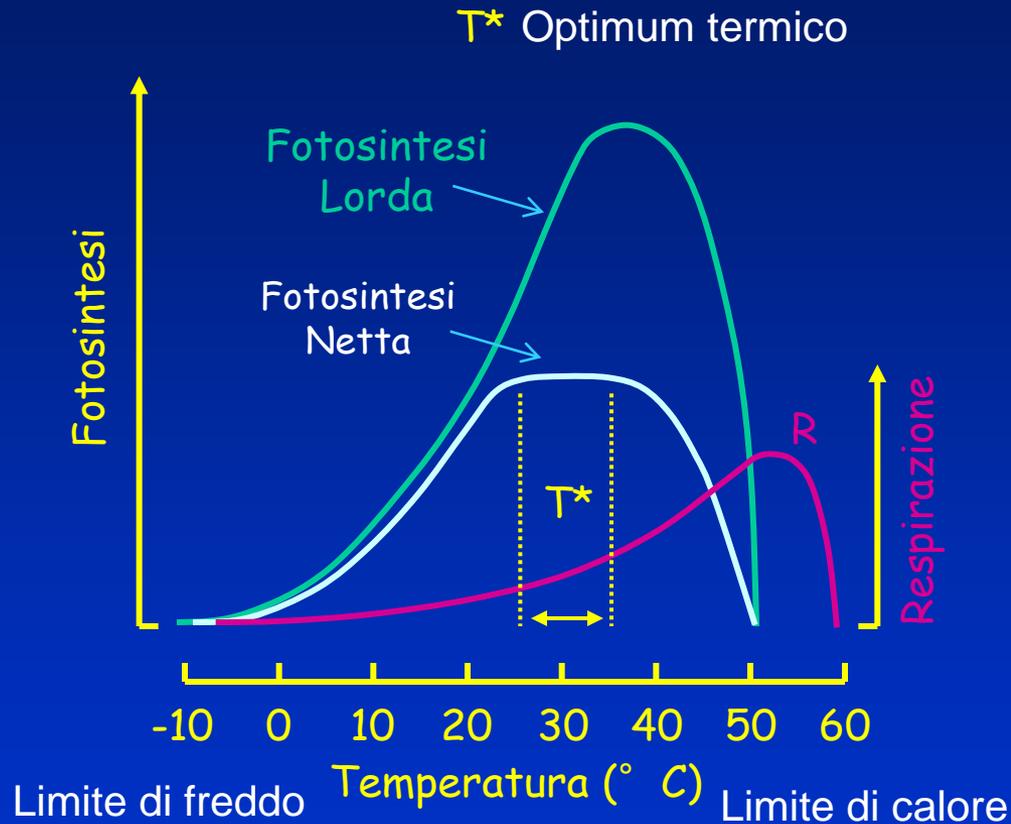
La **disponibilita' di CO₂** è uno dei fattori ambientali di maggior influenza sulla fotosintesi



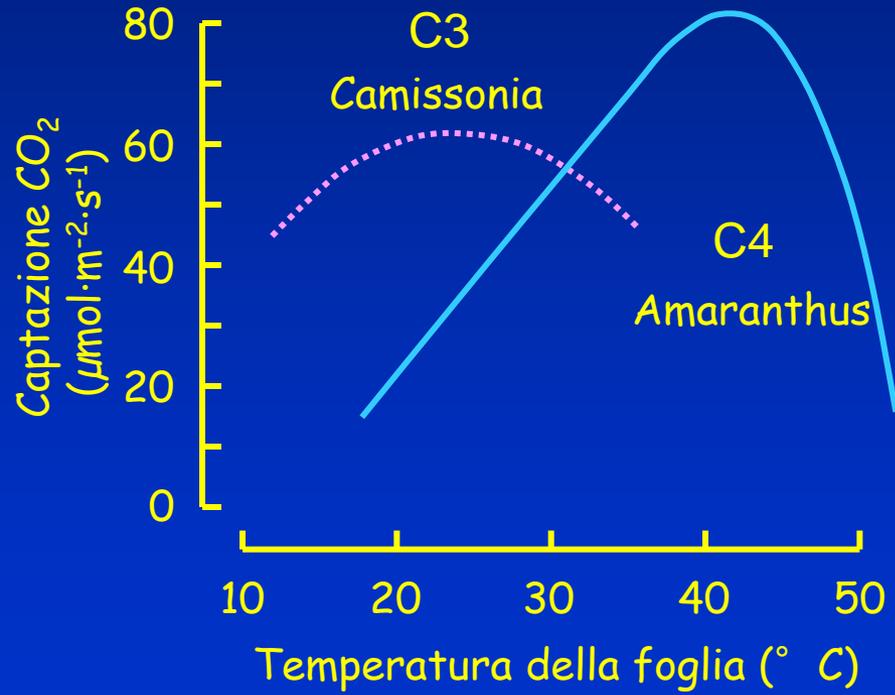
Disponibilità idrica – riduzione della fotosintesi in relazione alla perdita di acqua (chiusura degli stomi con l'aumento dell'aridità)



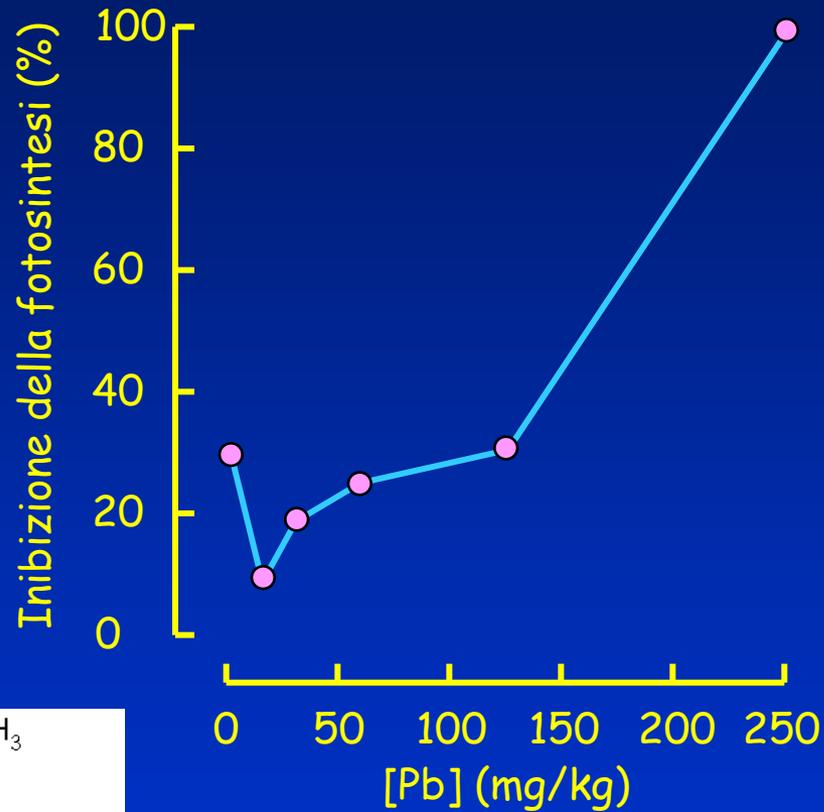
Termodipendenza della fotosintesi



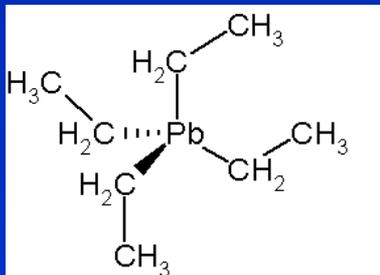
Q_{10} = aumento della fotosintesi lorda per ogni incremento di temperatura di 10 C (non coincide con la fotosintesi netta che deriva anche dalla termodipendenza della respirazione)



Riduzione della fotosintesi nella soia in relazione alla concentrazione di Pb nel terreno di coltura



Glycine max



Piombo tetraetile (additivo benzine)

Bilancio energetico nei consumatori

I processi mediante i quali i consumatori utilizzano energia sono descrivibili mediante tappe successive di un processo, che comportano perdita di frazioni diverse dell'energia potenzialmente disponibile (nella risorsa).

E = Energia disponibile

↓ ↘ Non intercettata

C = consumata

↓ ↘ S = scartata

A = assimilata

↓ ↘ Es = escreta

U = utilizzata

↓ ↘ Se = secreta

M = spesa nel metabolismo

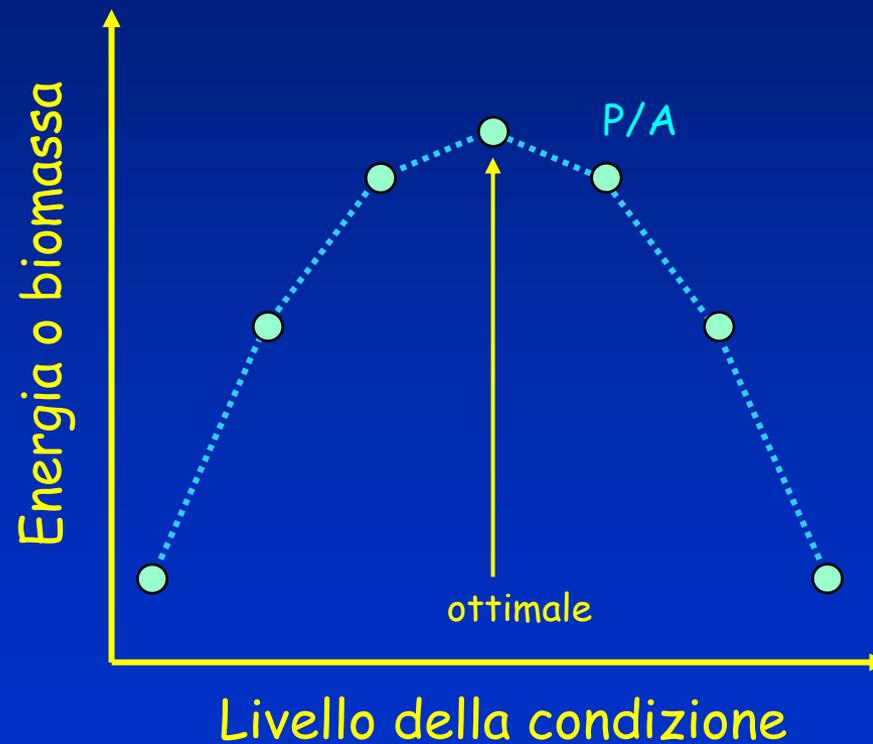
biosintesi
concentrazione
motilità

P = immagazzinata nella produzione
Accrescimento + Riproduzione

$P / A =$ coefficiente netto di produzione

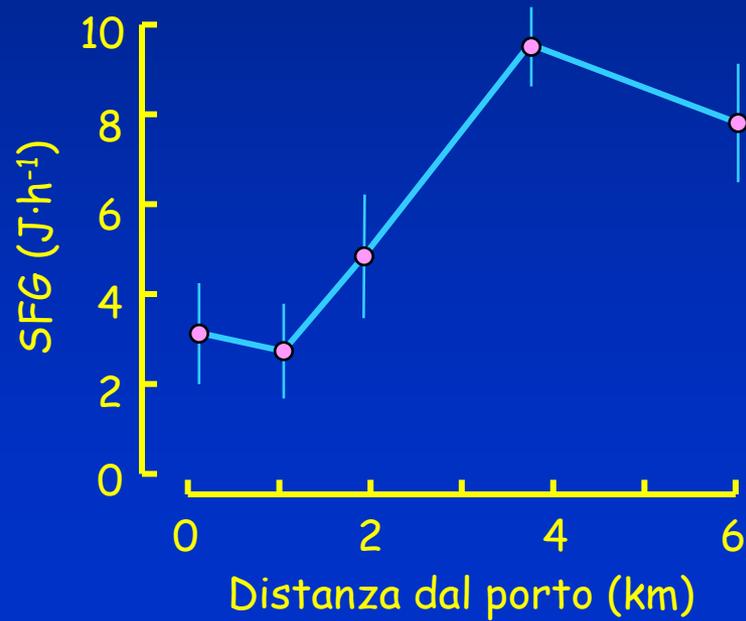


La biomassa o l'energia "allocabile" nella produzione diminuisce quando il valore di una condizione critica per l'organismo si allontana dal valore ottimale

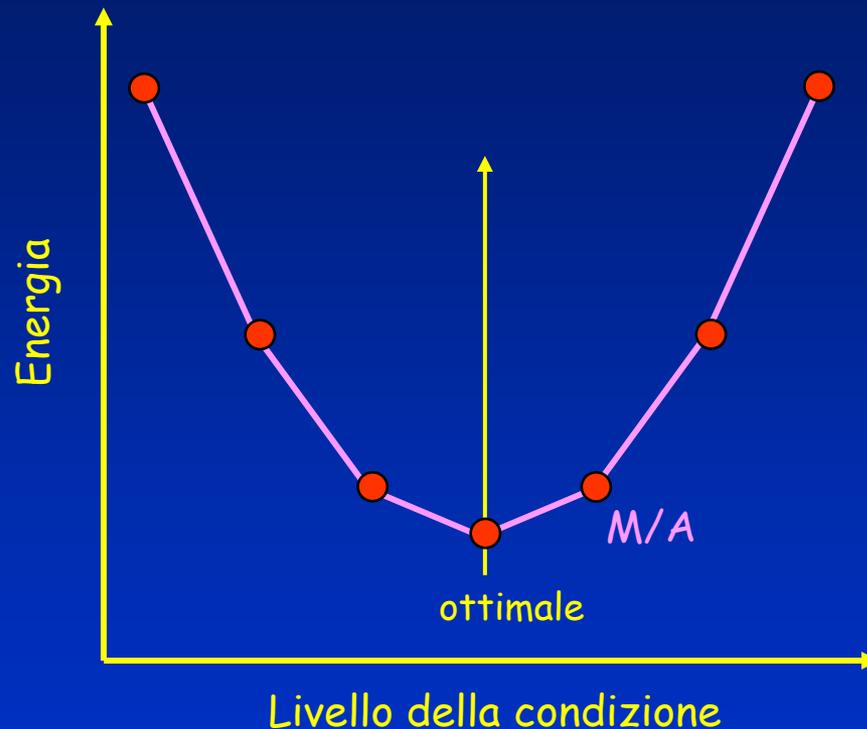


Test di qualità ambientale tramite SFG in organismi modello

Arca zebra



Il Coefficiente metabolico M/A aumenta con l' aumentare dello stress ambientale



La determinazione dell'energia spesa nel metabolismo puo' funzionare da descrittore funzionale per ottenere informazioni circa il grado di stress ambientale al quale e' sottoposto l'organismo.

