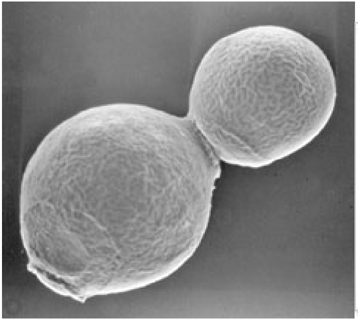
Studi sperimentali di lotta per la vita (1932)

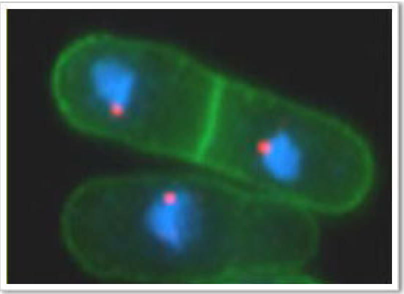
G. F.Gause (1910-1986)

(*G. F.Gause (1932) ''Experimental studies on the struggle for existence. I. Mixed population of two species of yeast'' Jour. of Experim. Biol. 9, 389-402*)

L'organismo "modello": **i lieviti** *Saccaromyces cerevisiae* e *Schizosaccaromyces kefir*.

I lieviti sono organismi unicellulari eucarioti, di forma ellittica o sferica, si riproducono per **gemmazione** oppure per **fissione binaria**.





Il problema

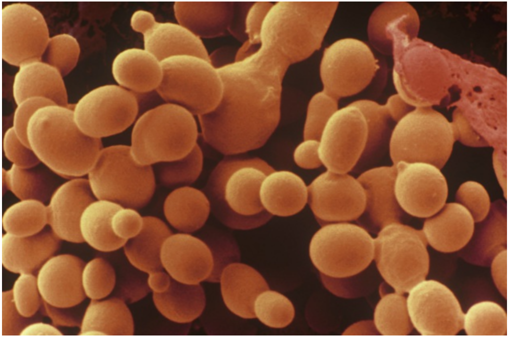
Nelle colture di laboratorio dei due lieviti si realizzano "effetti di densità" (il fenomeno può essere descritto da un modello di tipo logistico)?

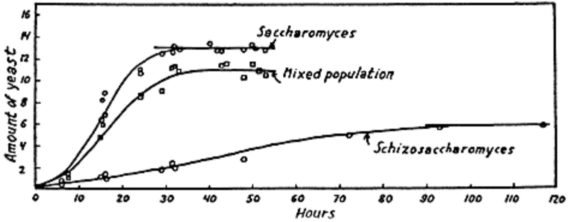
Come primo passo si raccolgono dati sperimentali

I dati sperimentali delle evoluzioni separate

Alcune cellule di ciascuna specie vengono inoculate in un opportuno mezzo di coltura (acqua distillata e lievito di birra secco),

Viene misurata la variazione del numero delle cellule. Il numero medio di cellule per un volume fissato costituisce la biomassa




Saccharomyces
Mixed population
Schizosaccharomyces
Amount of yeast
Hours
0
10
20
30
40
50
60
70
80
90
100
110
120
2
4
6
8
10
12
14
16

Sull'asse orizzontale è rappresentato il tempo calcolato in ore.
Sull'asse verticale sono rappresentate le **unità medie di biomassa** = num. medio cell/unità di volume.

Il grafico superiore descrive la variazione della biomassa di *Saccharomyces cerevisiae.*

Il grafico inferiore descrive la variazione della biomassa di *Schizosaccharomyces K.*

Il grafico intermedio descrive la variazione della biomassa delle due popolazioni poste in coltura insieme

I dati sperimentali mostrano anche che i valori di ''capacità portante'' delle due popolazione, se isolate, sono

$$k_c = 13 \text{ per } \textit{Saccharomyces cerevisiae} \text{ e}$$
$$k_k = 5.8 \text{ per } \textit{Schizosaccharomyces kefir.}$$

Dai dati sperimentali possono calcolare i tassi propri di variazione delle due popolazioni.
Infatti se per *S. cerevisiae* si ha $N_c(15) = 7$, visto che nella fase iniziale la crescita è esponenziale e si ha $N_c(t) = e^{r_c t}$, si conclude che

$$7 = e^{15 r_c} \Rightarrow \ln 7 = 15 r_c \Rightarrow r_c \approx 0.13$$

Questo dato è, con buona approssimazione, confermato dalle altre osservazioni (infatti si ha, in particolare, $N_c(17) \approx 9$ e questo implica $r_c \approx 0.129$).

