

**Vita latente (anabiosi):**

**quiescenza, dormienza, diapausa, letargo**

# La vita latente

Una sensibile riduzione nelle attività vitali, nelle attività motorie, nella funzionalità degli organi interni di animali o vegetali è detta "**vita latente**". Questo fenomeno si può presentare sia in organismi adulti sia forme intermedie di sviluppo (uova, larve, semi, spore ecc.).

La vita latente, detta anche "anabiosi" (dal greco "ana - biosis" = letteralmente riprendere le modalità di vita, risorgere, rivivere, alla fine della latenza), si presenta in forme molto varie e può essere determinata da cause esterne accidentali (mancanza improvvisa di nutrimento, di acqua per organismi acquatici, variazione brusca di temperatura ecc.) oppure fenomeni regolari come l'alternanza delle stagioni.

La vita latente è un mezzo estremamente efficace per assicurare la propagazione e la diffusione delle specie. Nelle piante ad esempio, l'embrione cresce a spese delle riserve di acqua accumulate nel seme e, rapidamente, deve diventare pianta capace di vita autonoma. Per questo le condizioni ambientali (luce, acqua, nutrimento..) devono essere adeguate. Per sopravvivere con certezza il seme dovrebbe, in altre parole, essere in grado di "prevedere" le condizioni che troverà.

Questo è spesso impossibile e la sopravvivenza potrebbe essere "a rischio", così come la possibilità di diffusione su un'area sempre più vasta.

La vita latente delle forme embrionali garantisce che la specie non venga sterminata, anche se è soggetta ad una serie di insuccessi.

Una delle forme più note di vita latente è **il letargo** che si manifesta come una ridotta e profonda modifica di funzioni organiche. Alcune specie di Mammiferi trascorrono l'inverno in totale immobilità, in ripari generalmente interrati, senza assumere nè cibo nè bevande; in questo periodo il battito cardiaco rallenta (fino a 2 battiti a minuto), il metabolismo è ridotto fino all' 0,2% dei valori normali e il dispendio energetico è ridotto al minimo



Tra le specie che vanno in letargo, più o meno profondo, si ricordano alcuni Marsupiali (orsi, tassi, istrici), alcuni Insettivori come il riccio, moltissimi pipistrelli, alcuni Roditori (marmotta, scoiattolo, criceto, ghiro, opossum).

Lo **svernamento** o ibernazione è una forma meno profonda di vita latente, che si manifesta nella stagione fredda, come un intorpidimento del corpo. Bisce, vipere, rane in inverno rallentano, specie la notte, le loro attività vitali.





Le cisti hanno la funzione di proteggere le fasi del ciclo riproduttivo e sono anche un ottimo sistema di diffusione della specie.

Nelle specie di acqua dolce, ad esempio, se lo specchio d'acqua si secca, le cisti rimangono nel fango e possono anche rimanere attaccate alle zampe di animali o uccelli ed essere trasportate molto lontano.

I semi delle piante sono trasportati dal vento con il loro involucro protettivo.

Paragonabili alle cisti sono le "uova resistenti" o "uova d'inverno". Si tratta di uova che presentano involucri molto spessi e molto resistenti che si formano prima dell'inverno e sono destinate a svilupparsi al ritorno della bella stagione.



Come ultimo caso di vita latente ricordiamo **la diapausa**, che assomiglia alla dormienza, ma non comporta nè forti cambiamenti funzionali nè incistamento. E', in genere **una sospensione dello sviluppo embrionale** che si verifica in Invertebrati, soprattutto insetti. Può anche avere carattere occasionale, cioè essere legata a condizioni ambientali momentaneamente difficili



# La strategia del "bet-hedging" (proteggersi contro le sconfitte, prevedendo più di un esito)

I vantaggi di accrescimento della fitness delle specie conseguenti all'uso della la strategia di vita latente sono stati studiati e modellizzati matematicamente. Un esempio di questi risultati è

## Il Modello di D. Cohen - 1966

*D. Cohen Optimizing reproduction in a randomly varying environment  
J.Theoretical Biology 1966, vol.12, pag.119-129*

Questo lavoro fornisce anche un esempio di modellizzazione teorica di un'evoluzione malthusiana in cui il tasso netto di crescita (la fitness)  $r$  **non** è costante.

La specie che viene considerata è *Anastatica hierochuntica* (Rosa di Gerico)



ma il modello si adatta a molte altre situazioni.