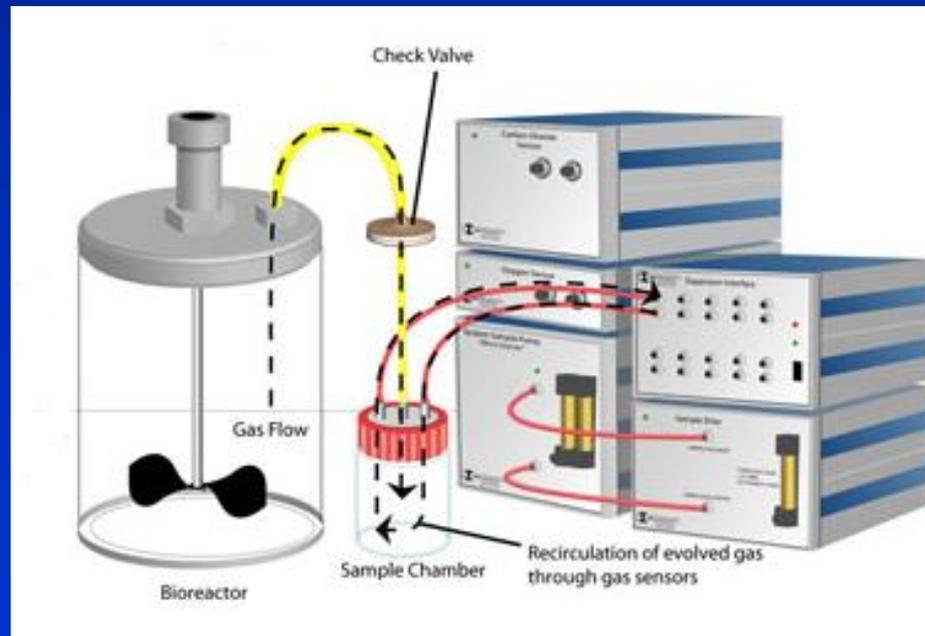
Rilevazione dell'attività metabolica

Misura dei livelli di attività metabolica tramite calorimetri o respirometri (aperti o chiusi)



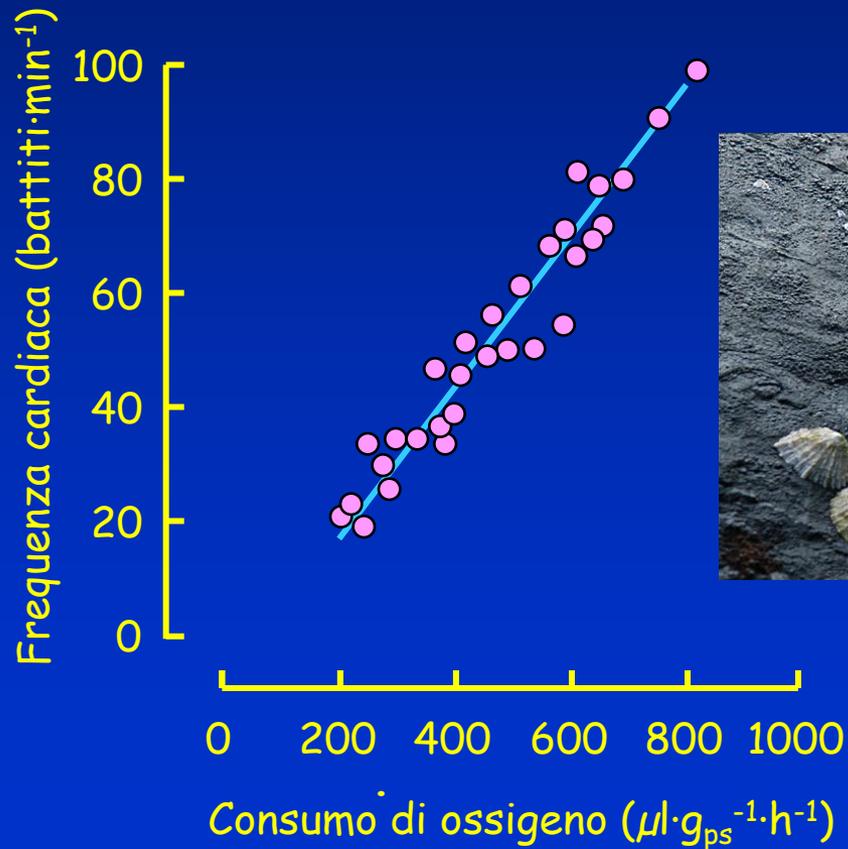
Calorimetria (Calore dissipato)

Respirometria (Ossigeno consumato)



Misura dei livelli di attività metabolica

Movimenti di ventilazione degli scambiatori e dell'attività cardiaca possono venire utilizzati in sostituzione della respirometria



Variazione del coefficiente metabolico in differenti specie animali

Fluttuazioni del regime metabolico in relazione ad un regime basale.

Energia spesa nel metabolismo (M) / energia assimilata (A)

Invertebrati: 0.48 - 0.78



Pesci: 0.92



Uccelli: 0.98



Mammiferi: 0.97 - 0.98



Fattori intrinseci che determinano il consumo di ossigeno: la massa corporea

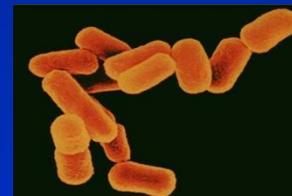
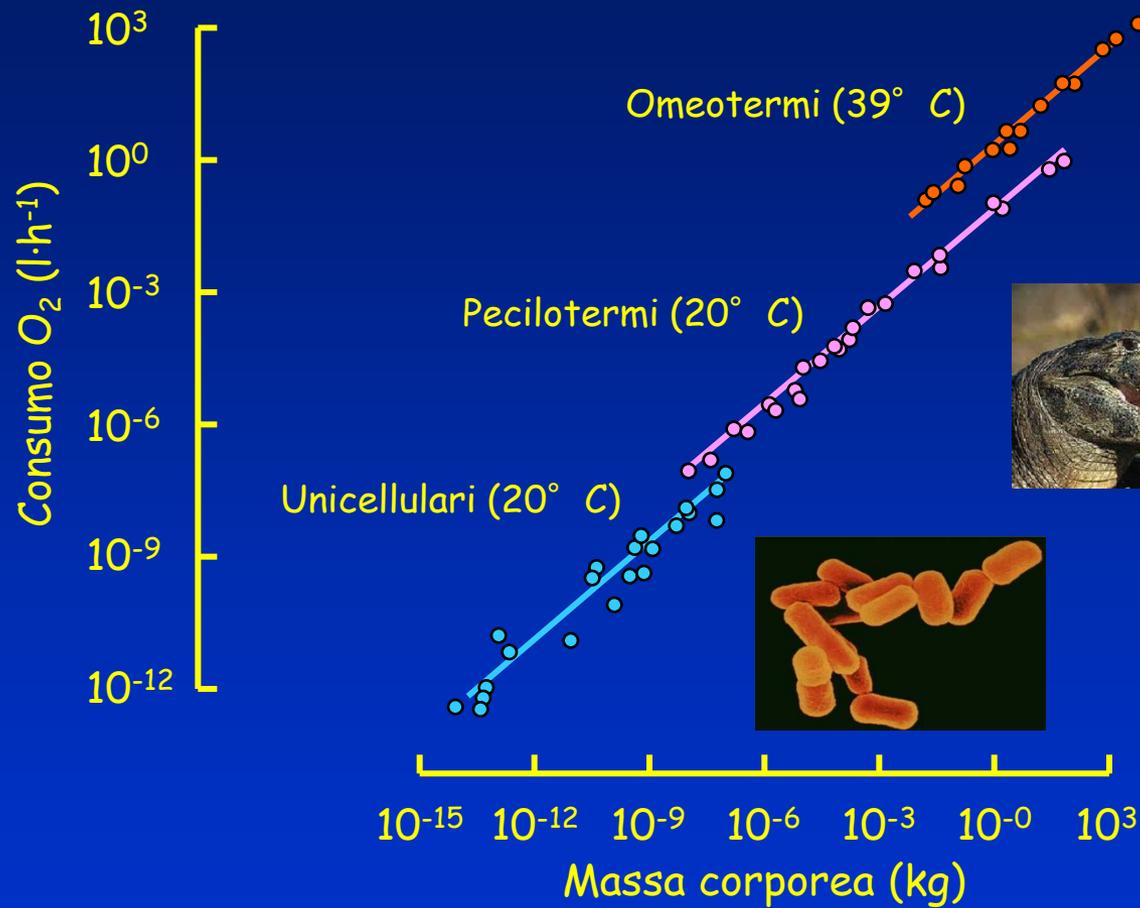
$$Y = a X^b$$

Y = tasso metabolico (consumo di ossigeno nell'unità di tempo)