Analogamente si può stabilire che per *S. kefir* si ha $N_k(15) = 1.7$, quindi

$$1.7 = e^{15r_k} \Rightarrow \ln 1.7 = 15r_k \Rightarrow r_k \approx 0.03$$

Conoscendo la capacità portante e il tasso di crescita si può calcolare il tasso di ''competizione intraspecifico''.
Risulta

$$r'_c = r_c/k_c \approx 0.13/13 = 0.01 \qquad r'_k = r_k/k_k \approx 0.03/5.8 \approx 0.005$$

Se l'evoluzione e' logistica, ognuna delle due specie deve evolvere, almeno approssimativamente, in accordo con la legge

$$N'(t) = rN(t)[1 - \frac{N(t)}{k}] \qquad N(0) = 1$$

$k = r/r'$=soglia ecologica e $N(t)$= n. unità di biomassa

Verifica per *Saccharomyces cerevisiae*

$$N_c'(t) = 0.13N_c(t)[1 - \frac{N_c(t)}{13}] \qquad N(0) = 1$$

$$N_c(t) = \frac{13}{1 + 12e^{-0.13t}}$$

Previsioni teoriche e dati sperimentali

Dopo $t = 25$ e $t = 30$ ore si ha

$$N_c(25) = \frac{13}{1 + 12e^{(-0.13)25}} \approx 9$$

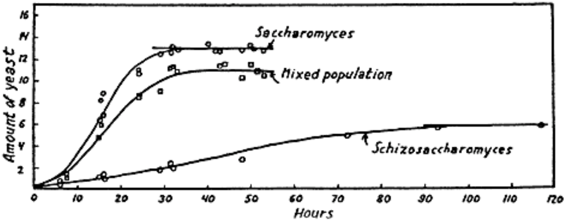
$$N_c(30) = \frac{13}{1 + 12e^{(-0.13)30}} \approx 11$$

(il valore di $e \approx 2.74$, i risultati sono approssimati all'intero più vicino)

Visto che i dati osservati sono rispettivamente 10.2 e 12.5 unità di biomassa, i risultati teorici confermano che la crescita della coltura è di tipo logistico e, a partire dal modello, si possono ottenere altre previsioni (durata della fase ''lag'', durata della fase esponenziale ecc)

Un analoga conclusione si può ottenere per *S. kefir*

Evoluzione congiunta delle due specie



I dati sperimentali evidenziano una crescita logistica con una ''soglia logistica'' intermedia.

Interpretazione dei dati sperimentali. Non solo l'ambiente abiotico (temperatura, quantità e qualità nutrienti, ecc.) gioca il ruolo di fattore selettivo, ma anche la presenza di altri organismi ha lo stesso effetto. In altre parole, **l'ambiente in cui una specie vive può essere definito come l'insieme dei fattori biotici e abiotici che condizionano l'evoluzione**

N.B. Non sempre se due (o più) specie vengono lasciate evolvere nello stesso ambiente, l'evoluzione e' ancora logistica. In alcuni casi la convivenza è impossibile.

Il concetto di capacità portante

La capacità portante dell'ambiente, è la capacità di un ambiente e delle sue risorse di sostenere un certo numero di individui.
Argomento di studio nelle più svariate discipline, è importante per valutare l'evoluzione temporale di una specie in diretta relazione ai fattori limitanti del territorio in cui vive, che possono essere:

- fattori limitanti di tipo chimico; (variazione di ossigeno, alterazione del ph, ecc.)
- fattori limitanti di tipo fisico; (variazioni della temperatura, della luce, ecc.)
- fattori limitanti di tipi biologico; (presenza di predatori, scarsità di cibo, ecc.)

Solo un numero definito di individui può vivere in un certo ambiente con a disposizione risorse limitate; superare la capacità portante può condurre anche all'estinzione della specie.

Il concetto di capacità portante, sebbene presente nell'equazione logistica fin dalla fine dell'Ottocento, è stato messo a fuoco con precisione negli anni cinquanta-sessanta del Novecento, ma non è stato molto studiato perchè, per determinarlo teoricamente, è necessario fare calcoli matematici non sempre semplici da comprendere.

Nei lavori di Gause si trova un interessante tentativo di individuazione di questo concetto.

Problema. Data una specie che evolve in certo ambiente, è possibile stabilire quali fattori determinano la capacità portante?