*Anastatica hierochuntica* vive in regioni aride del Medio Oriente. L'arrivo delle piogge invernali causa una parziale apertura dello scheletro che permette il rilascio nel terreno di alcuni semi che iniziano un ciclo vitale. I semi devono completare il loro ciclo vitale e produrre nuovi semi in un intervallo di tempo di lunghezza imprevedibile, visto che il torrido caldo del deserto puo' sopraggiungere inaspettato.

Per garantire la sopravvivenza della specie, la percentuale di semi che germina nello stesso ciclo vitale varia e un certo numero rimane "dormiente" anche per molte generazioni, formando il cosiddetto "banco di semi".

# IL MODELLO di EVOLUZIONE

Il modello descrive la dinamica del "banco di semi" di *Anastatica hierochuntica*.

La variabile di stato è  $S(t)$  = numero di semi prodotti da una certa pianta al tempo  $t$  ( $t = 0, 1, 2, \dots$  sono i cicli vitali)

**Le caratteristiche principali della dinamica:**

un certo tempo dopo il rilascio, i semi diventano piante (germinano). Se  $g$  = tasso di germinazione medio ( $g = \text{cost}$ ), allora

$gS(t)$  = numero dei semi germinati al tempo  $t$  che sono diventati nuove piante e, dunque, non appartengono più al banco di semi

Alcuni semi si seccano e muoiono. Sia quindi  $m$  = tasso di mortalità media dei semi (costante)

$mS(t)$  = percentuale dei semi che muore e non appartiene più al banco di semi.

Alcune delle nuove piante, se le condizioni sono favorevoli, producono nuovi semi, "alimentando" il banco di semi.

Definiamo  $Y_t$  = percentuale delle nuove piante che produce semi (**dipende dalle condizioni esterne, quindi dal tempo**), quindi

$Y_t(gS(t))$  = porzione delle nuove piante che producono semi (**variabile ciclo vitale dopo ciclo vitale**)

In definitiva l'evoluzione della numerosita' dei semi (la dinamica del banco) e' data da

$$\begin{aligned} S(t+1) &= S(t) - mS(t) - gS(t) + Y_t(gS(t)) = \\ &= (1 - m - g + Y_t g)S(t) = k(t)S(t) \\ &\quad (k(t) \equiv 1 - m - g + Y_t g) \end{aligned}$$

Sia inoltre  $S(0)$ =numerosita' all'istante iniziale

Il modello è discreto, lineare. Il tempo è contato in "cicli vitali" (generazioni) e il numero di semi che compone il banco alla generazione  $t + 1$  e' dato dal numero di semi che lo componevano alla generazione  $t$ , cui di devono **sottrarre** sia i semi morti che quelli divenuti piante, e a cui si devono **aggiungere** i nuovi semi prodotti in quel ciclo vitale (questo numero varia a seconda delle condizioni ambientali).

Se  $S(0)$  = numerosita' all'istante iniziale e se, per ogni  $t$   
( $k(t) \equiv 1 - m - g + Y_t g$ ) la relazione permette di esprimere  $S(t)$  in  
funzione di  $S(0)$ . Infatti si ha

$$S(1) = k(0)S(0)$$

$$S(2) = k(1)S(1) = k(1)k(0)S(0)$$

$$S(3) = k(2)S(2) = k(2)k(1)k(0)S(0)$$

.....

$$S(t) = k(t-1)k(t-2)...k(1)k(0)S(0) \quad (*)$$

**Osservazione:** il modello (\*) e' analogo a quello malthusiano discreto

$$N(t + 1) = (1 + r)(1 + r)\dots(1 + r)N(0) = (1 + r)^t N(0)$$

$r$ =fitness della specie.

In questo modello al posto del coefficiente  $(1 + r)^t$  (un prodotto di  $t$  termini) c'è il prodotto  $k(t - 1)k(t - 2)\dots k(1)k(0)$ .

Si tratta sempre del prodotto di  $t$  termini, ma il valore di ciascuno di questi termini **non è costante** (e dipende dalle condizioni esterne dell'habitat e non dalla numerosità).

**Che genere di predizioni sull'evoluzione della popolazione conseguono da questo modello?** Questo problema è interessante e molto studiato e per ottenere qualche risposta, è necessario specificare quali siano le proprietà delle funzioni  $k(t)$ .

Sotto ipotesi molte generali, il lavoro di *R.C. Lewontin, D.Cohen (1969)* "*On population growth in a randomly varying environment*" *Proceedings of the National Academy of Science USA vol. 62 p. 1056-1060* prova che anche se la numerosità media della popolazione aumenta nel tempo, la probabilità di estinzione della popolazione può tendere ad 1 (c'è la quasi certezza dell'estinzione).