a = costante che varia in relazione a fattori quali temperatura o attività

X = peso corporeo

b = coefficiente esponenziale di massa



Equazione di Hemmingsen

Velocità
di respirazione



$$Y = a \cdot X^b$$

0.75

$$\text{Log}_{10}(Y) = \text{Log}_{10}(a) + b \cdot \text{Log}_{10}(X)$$

Velocità per unità
di massa corporea

$\dot{V}O_2$

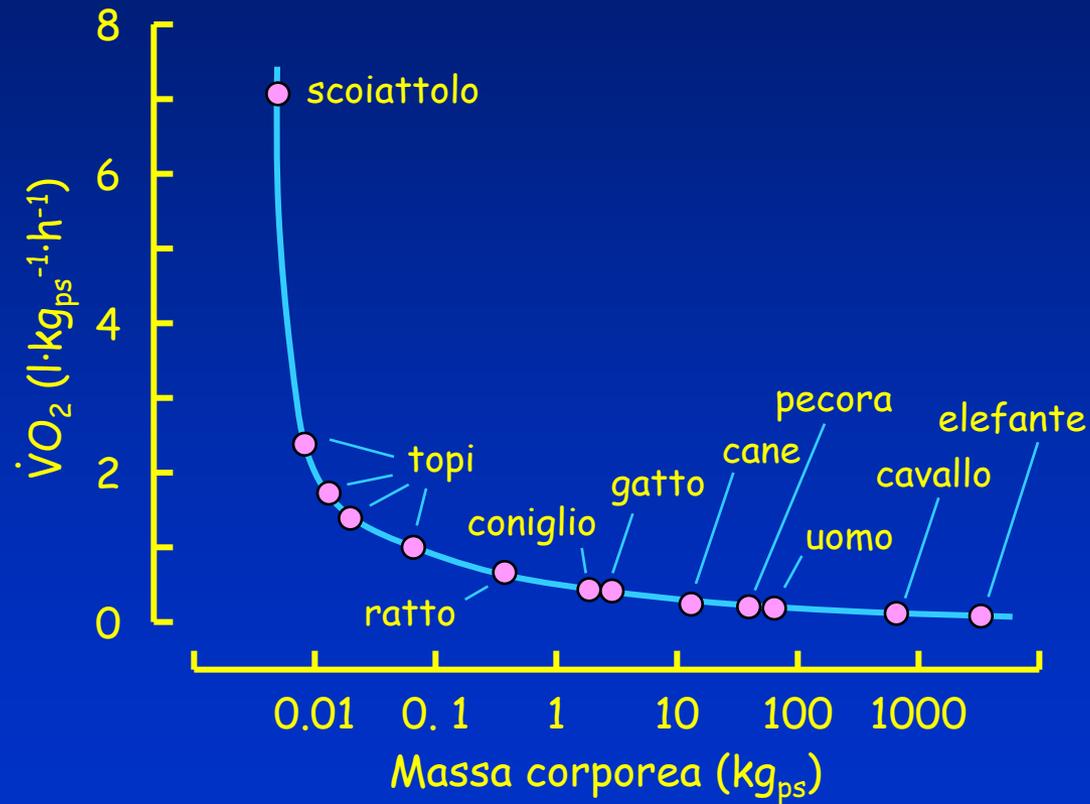


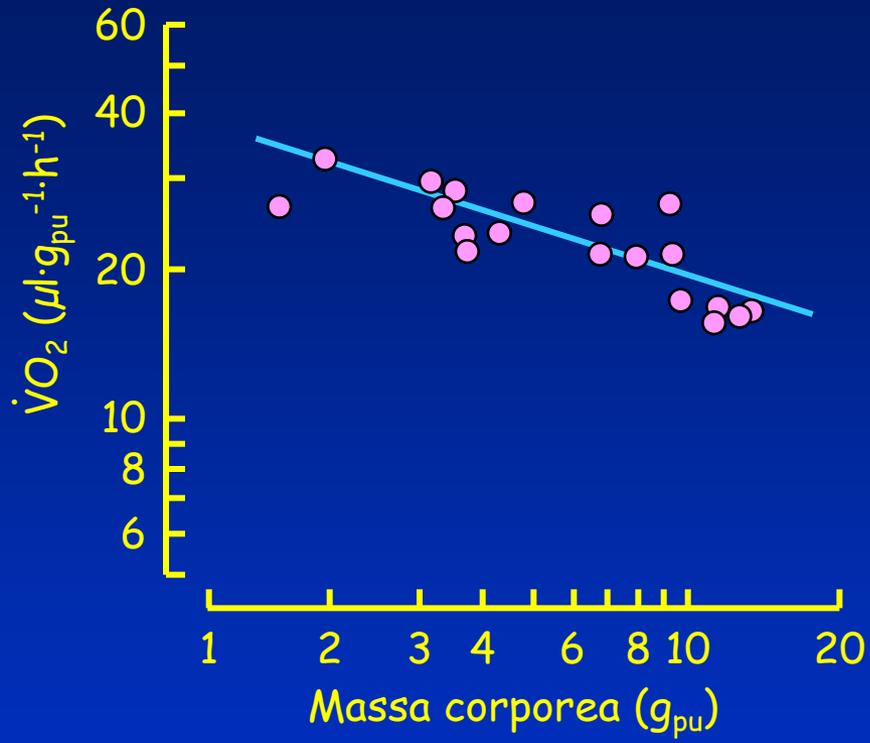
$$\frac{Y}{X} = a \cdot X^{b-1}$$

-0.25

$$\text{Log}_{10}\left(\frac{Y}{X}\right) = \text{Log}_{10}(a) + (b-1) \cdot \text{Log}_{10}(X)$$

Relazione fra consumo di ossigeno per unità di massa e massa corporea interspecifica





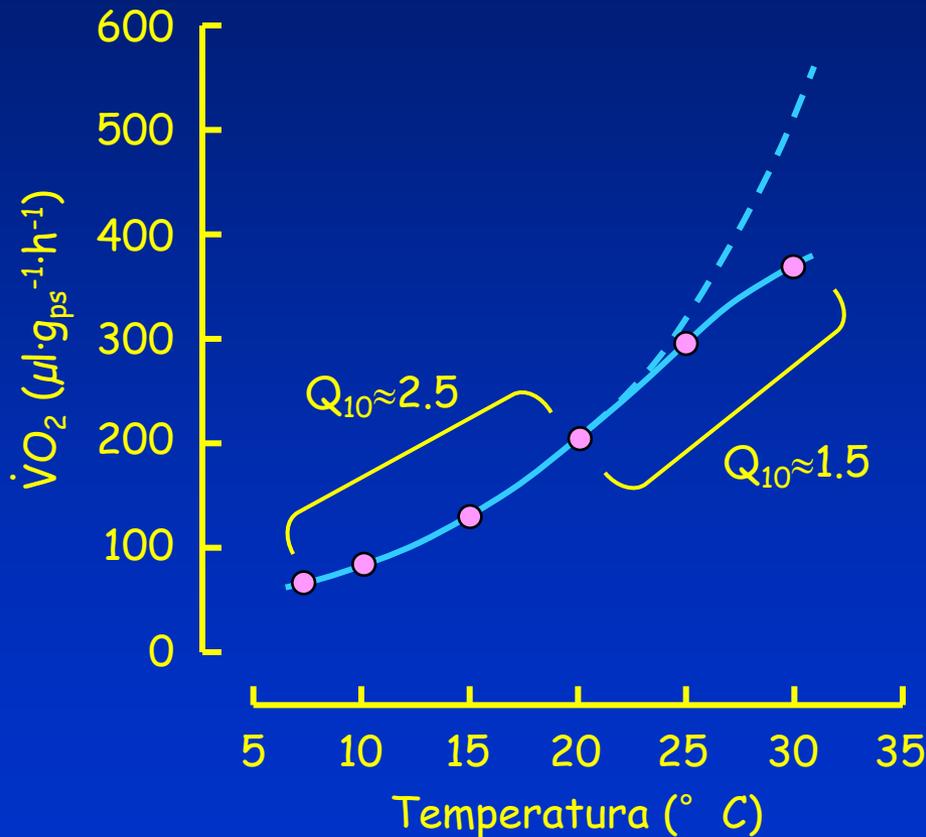
Relazione fra consumo di ossigeno per unità di massa e massa corporea **intra**specifica (*Patella caerulea*)

Fattori estrinseci: Temperatura

Pecilotermi



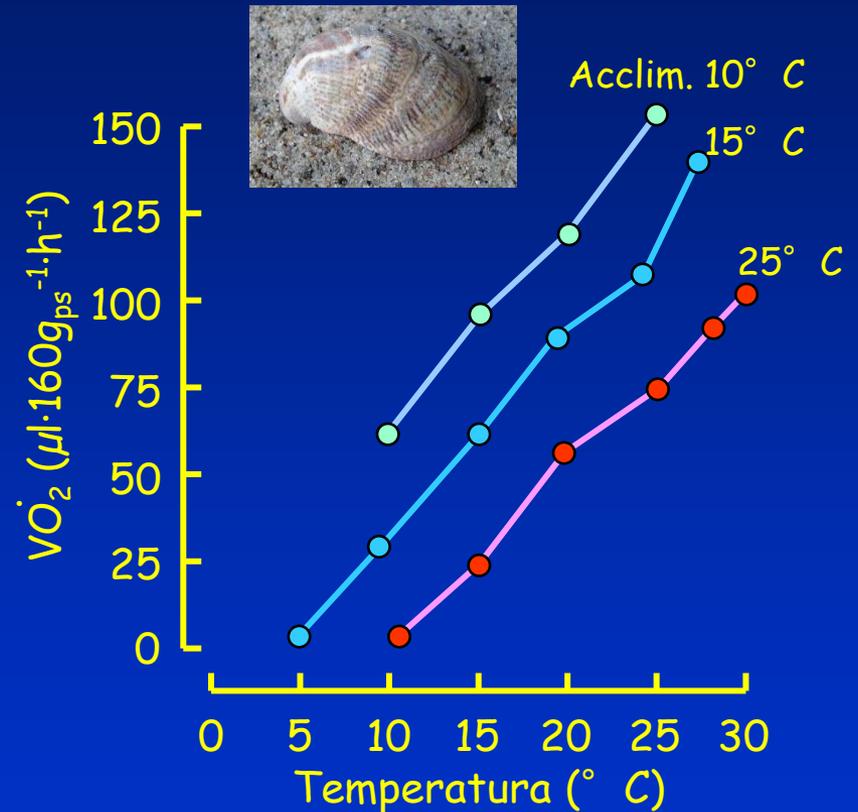
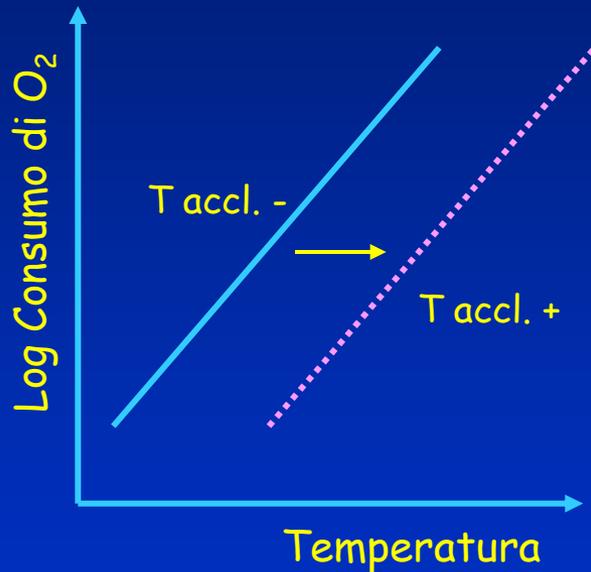
Leptinotarsa decemlineata



$$Q_{10} = \left(\frac{R_1}{R_2} \right)^{10 / (T_1 - T_2)}$$

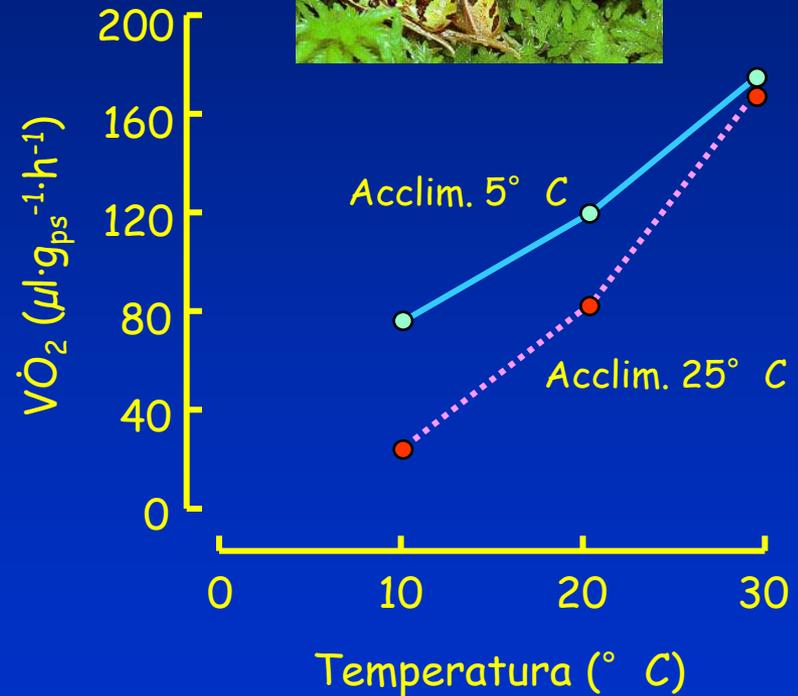
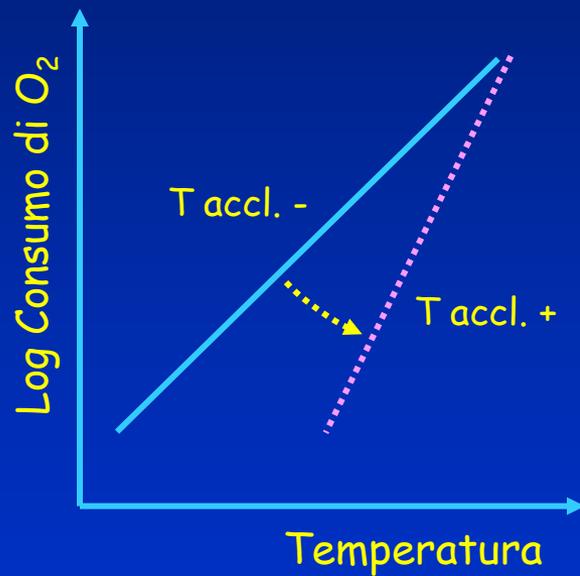
R_1 e R_2 sono rispettivamente i valori di consumo di O_2 rilevati alla temperatura inferiore T_1 e a quella superiore T_2