Il caso dei lieviti

G. F. Gause (1932) " Experimental studies on the struggle for existence. I. Mixed population of two species of yeast" Jour. of Experim. Biol. 9, 389-402

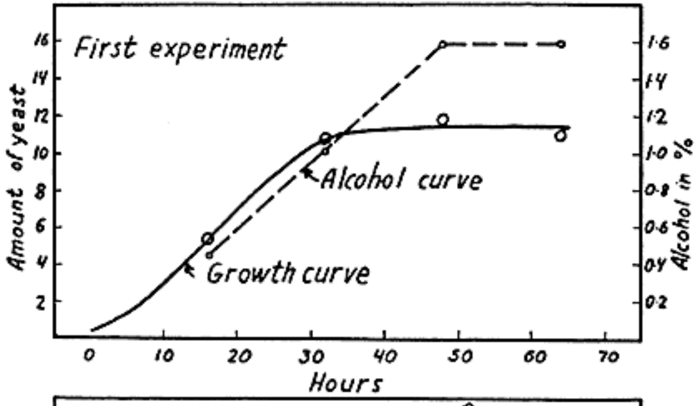
E' noto che la scarsità di nutrienti conseguente all'aumentare della numerosità è uno dei fattori che maggiormente determinano la liminatazione della crescita di una popolazione.

Dalle osservazioni sperimentali risulta che, all'aumentare della numerosità, sia *S. cerevisiae* che *S. kefir* rilasciano nell'ambiente circostante un "rifiuto" alcolico", visto che le cellule consumano lo zucchero contenuto nei nutrienti e rilasciano, come il rifiuto, l'alcool.

Ci si può chiedere:

nel caso dei lieviti, **il fattore più importante nella limitazione della crescita delle specie (quello che maggiormente influenza il valore di soglia logistica) è l'accumularsi dei rifiuti alcolici o la scarsità di nutrienti?**

Dati sperimentali



Interpretare i dati sperimentali

La linea continua descrive la crescita della biomassa di *S. cerevisiae*, quella tratteggiata descrive la crescita contemporanea della quantità di alcool per unità di volume.

Si osserva che

l'accumulazione di alcool inizia alla fine della fase di crescita esponenziale della biomassa (in corrispondenza del punto di flesso).

Inoltre, i due grafici, fino alla 30-esima ora, hanno la stessa forma (due segmenti di rette parallele), quindi, se

$$N_c(t) = at + b \text{ e } A(t) = at + C$$

rappresentano le leggi di variazione della biomassa e del rifiuto alcolico nello stesso intervallo di tempo, si deve avere

$$at = N_c(t) - b = A(t) - C \Rightarrow A(t) = N_c(t) - (b + C):$$

all'aumentare dei valori di biomassa, quelli della percentuale di alcool

Dalla 30-esima ora in poi, la biomassa cresce meno rapidamente, e poi si stabilizza intorno al valore di soglia. Questo vuol dire che ha raggiunto il valore massimo compatibile con le condizioni ambientali.
In queste stessa condizioni l'alcool continua ancora ad accumularsi con la stessa velocità (la percentuale di alcool aumenta) quasi fino alla 50-esima ora).
Questo significa che le funzioni metaboliche delle cellule sono attive **senza cambiamenti sostanziali**, dunque le cellule sono in grado di consumare, come nella fase di crescita, lo zucchero contenuto nei nutrienti, rilasciando la stessa quantità di rifiuto alcolico.

Dopo la 50-esima ora, la percentuale di rifiuto alcolico ha raggiunto il valore 1.6 per unità di volume ma, da questo momento in poi, il valore non cambia più: l'accumulo di rifiuti tossici, anche se il nutrimento viene fornito costantemente, non permette un corretto funzionamento delle funzioni metaboliche.

Concludiamo: non è la scarsità delle risorse alimentari a determinare il raggiungimento della soglia quanto, piuttosto, l'accumulo dei rifiuti tossici.

Ulteriore osservazione.

Sperimentalmente si verifica che la quantita' di rifiuti prodotta da *S. k* e' di circa 2.19 volte maggiore di quella prodotta da *S. cerevisiae*.
Proprio questa differenza potrebbe spiegare il fatto che, pur essendo i due lieviti molto simili, i loro tassi di crescita propri risultano uno il quadruplo dell'altro ($r_c \approx 0.13 << r_k \approx 0.03$).

Osservazioni finali (il problema è complesso...)