**In quello che segue, noi studiamo la fitness della popolazione**

# La fitness della popolazione

**Definizione:** la "fitness a lungo termine della specie" e' data da

$$W_t = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\log S(t)}{t}$$

(limite per  $t \rightarrow \infty$  della media aritmetica di  $\log S(t)$  su  $t$  generazioni)

Per calcolare la fitness lungo l'evoluzione, dall'uguaglianza  $S(t) = k(t-1)k(t-2)\dots k(1)k(0)S(0)$ , calcolando il logaritmo di ambo i membri si ha

$$\begin{aligned} \log S(t) &= \log[k(t-1)k(t-2)\dots k(1)k(0)S(0)] = \\ &= \log(k(t-1)) + \log(k(t-2)) + \dots + \log(k(0)) + \log S(0) \end{aligned}$$

Dobbiamo calcolare

$$W_t = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\log S(t)}{t} =$$
$$= \frac{\log(k(t-1)) + \log(k(t-2)) + \dots + \log(k(0)) + \log S(0)}{t}$$

dove  $k(0) = 1 - m - g + Y_0g$ ,  $k(1) = 1 - m - g + Y_1g$ ,  
 $k(2) = 1 - m - g + Y_2g$ , ecc.

### IPOTESI SEMPLIFICATIVA:

nell'ambiente in cui la specie si evolve, le condizioni ambientali sono solo **buone o cattive**.

Nel primo caso supponiamo che  $Y_t = Y > 0$ , nel secondo  $Y_t = 0$  per ogni  $t$  (quando la stagione e' favorevole per la specie, la percentuale di piante che produce nuovi semi e' fissata positiva, mentre se la stagione non e' favorevole nessuna pianta produce nuovi semi)

Visto che  $k(t) = 1 - m - g + Y_t g$  si ha

$$k(t) = \begin{array}{ll} 1 - m - g & \text{se } Y_t = 0 \\ 1 - m - g + Yg & \text{se } Y_t = Y. \end{array}$$

Se in  $t$  cicli vitali  $s$  volte ci sono condizioni ambientali buone e  $t - s$  volte condizioni cattive si ha

$$\begin{aligned} & \frac{\log(k(t-1)) + \log(k(t-2)) + \dots + \log(k(0)) + \log S(0)}{t} = \\ & = \frac{s(\log(1 - m - g + Yg)) + (t - s)(\log(1 - m - g))}{t} + \\ & \quad + \frac{\log S(0)}{t} \end{aligned}$$

Quindi

$$\frac{\log S(t)}{t} = s \frac{(\log(1 - m - g + Yg))}{t} + (t - s) \frac{(\log(1 - m - g))}{t} + \frac{\log S(0)}{t}.$$

Calcolando il limite per  $t \rightarrow \infty$  e tenendo conto del fatto che il limite di una somma e' la somma dei limiti, e del fatto che

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\log S(0)}{t} = 0$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} s/t = p \text{ (probabilita' di cicli buoni),}$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (t - s)/t = 1 - \lim_{t \rightarrow \infty} s/t = 1 - p, \text{ (} p \text{ la probabilita' di cicli cattivi)}$$

in definitiva la fitness a lungo termine, come funzione del tasso di germinazione  $g$ , e' data da

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} W_t &= W(g) = \\ &= (1 - p) \log(1 - m - g) + p \log(1 - m - g + Yg) \end{aligned}$$

## PROBLEMA

Esistono valori del tasso di germinazione  $g$  per cui la fitness e' ottimale?  
(Quale tasso di germinazione permette alla specie di sopravvivere nelle migliori condizioni? Se tutti i semi germinassero diventando piante ma le condizioni esterne peggiorassero imprevedibilmente impedendo alle piante di produrre nuovi semi, la specie potrebbe estinguersi. Alla specie conviene quindi mantenere alcuni semi in dormienza, ma quanti?)

## STUDIAMO LA FUNZIONE

$$W(g) = (1 - p) \log(1 - m - g) + p \log(1 - m - g + Yg).$$

La derivata rispetto a  $g$  e'

$$W'(g) = \frac{1 - p}{1 - m - g}(-1) + \frac{p}{1 - m - g + Yg}(Y - 1)$$

Se per ipotesi (ragionevole)

-  $m$  e' trascurabile rispetto a  $g$  (il tasso di mortalita' piccolo rispetto a quello di germinazione) e

$Y$  e' molto grande (nelle buone stagioni quasi tutte le piante producono semi) si ha

$$1 - m - g \approx 1 - g, \quad 1 - m - g + Yg \approx 1 - g + Yg \approx Yg$$

quindi

$$\begin{aligned} W'(g) &= \frac{1-p}{1-m-g}(-1) + \frac{p}{1-m-g+Yg}(Y-1) \approx \\ &\approx \frac{1-p}{1-g}(-1) + \frac{p}{Yg}(Y-1) = -\frac{1-p}{1-g} + \frac{pY-p}{Yg} \end{aligned}$$