Fattori estrinseci: Temperatura - termoacclimatazione



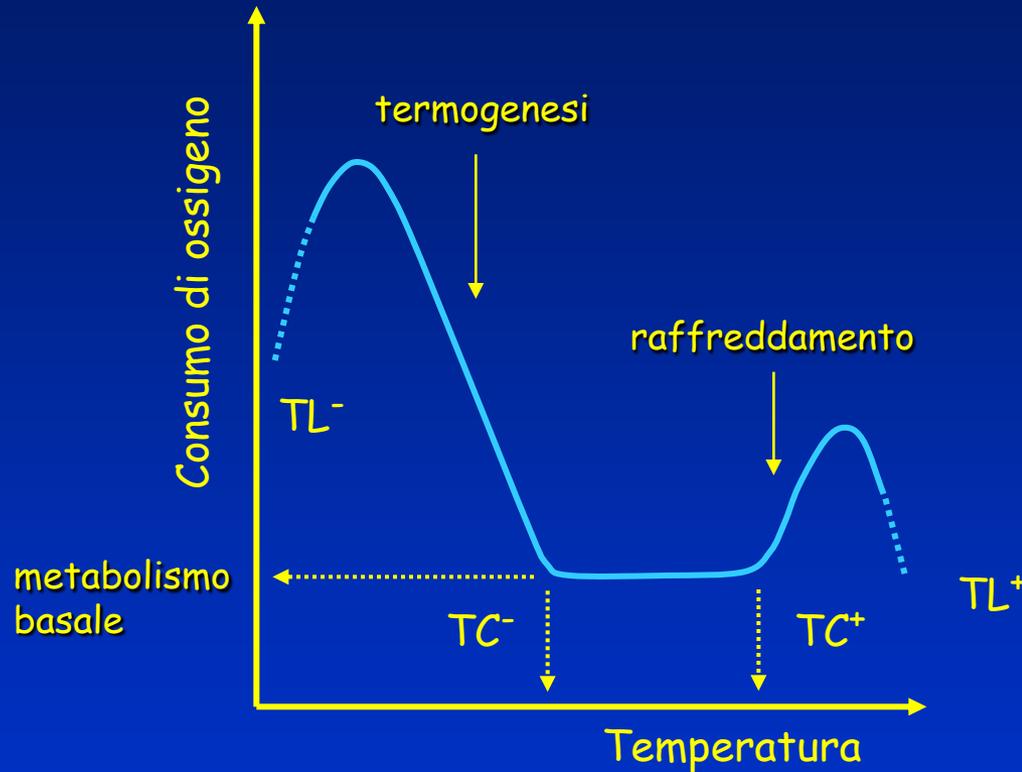
Pre-esposizione a temperature **alte** o **basse** comporta un **decremento** o **incremento** del consumo di ossigeno a tutte le temperature sperimentali (Crepidula)

Fattori estrinseci: Temperatura - termoacclimatazione



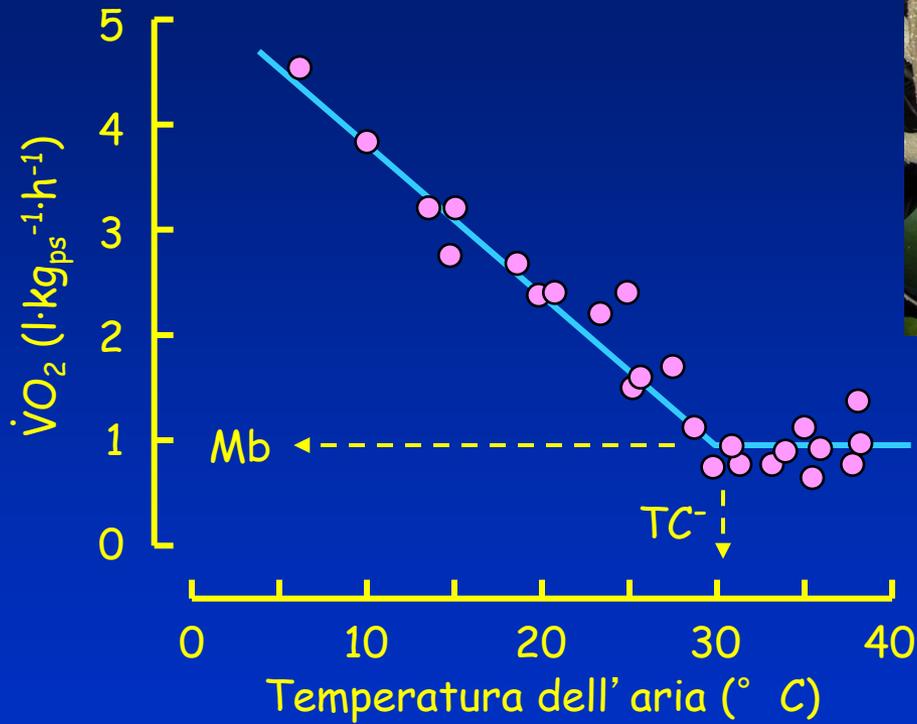
Incremento del consumo di ossigeno può essere più evidente alle basse temperature (Rana)

Termoregolazione



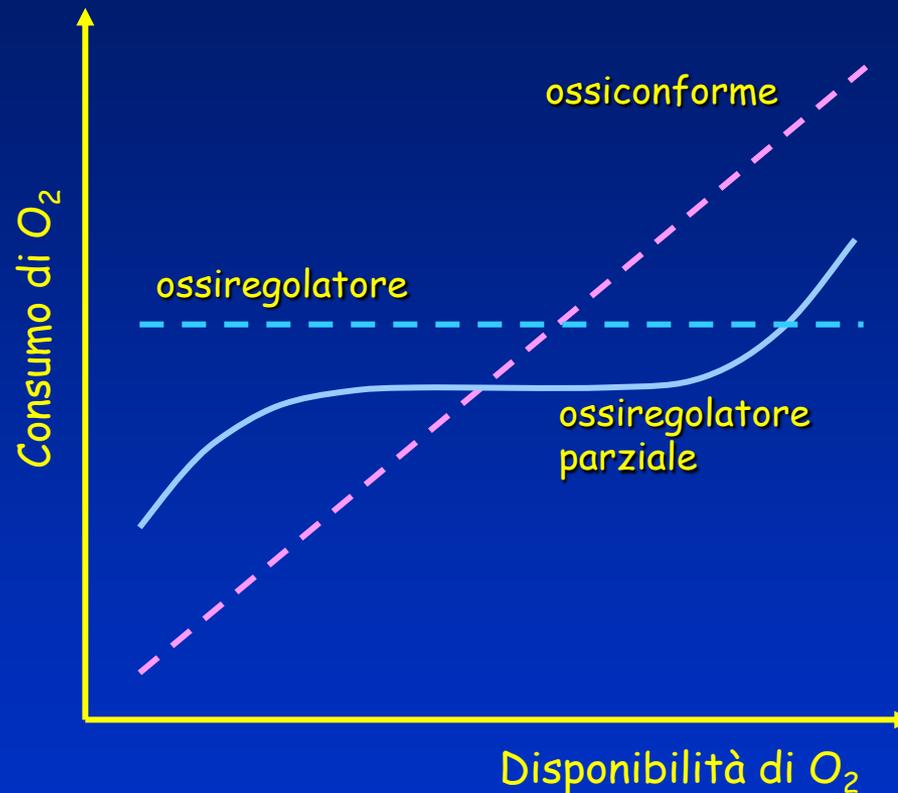
Termoregolazione rende gli omeotermi parzialmente indipendenti dalle variazioni della temperatura ambientale

Costo metabolico della termoregolazione



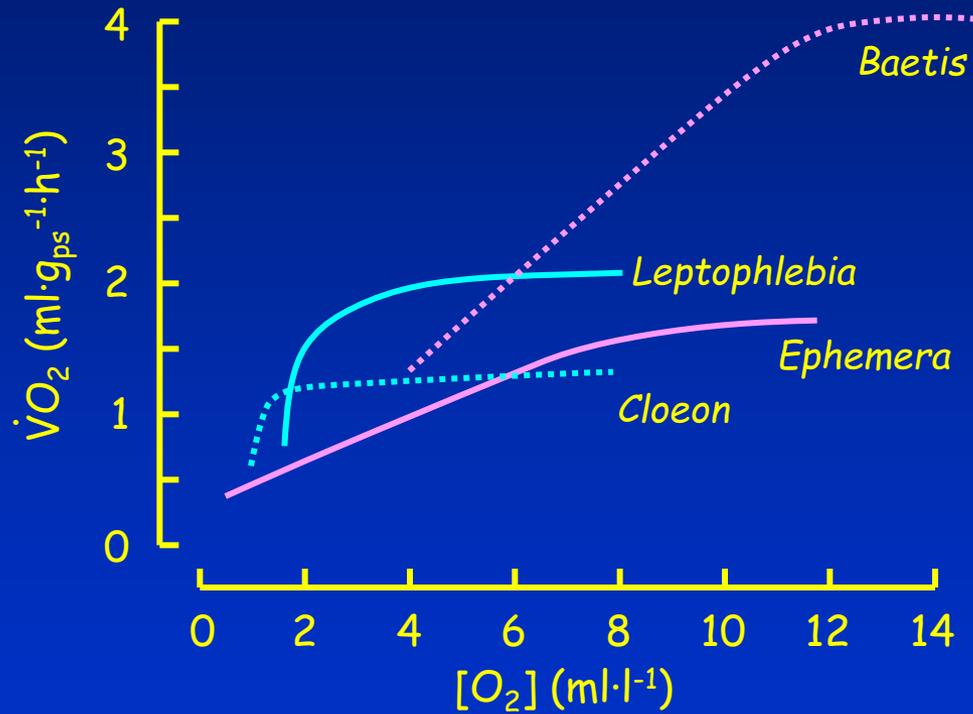
Opossum nanum

Relazione fra disponibilità di ossigeno valori metabolici



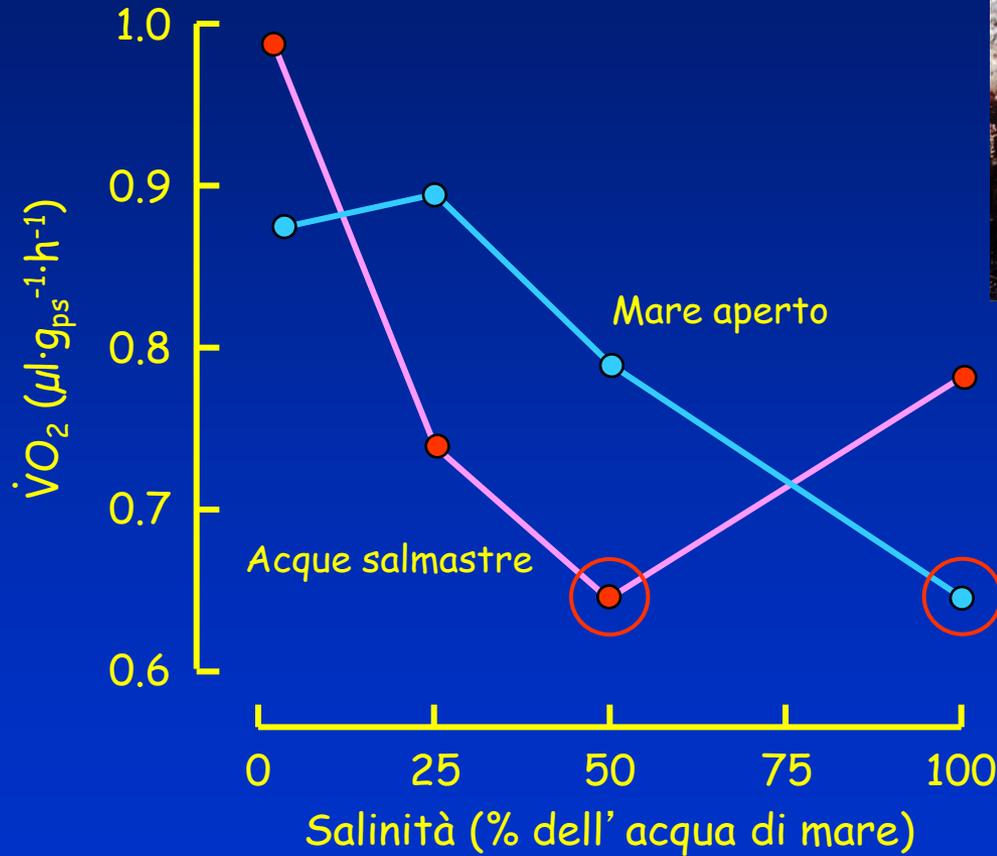
La disponibilità in acqua dell'ossigeno varia in relazione a vari fattori quali temperatura, salinità, carico organico ecc.