I limiti della capacità di carico di un territorio non sono fissi per sempre, ma possono variare a causa dell'utilizzo di nuove tecnologie.
Negli anni '70 del Novecento, a partire da questa osservazione e a proposito della popolazione umana, il biologo Paul R. Ehrlich ha proposto (vedi *"The population bomb" N.Y. Ballantine*) che la capacità portante della Terra non dipenda solo dalla numerosità degli individui che compongono una popolazione, ma che anche il progresso della tecnologia abbia una influenza importante. Questa riflessione è riassunta nella cosiddetta "equazione I P A T"

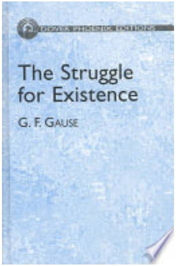
$$I = P \times A \times T$$

dove

I è l'Impatto sull'ambiente causato dal consumo, P è la numerosità della la Popolazione, A è il consumo pro-capite (Affluenza), T è il fattore della Tecnologia.

Si potrebbe osservare che un territorio potrebbe far fronte al deficit causato dalla sovrappopolazione e dalla scarsità di risorse potenziando il commercio e l'importazione di quelle risorse da altri territori.
Questa tuttavia non sembra la soluzione del problema. Infatti stiamo assistendo oggi ad una forte crescita della popolazione umana dovuta in buona parte al progresso, che ha portato l'uomo a modificare l'ambiente a proprio vantaggio, distruggendo interi ecosistemi e portando all'estinzione varie specie animali. Anche l'inquinamento, inoltre, potrebbe diminuire significativamente la capacità portante della Terra con gravi conseguenze. Basta pensare che oggi 1/3 delle persone nel mondo non possiede cibo a sufficienza e alcune fondamentali materie prime sono in via di esaurimento. Ogni volta che gli esseri umani hanno superato la capacità portante della Terra, sono scoppiate guerre che hanno riequilibrato la situazione. Oggi l'uomo ha però anche i mezzi per ritrovare l'equilibrio senza dover ricorrere a conflitti: qualche speranza rimane.....

La competizione interspecifica



G. F. Gause "The struggle for existence"

La nicchia ecologica

L'ambiente in cui tutti gli organismi viventi trascorrono la loro vita è, per prima cosa, lo spazio fisico delle tre dimensioni (larghezza, profondita' e altezza). Altri parametri come la temperatura, la quantità di risorse a disposizione, la luce, l'acqua ecc. sono essenziali per descrivere l'ambiente in cui gli organismi evolvono.
Tutti questi fattori determinano la capacità portante dell'ambiente.
Ma un ruolo importante nella definizione della capacità portante dell'ambiente è anche giocato dalla presenza di altre specie o di specie affini, con le quali si sviluppa un'interzione (per occupare lo spazio, per procurarsi nutrimento, risorse ecc.).

L'interazione con altre specie può essere favorevole allo sviluppo, e in questo caso viene detta di " **cooperazione**, o dannosa e viene detta di "**competizione**".

Descrizione teorica dell'interazione tra specie.

Se $P_1(t)$ e $P_2(t)$ sono le numerosità di due specie al tempo t e se l'interazione è di competizione, l'evoluzione delle due popolazioni può essere descritta dalle equazioni differenziali (di tipo logistico)

$$P_1'(t) = r_1 P_1(t) - r_1' P_1^2(t) - (p_1 P_2(t))P_1(t) =$$
$$= P_1(t)[r_1 - r_1' P_1(t) - p_1 P_2(t)]$$
$$P_2'(t) = r_2 P_2(t) - r_2' P_2^2(t) - (p_2 P_1(t))P_2(t) =$$
$$= P_2(t)[r_2 - r_2' P_2(t) - p_2 P_1(t)]$$
$$P_1(0) = P_1^* \qquad P_2(0) = P_2^*$$

- r_1 e r_2 sono i tassi effettivi di crescita delle due popolazioni,
- r_1' e r_2' sono detti "coefficienti di competitivita' intraspecifica" perche' descrivono le limitazioni che agiscono su ciascuna popolazione a causa della numerosita' della popolazione stessa.

I termini $(p_1 P_2(t))P_1(t)$ e $(p_2 P_1(t))P_2(t)$ rappresentano, rispettivamente, il danno che la specie 2 procura alla specie 1 e, viceversa.
- p_1 e p_2 sono detti "coefficienti di competitivita' interspecifica" perche' quantificano le limitazioni che, su ciascuna specie, conseguono dalla presenza dell'altra specie.