Ma il secondo termine della somma e'

$$\frac{pY-p}{Yg} = \frac{pY}{Yg} - \frac{p}{Yg} = \frac{p}{g} - \frac{p}{Yg}$$

e, se  $Y$  e' grande,  $p/Yg \rightarrow 0$  quindi

$$\frac{pY-p}{Yg} \approx \frac{p}{g}$$

quindi

$$\begin{aligned}W'(g) &\approx -\frac{1-p}{1-g} + \frac{p}{g} = \frac{g(p-1) + p(1-g)}{g(1-g)} = \frac{gp - g + p - gp}{g(1-g)} = \\ &= \frac{-g + p}{g(1-g)}\end{aligned}$$

$$\Rightarrow W'(g) = \frac{-g + p}{g(1-g)} = 0 \quad \text{se} \quad g \approx p$$

Se la derivata di una funzione è nulla, la funzione può avere un massimo, un minimo oppure un flesso.

Ma  $W'(g) > 0$  per  $-g + p > 0$  cioè per  $g < p$  (la funzione  $W(g)$  cresce per  $g < p$ )

$W'(g) < 0$  per  $-g + p < 0$  cioè per  $g > p$  (la funzione  $W(g)$  decresce per  $g > p$ )

**quindi  $g \approx p$  E' UN MASSIMO per la funzione  $W(g)$**

Questo risultato permette di concludere che se la mortalità è trascurabile ( $m \approx 0$ ) e la progenie è numerosa nelle buone stagioni ( $Y$  grande), allora **la fitness a lungo termine è massima se il tasso di riproduzione (germinazione)  $g$  corrisponde alla probabilità  $p$  con cui, nell'habitat in cui vive la specie, si realizzano gli anni favorevoli.**

(Se il numero delle stagioni buone, su un lungo intervallo di tempo, è alto allora anche il tasso di germinazione può essere elevato e il tasso di dormienza può essere piccolo. In caso contrario è conveniente mantenere un numero elevato di semi in dormienza)

Molte evidenze sperimentali confermano che le strategie elaborate dalle specie sono in accordo con la predizione teorica di questo modello. Dunque il modello è un "buon modello".

(DIFFICOLTA' di verifica nel calcolo della probabilita' di stagioni favorevoli nei casi concreti.)

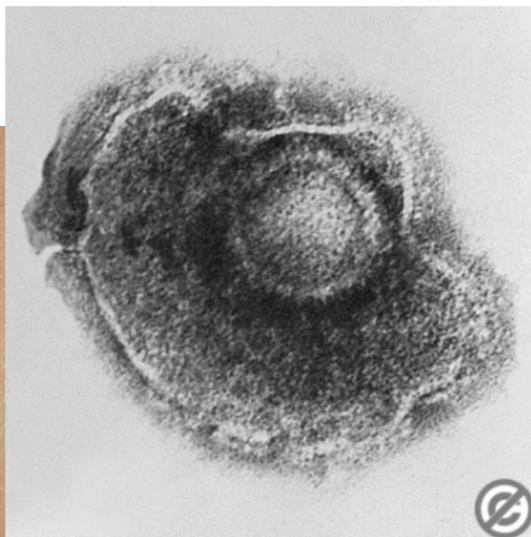
Il modello è stato usato per studiare il comportamento di *Daphnia*, una specie che vive in pozze d'acqua temporanee. Le uova (efippi) sono dotate di un guscio corazzato.



Se le condizioni ambientali sono favorevoli, le uova schiudono in grande quantità, ma alcune rimangono **dormienti** a costituire un banco che assicura la continuità della specie nell'habitat nel caso che le condizioni si deteriorino improvvisamente (le pozze si asciugano per un caldo improvviso).

La "dormienza" delle uova (diapausa) può durare per lunghissimo tempo.

La varicella e' una malattia "esantematica" dell'infanzia indotta dal virus VZV (Varicella Zoster Virus)



Il superamento della varicella non implica la sparizione del virus dal corpo umano. In molti casi il virus rimane dormiente nelle cellule nervose e può riprendere il suo ciclo vitale in periodi di stress dell'organismo. Si manifesterà allora l'herpes zoster (fuoco di S. Antonio), che può esplodere anche in forme molto violente.



Lo studio della fitness del virus e della sua capacità riproduttiva ottimale è stato effettuato con modelli simili a quello che di Cohen.