Relazione fra disponibilità di ossigeno valori metabolici



Efemerotteri

Costo metabolico della osmoregolazione



Crostacei Decapodi

Analisi autoecologiche in natura

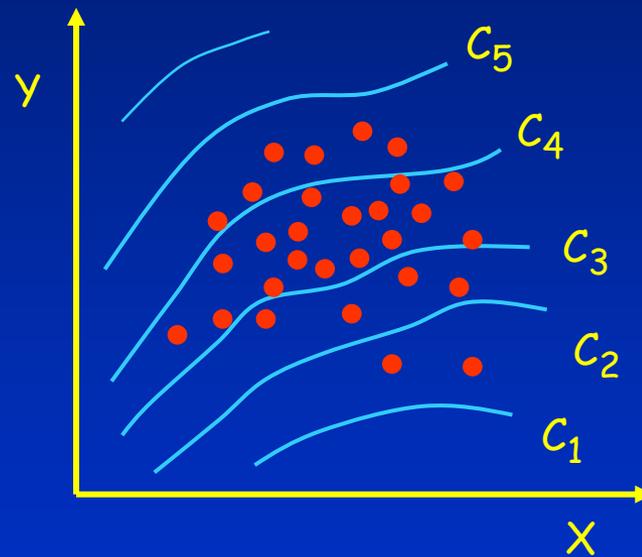
L'interpretazione autoecologica della distribuzione
geografica

La previsione degli effetti della variazione delle condizioni
sulla distribuzione spaziale degli organismi

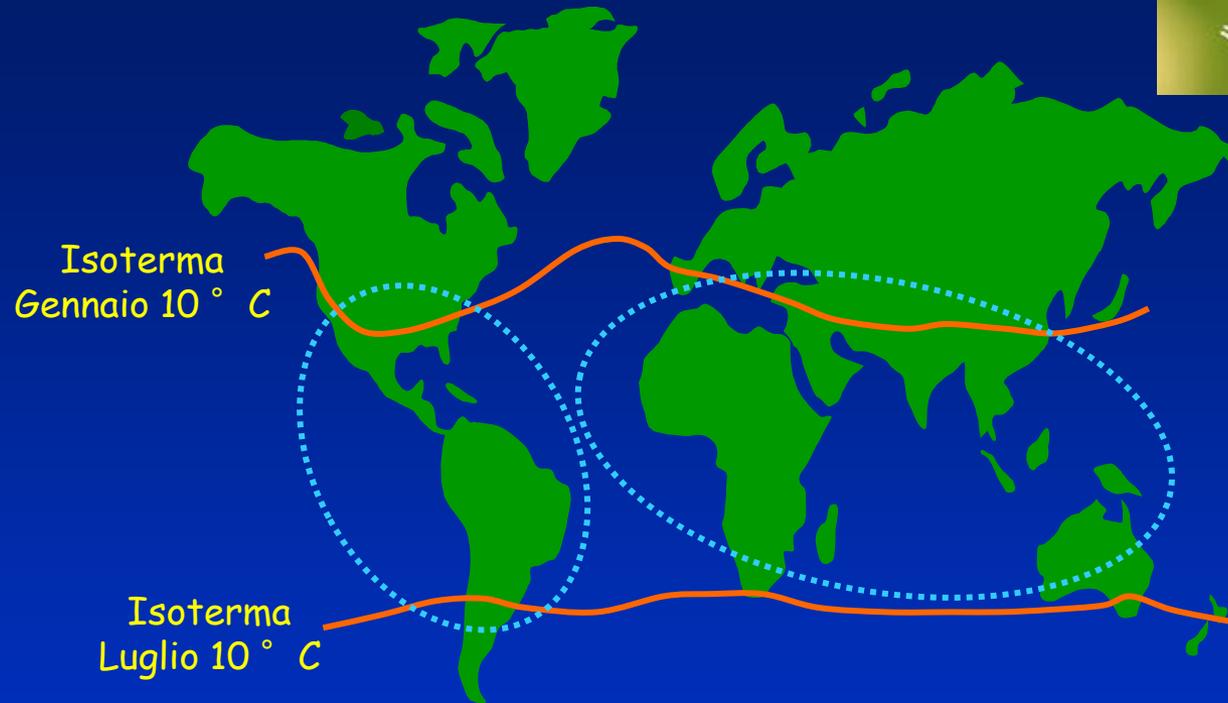
La nicchia realizzata

Effetto delle condizioni sulla distribuzione spaziale degli organismi

Analisi spazialmente referenziata



$C_1 - C_5$ = isoplete (isoterme, isoiete, etc.)



Distribuzione del dittero *Aedes aegypti*, vettore della febbre gialla

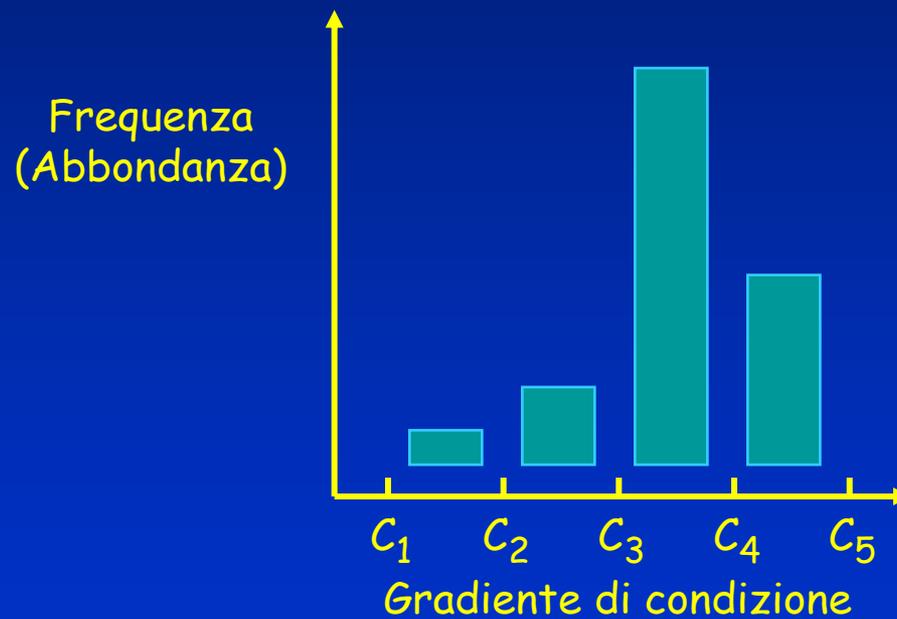
Isoieta
400 mm

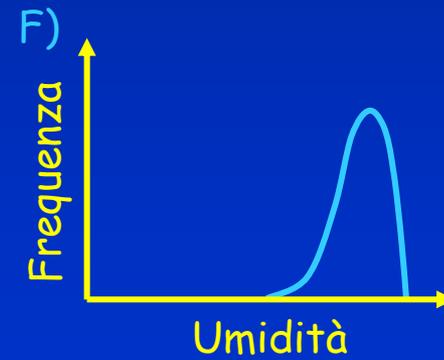
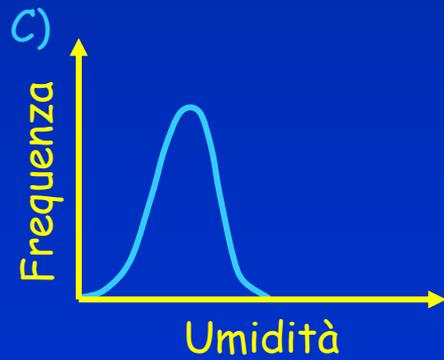
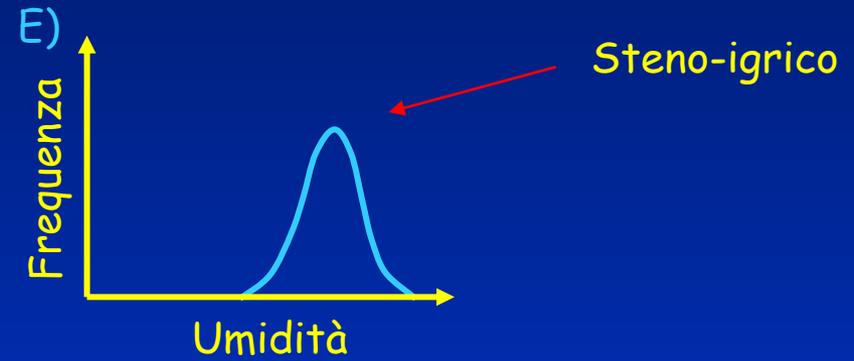
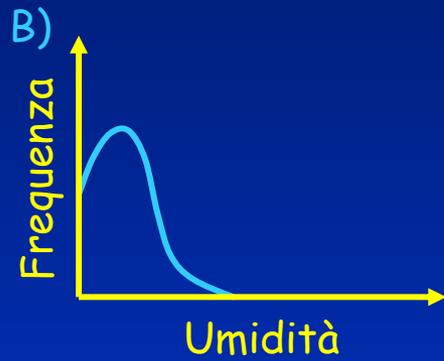
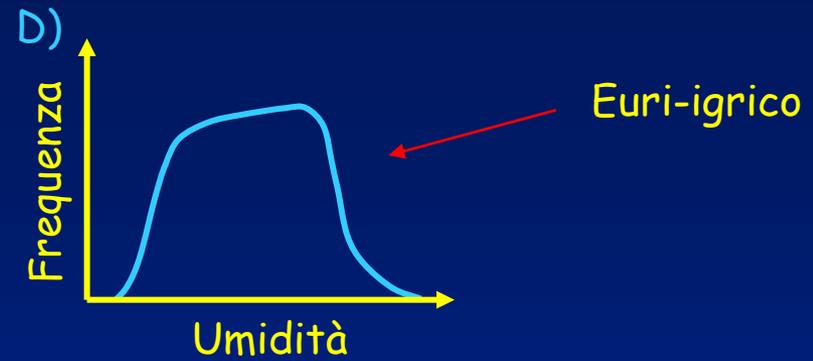
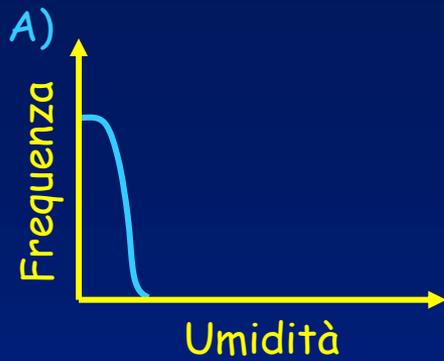


Distribuzione del canguro *Megaleia rufa* dipendentemente dalla distribuzione della vegetazione di cui si ciba

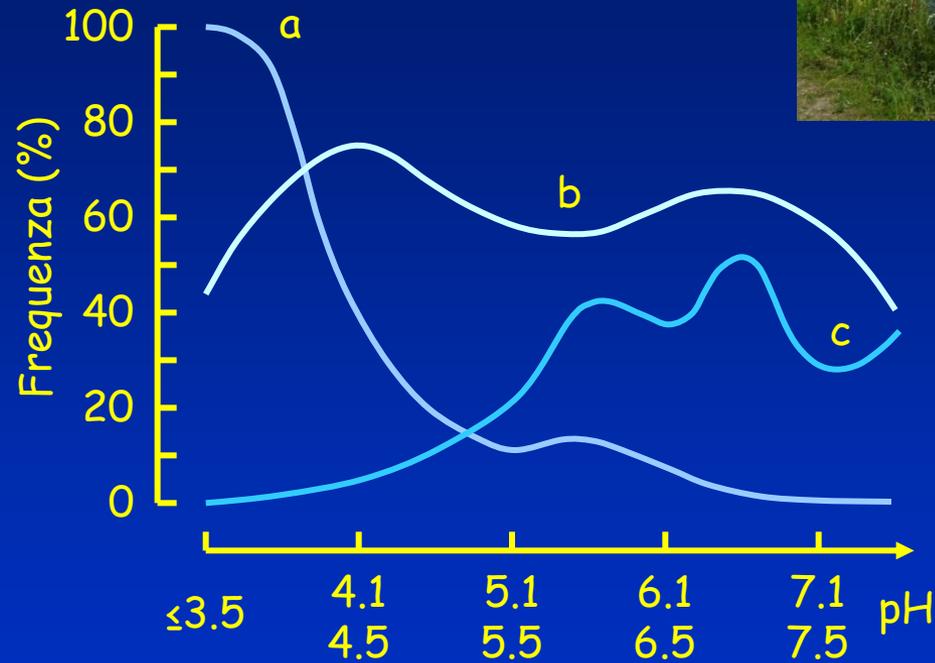
Effetto delle condizioni sulla distribuzione spaziale degli organismi

Analisi di gradiente

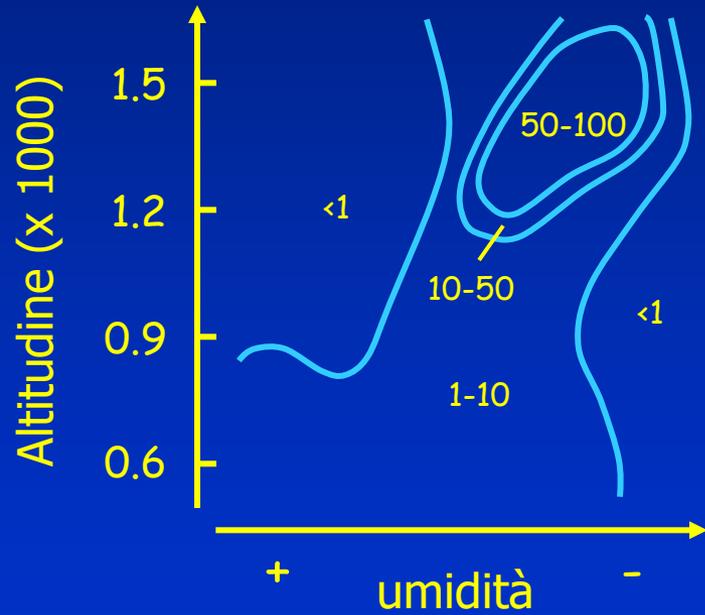




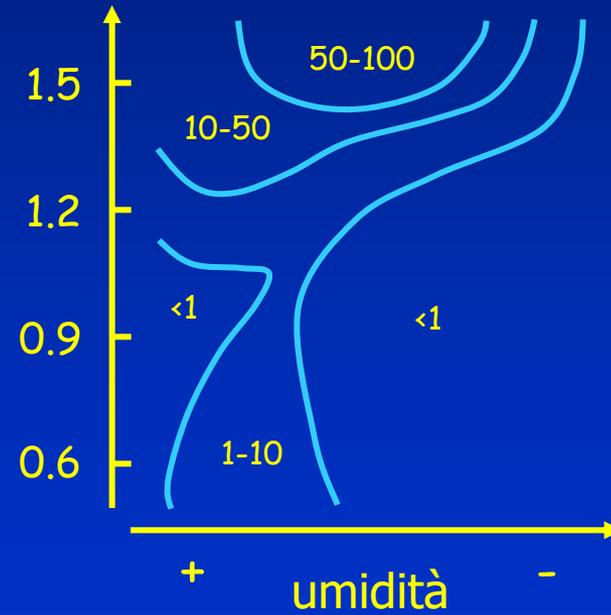
Analisi di gradiente (umidità del terreno) condotta su specie arboree di foreste delle California