Per una migliore quantificazione a fini sperimentali si pone

$$p_1 = cd_1, \text{ e } p_2 = cd_2,$$

cioe' la competitività interspecifica e' quantificata da c, che descrive il numero medio di incontri o interferenze fra gli individui delle popolazioni, e d_1 e d_2 che misurano il danno che questi incontri comportano su ciascuna specie.

Equilibrio

Due specie in competizione possono convivere in equilibrio nello stesso ambiente?

Si ha equilibrio se $P_1'(t) = 0$ e $P_2'(t) = 0$ per ogni t, quindi se:

$$r_1 - r_1' P_1(t) - p_1 P_2(t) = r_1 - r_1' P_1(t) - cd_1 P_2(t) = 0$$
$$r_2 - r_2' P_2(t) - p_2 P_1(t) = r_2 - r_2' P_2(t) - cd_2 P_1(t) = 0$$

cioé, ricavando $P_2(t)$ da entrambe le equazioni, se

$$P_2(t) = -\frac{r_1'}{cd_1} P_1(t) + \frac{r_1}{cd_1}$$
$$P_2(t) = -\frac{cd_2}{r_2'} P_1(t) + \frac{r_2}{r_2'}$$

Se $P_1'(t) = 0$ e $P_2'(t) = 0$ per ogni t, le numerositá devono essere costanti. Poniamo $P_1(t) = cost = x$ e $P_2(t) = cost = y$ e la condizione di equilibrio si riscrive

$$y = -\frac{r_1'}{cd_1}x + \frac{r_1}{cd_1}$$

$$y = -\frac{cd_2}{r_2'}x + \frac{r_2}{r_2'}$$

un sistema di equazioni lineari (2 rette).

L'esistenza di 1 o piú soluzioni dipende dall'inclinazione delle rette $m_1 = \frac{r_1'}{cd_1}$ e $m_2 = \frac{cd_2}{r_2'}$.

Si possono avere tre casi:
- i coefficienti di inclinazione delle due rette sono **diversi** tra loro, cioe'

$$\frac{r_1'}{cd_1} \neq \frac{cd_2}{r_2'} (*)$$

in questo caso le rette, che non sono parallele, si incontrano in un sol punto e il sistema ha <u>una sola soluzione</u>.
La (*) si puo' riscrivere anche nella forma

$$r_1' r_2' \neq (cd_1)(cd_2)$$

quindi
il biosistema e' in equilibrio (in un sol modo) se il prodotto dei coefficienti di competitivita' intraspecifica e' diverso dal prodotto dei coefficienti di competitivita' interspecifica.
In altre parole, **le specie convivono in equilibrio se gli effetti della competizione intraspecifica non non sono gli stessi di quello della competizione interspecifica**

Osservazione. Le numerosita' di equilibrio delle due popolazioni si ottengono come soluzione del sistema

$$P_{1eq}(=x) = \frac{r_2 c d_1 - r_1 r_2'}{c^2 d_1 d_2 - r_1' r_2'}, \qquad P_{2eq}(=y) = \frac{r_1 c d_2 - r_2 r_1'}{c^2 d_1 d_2 - r_1' r_2'}.(**)$$

e sono le coordinate del punto di intersezione tra le due rette.

Visto che deve essere anche $P_{1eq}(=x) > 0$, $P_{2eq}(=y) > 0$, il numeratore e il denominatore delle frazioni (**) devono avere **lo stesso segno**.
Se sono entrambi positivi questo implica che

$$r_2 c d_1 - r_1 r_2' > 0 \Rightarrow c d_1 > r_1 r_2' / r_2$$
$$r_1 c d_2 - r_2 r_1' > 0 \Rightarrow c d_2 > r_2 r_1' / r_1$$

e

$$c^2 d_1 d_2 - r_1' r_2' > 0 \Rightarrow (c d_1)(c d_2) > r_1' r_2'$$

Il prodotto delle prime due disuguaglianze implica

$$(c d_1)(c d_2) > (r_1 r_2' / r_2)(r_2 r_1' / r_1) = r_1' r_2',$$

che e' la stessa condizione richiesta dalla terza disuguaglianza.

Se sia il numeratore che il denominatore delle (**) sono negativi si ha, con calcoli del tutto simili,

$$(cd_1)(cd_2) < r_1' r_2'$$

e questa relazione conferma che

le popolazioni convivono in equilibrio se il prodotto delle competitivita' interspecifiche e' <u>diverso</u> da quello delle competitivita' intraspecifiche