Analisi unifattoriale (graminacee in terreni con differente acidità)

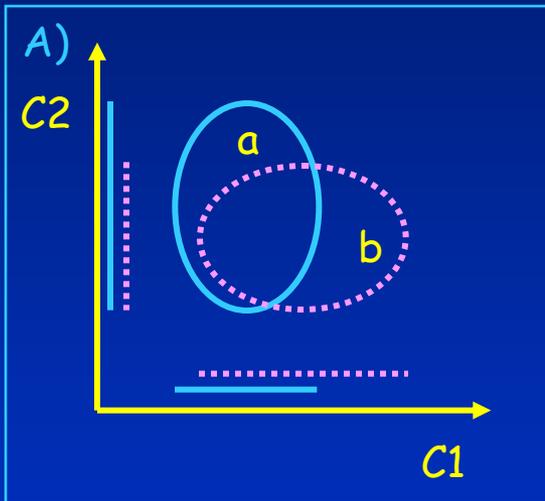


Quercus rubra

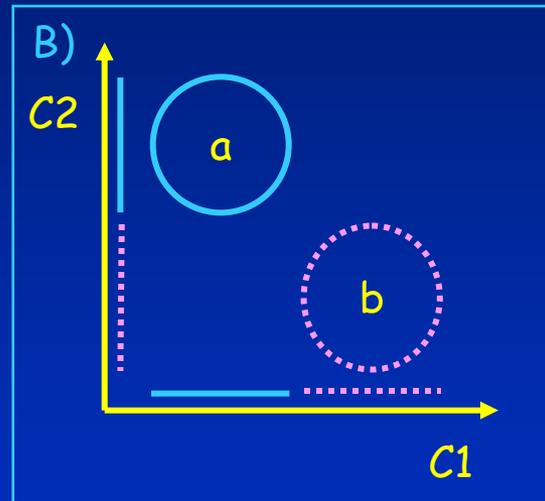


Fagus sp.

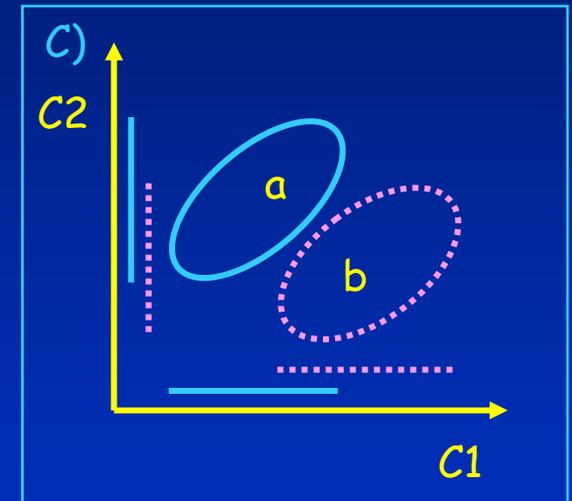
Sovrapposizione – separazione della nicchia ecologica - di differenti organismi relativamente a più condizioni



Sovrapposizione

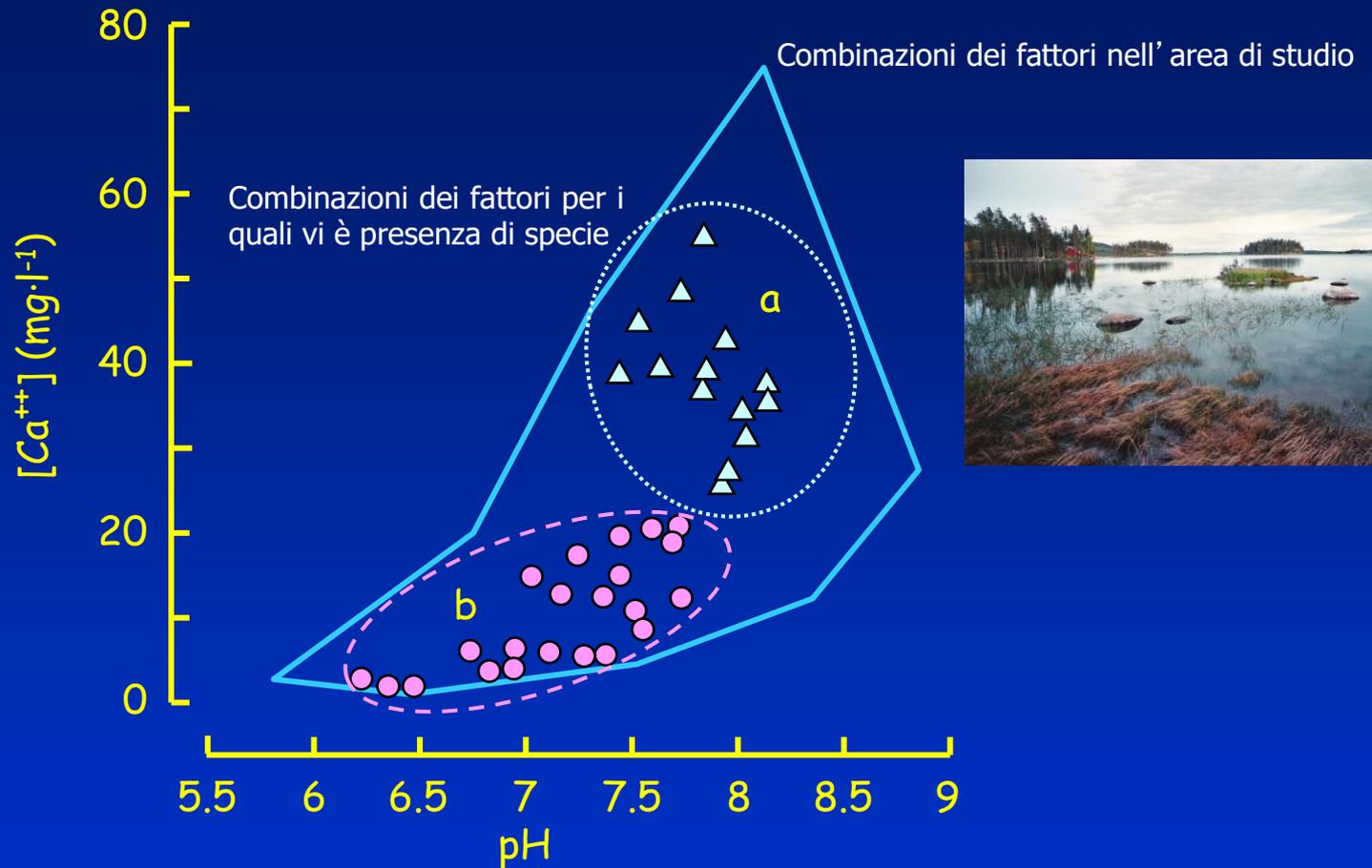


Separazione



Parziale sovrapposizione;

Segregazione ecologica per combinazione delle condizioni



Analisi di gradiente bifattoriale per due specie di piante acquatiche Svedesi infunzione dell' acidità e del contenuto di Calcio

Analisi sperimentale della scelta microambientale

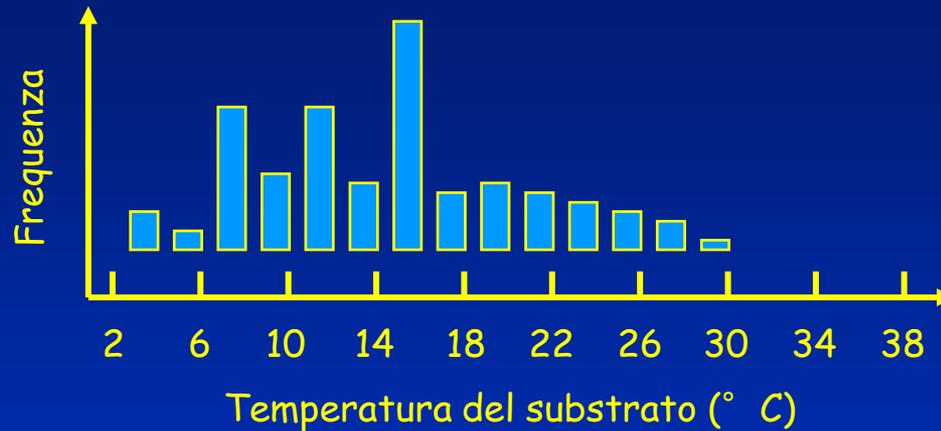
Apparati sperimentali (arene)

Binarie (due compartimenti che differiscono per il diverso stato C_1 e C_2 della condizione sperimentale C)

Nelle arene a **mosaico** gli stati di condizione sono disposti casualmente a scacchiera o in settori radiali

Nelle arene a **gradiente** si identificano, tra due estremi di condizione C_{\min} e C_{\max} una serie di stati intermedi

Analisi sperimentale della scelta microambientale



Indici di tendenza centrale (media, moda, mediana) e di dispersione (deviazione standard)

L'organismo e le risorse

Tipi di risorse

Trofico-energetiche

Riproduttive

Idriche

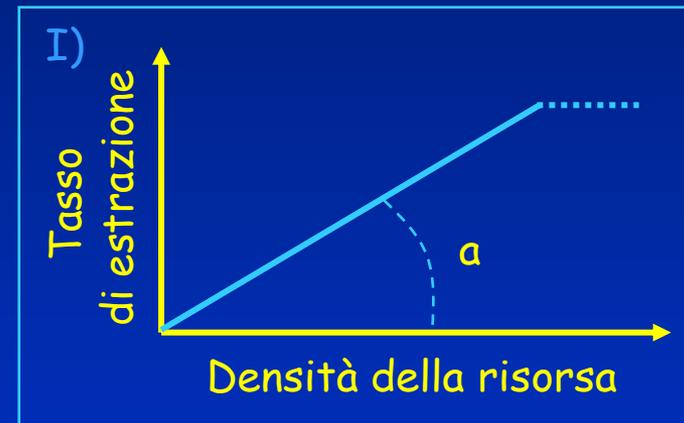
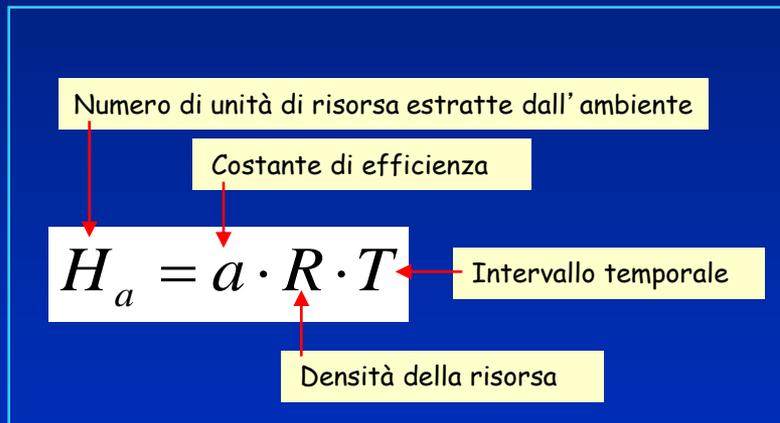
Omeostatiche

Modalità di ricerca e estrazione delle risorse

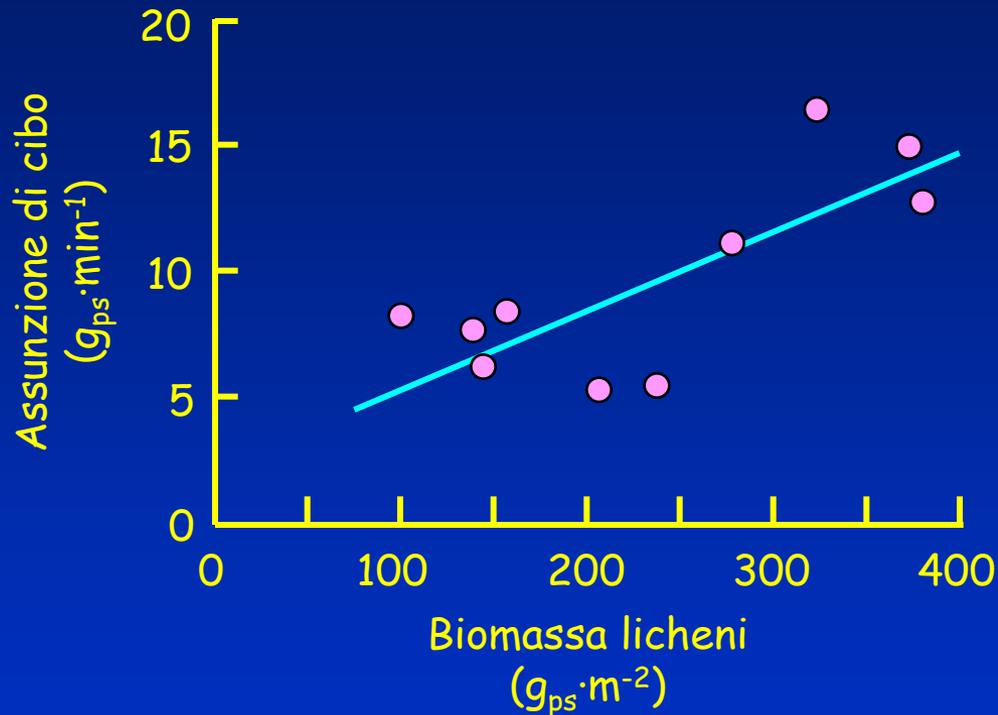
Scelta delle risorse

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)

Tipo I di Holling



Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)



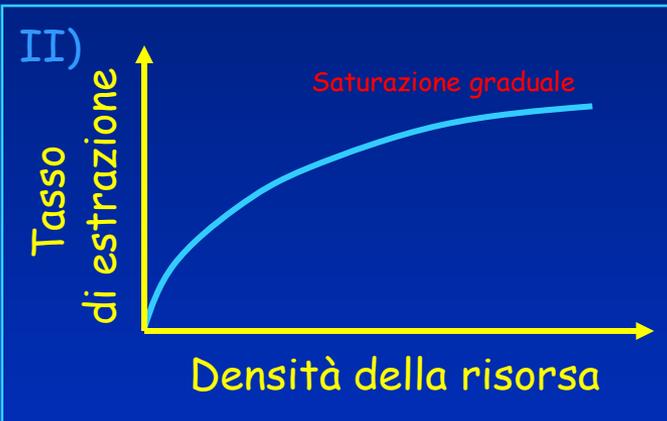
Risposta funzionale lineare di renne che si alimentano di licheni

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)

Tipo II di Holling

$$H_a = \frac{a \cdot R \cdot T}{1 + a \cdot R \cdot t_h}$$

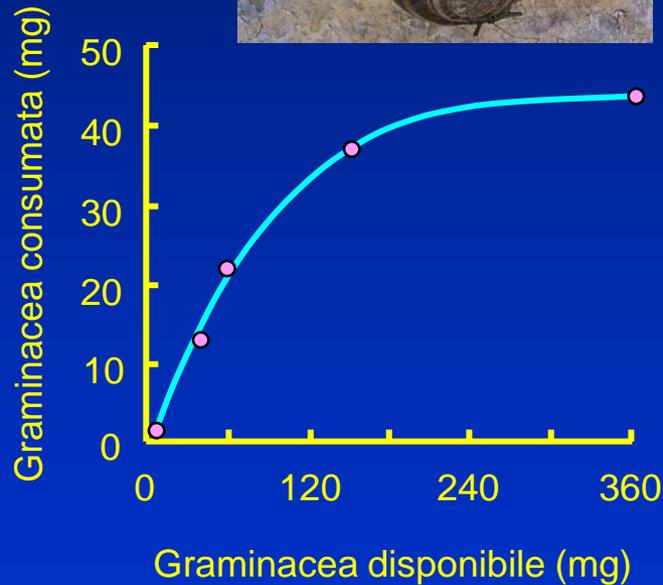
Tempo di manipolazione



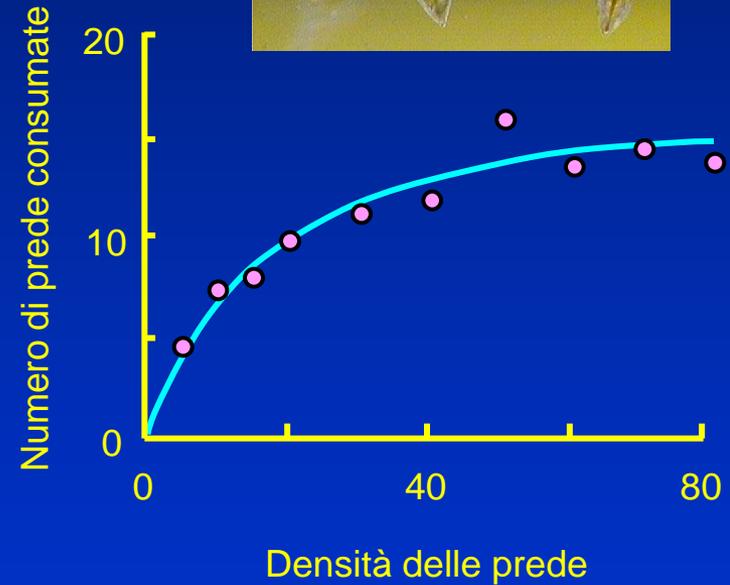
La velocità di estrazione aumenta al crescere della disponibilità delle risorse, ma con andamento gradualmente decelerato

Cio' dipende dal fatto che il tempo utilizzato dal consumatore consta di una componente di ricerca ed una di manipolazione. Si instaura inoltre uno stato di refrattarietà nella ricerca di ulteriori moduli di risorsa.

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)



Risposta funzionale di tipo II in gasteropodi polmonati terrestri



Risposta funzionale di tipo II in carnivori (larve di zigotteri che si nutrono di dafnie)

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)

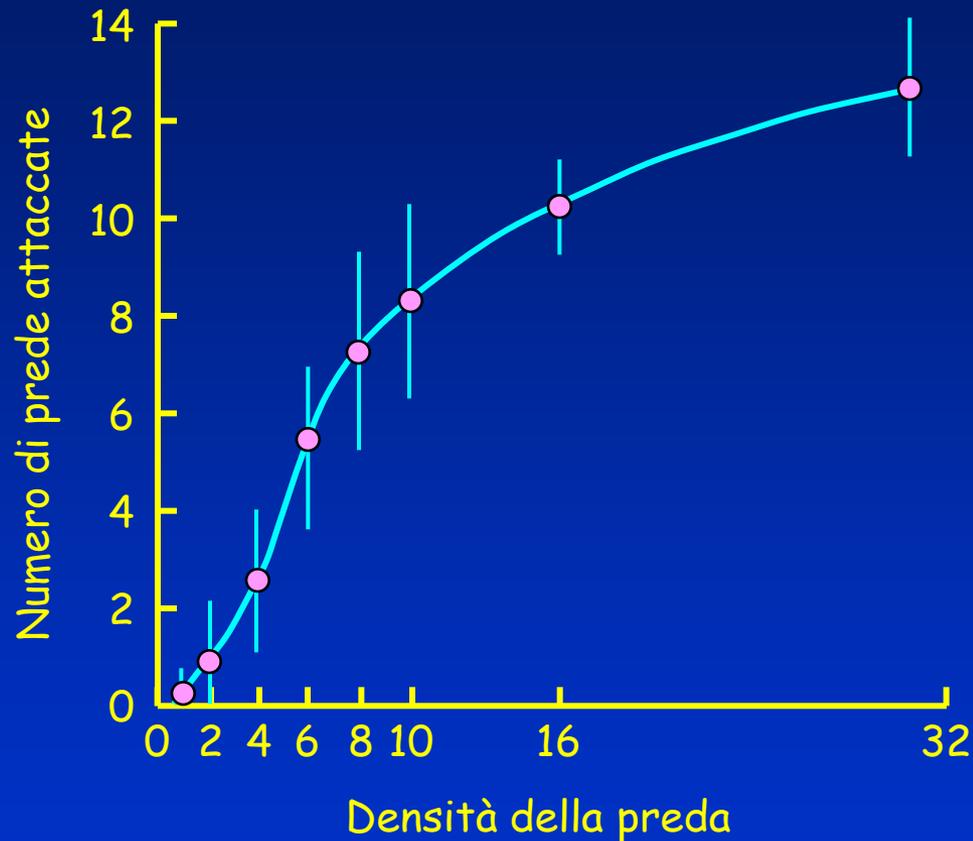
Tipo III di Holling

$$H_a = \frac{a \cdot R^2 \cdot T}{1 + a \cdot R^2 \cdot t_h}$$



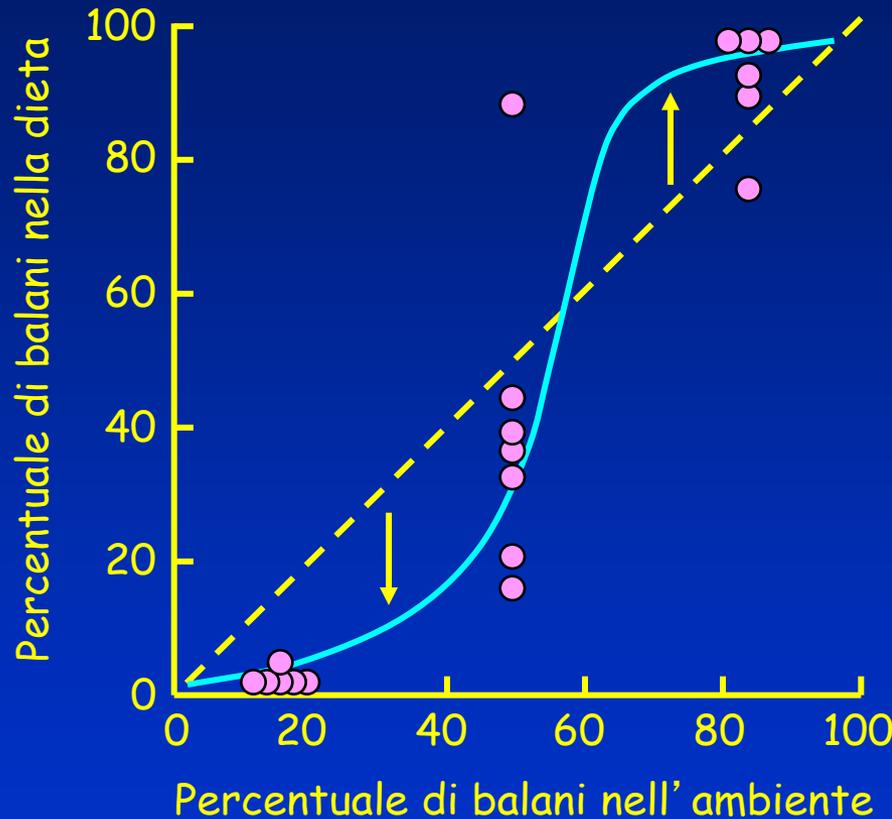
Ad alte densità di risorsa il comportamento di estrazione è simile al tipo II. A basse densità il consumatore sottoutilizza la risorsa (formazione di search image)

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)



Risposta funzionale di tipo III nel pesce persico che attacca larve di imenotteri a densità differenti

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)

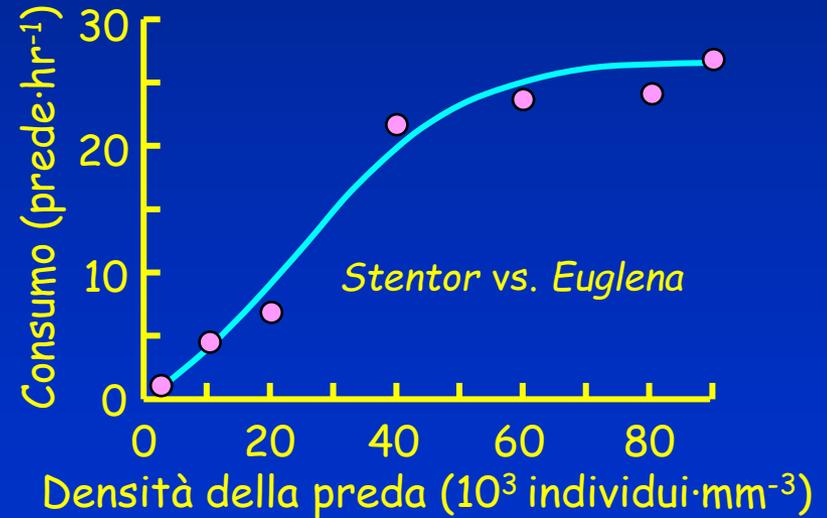
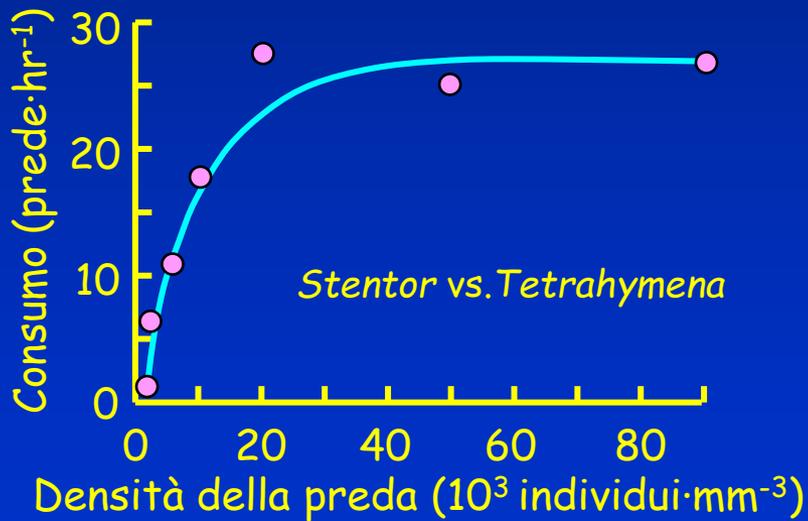
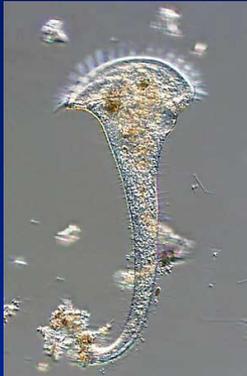


Dieta di un gasteropode marino



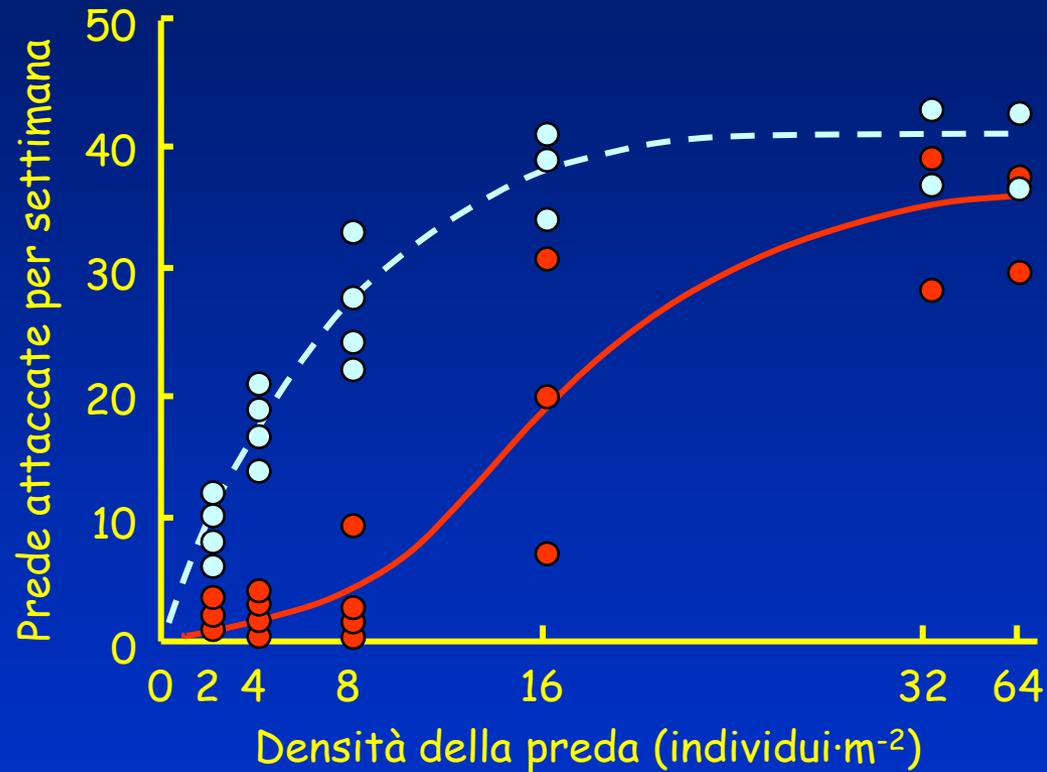
Switching predatorio in *Thais* (Gasteropodi) in rapporto alla disponibilità relativa di differenti tipi di preda

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)



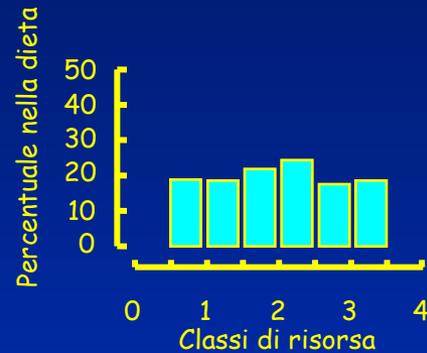
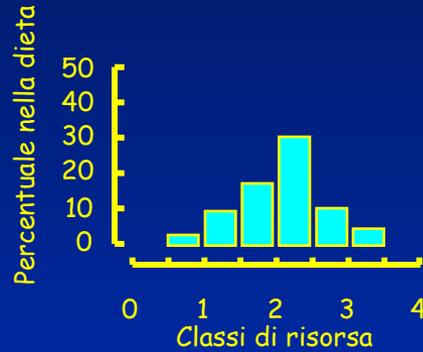
Variazione della risposta funzionale di un protozoo ciliato (*Stentor*) su due tipi di prede differenti

Modalità di estrazione delle risorse (Risposte funzionali)



Variazione della risposta funzionale su individui a bassa esperienza (rossi) di un asteroideo che preda su un gasteropode e ad alta esperienza (bianchi)

Scelta fra risorse alternative o classi di risorse (nicchia trofica)



Indice di Levins – misura dell' uniformità dello spettro di consumo (ampiezza di nicchia trofica)

$$B' = \frac{Y^2}{\sum_{i=1}^S N_i^2}$$

Y: numero di consumatori
S= n. di classi di risorsa
 N_i : numero di consumatori che utilizzano la risorsa i-esima

monofagia

polifagia

1 ← B → S

La sola frequenza di utilizzazione non permette di diagnosticare reali forme di preferenza (ampiezza e posizione della nicchia trofica possono essere determinate semplicemente dalla frequenza di incontro)

Confronto fra frequenza di utilizzazione e disponibilità della risorsa (non di frequenza oggettiva nell' habitat ma di frequenza relativa al consumatore – biodisponibilità)

Indice di preferenza di Ivlev

$$E_i = \frac{r_i - n_i}{r_i + n_i}$$

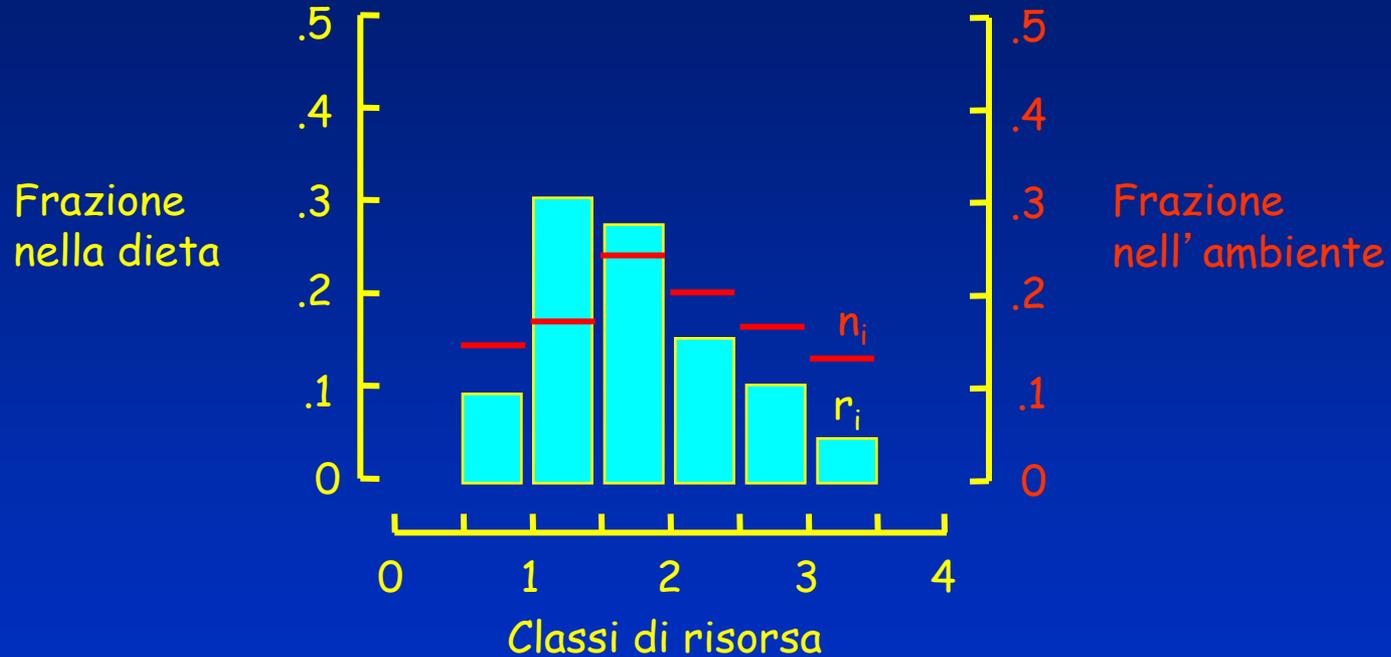
E_i (electivity) esprime la preferenza per la i -esima risorsa

r_i la frequenza relativa di utilizzo della i -esima risorsa

n_i la frequenza di disponibilità

Indice di preferenza di Ivlev

$$E_i = \frac{r_i - n_i}{r_i + n_i}$$

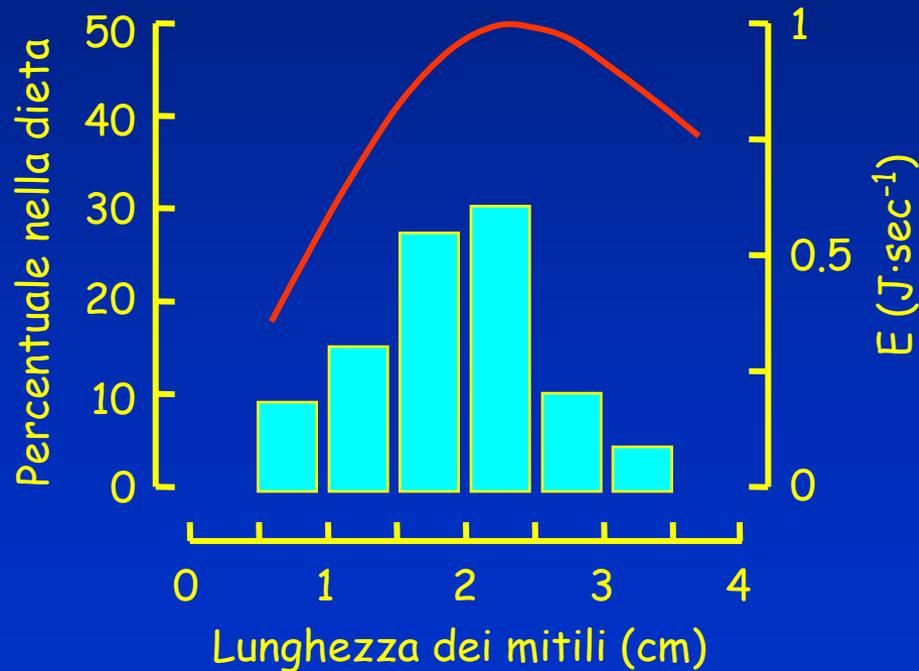


$E_i = 0$ Neutralità

Evitamento $-1 \leq E_i \leq +1$ Preferenza

Scelta fra risorse alternative in relazione al guadagno energetico netto

Ogni risorsa presenta un certo **ritorno energetico** ma anche un **costo** necessario alla sua acquisizione. La differenza tra i due termini è il **guadagno energetico netto** $E = G - C$



Predazione del granchio *Carcinus maeneas* su bivalvi mitili

Profitability

L'acquisizione della risorsa richiede inoltre un **tempo di acquisizione**

Si definisce pertanto una **variabile di convenienza** (profitability)

$$P = \frac{E}{h}$$

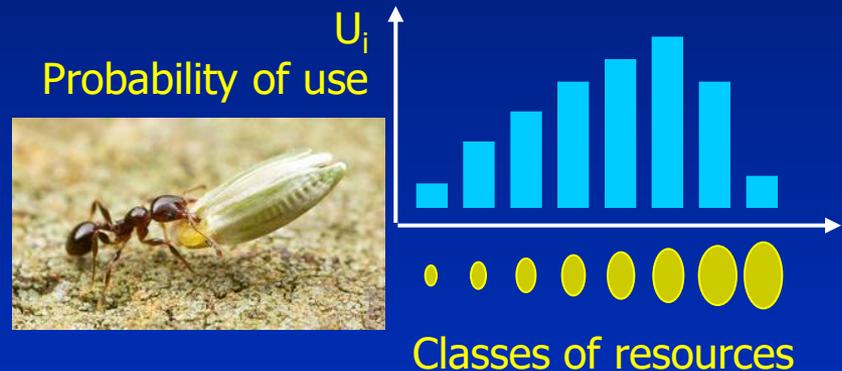
dove **E** guadagno energetico, **h** tempo di acquisizione

In molti predatori lo spettro trofico riflette le differenze di profitability fra le varie tipologie o classi di risorse disponibili

La profitability non è fissa ma può variare in relazione ai diversi stati funzionali, all'esperienza ecc.

Sovrapposizione di nicchia trofica

- 1) Offer to individuals of two species (a and b, independently), a set of R different resources equally represented (e.g. seeds of different size “offered” to two species of ants)
- 2) Register the frequency of choices toward each class of items (i) made by each of the two species (how many individuals made their first choice on each class of seeds)
- 3) Normalize the frequency distribution to the total of individuals tested to obtain probabilities of resource use (U)



Sovrapposizione di nicchia trofica



Species (a)



Species (b)

