

BRUNO MASSA

OMAGGIO A G. E. HUTCHINSON,
OVVERO TRENTANNI DI OMAGGIO A SANTA ROSALIA

RIASSUNTO

Nel 1959 G. E. Hutchinson, raccolta l'ispirazione durante una visita effettuata in Sicilia l'anno precedente, pubblicava il suo «*Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?*», proponendo tra l'altro Santa Rosalia come patrona degli studi evolutivi. In quell'occasione toccava cinque principali temi, uno sulle catene alimentari, uno sulle relazioni tra complessità strutturale e stabilità, uno sugli effetti della produttività e dell'area abitabile come limite della diversità, uno sui rapporti di dimensioni corporee o di apparati trofici di specie affini simpatriche e sintopiche; il quinto infine sul mosaico naturale dell'ambiente ove all'interno dello stesso livello trofico le piccole specie sono più numerose delle grandi e di conseguenza la diversità realizzata dalle piccole specie è maggiore di quella realizzata da quelle di grossa taglia. I temi di Hutchinson non erano nuovi, ma era nuova la sintesi indirizzata al problema centrale della diversità. Tale sintesi fu enormemente importante per il grande dibattito che ha ispirato i trentanni che sono seguiti. Questo omaggio ad Hutchinson vuole essere un tentativo di analizzare il dibattito scaturito dal lavoro dell'ecologo americano, attraverso la bibliografia disponibile. In modo particolare viene esaminato il tema del *size-ratio* e quello della competizione, strettamente correlati fra loro secondo la scuola hutchinsoniana. Sembra emergere che la competizione, pur potendo condizionare la struttura delle comunità e le interrelazioni tra le specie, non è il solo fattore coinvolto; altri fattori sembrano ugualmente importanti (ad es. la predazione, il disturbo dell'habitat, la variabilità temporale, etc.) e di conseguenza vanno sempre tenute nel dovuto conto ipotesi alternative alla competizione. Viene infine esaminata la problematica della diversità in rapporto alla stabilità delle comunità, tema pure molto dibattuto a seguito dell'ispirazione hutchinsoniana. Sono in modo particolare esaminati i nuovi punti di vista secondo cui ambienti stabili possono consentire l'esistenza di ecosistemi relativamente complessi e delicatamente bilanciati, mentre ambienti instabili

ospiterebbero preferibilmente ecosistemi stutturalmente semplici e robusti. Il disturbo da parte dell'uomo sembra quindi più severo e traumatico negli ecosistemi più complessi. Ciò avrebbe naturalmente notevoli implicazioni nell'ambito della conservazione degli ambienti naturali. La stabilità quindi fluttuerebbe con il frequente passaggio delle comunità dallo stato di equilibrio a quello di non equilibrio; diversità e stabilità andrebbero quindi viste come concetti dinamici e non statici.

SUMMARY

Homage to G. E. Hutchinson, or thirty years of homage to Santa Rosalia. Drawing his inspiration from a visit to Sicily, in 1959 G. E. Hutchinson published the «*Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?*», taking the occasion to propose the patroness of Palermo's people, Santa Rosalia, also as patroness of evolutionary studies. He dealt with five main themes, the first on the food webs, the second on the relationships between structural complexity and stability, the third on the effects of productivity on species richness and diversity, the fourth on the size-ratio of taxonomically related species living sympatrically and syntopically, and the last on the difference between diversity achieved by small species (higher) and that by large species (lower), within the same trophic level. Hutchinsonian topics were not new, but the synthesis addressed to central problem of diversity was new; it inspired a large and very important discussion during the three decades following it and is still involving in many researchers. The author, in this homage to Hutchinson, examining a large amount of papers, tries an analysis of this debate, particularly the themes of the size-ratio and competition, according to hutchinsonian school strictly interrelated. It seems that not only competition, but also other factors (e.g.: predation, habitat trouble, temporal variability, etc.) might determine community structure and relationships among species; consequently alternative hypotheses are important as competition topic. Finally the author examines the diversity/stability theme. According to modern authors it seems that stable habitats consent the existence of structurally complex and delicately balanced ecosystems, while instable habitats should hold simple and robust ecosystem. Human interference and disturbance should be more severe and traumatic on more complex ecosystem than on simple ones, and this should have obvious implications on the environment conservation. Stability should fluctuate in accordance with the frequent passage of community from the status of equilibrium to non-equilibrium, and consequently diversity and stability should be dynamic, not static concepts.

PRESENTAZIONE

Il 30 dicembre 1958 G. Evelyn Hutchinson, in occasione del centenario della teoria di Darwin e Wallace sulla selezione naturale, presentava all'American Society of Naturalists il suo «*Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals*», pubblicato poi sulla rivista della Società, *The American Naturalist*, nel 1959. Il titolo della sua relazione derivava da un fatto abbastanza originale. Nella primavera del 1958 Hutchinson era stato in Sicilia:

«A few months later I happened to be in Sicily. An early interest in zoogeography

and in aquatic insects led me to attempt to collect near Palermo, certain species of waterbugs, of the genus *Corixa*, described a century ago by Fieber and supposed to occur in the region, but never fully reinvestigated. It is hard to find suitable localities in so highly cultivated a landscape as the Concha d'Oro. Fortunately I was driven up Monte Pellegrino, the hill that rises to the west of the city, to admire the view ».

Quella gita a Monte Pellegrino fu certamente determinante non solo per le considerazioni che sul momento fece Hutchinson, ma per la grande influenza che esse hanno avuto sulle teorie ecologiche nei trentanni che sono seguiti. In una pozza originata dall'acqua che percolava dalla grotta ove si trova il santuario di Santa Rosalia l'ecologo anglo-americano trovò due specie di *Corixa*, *C. punctata* e *C. affinis*, la più grossa presente con sole femmine, la più piccola con entrambi i sessi. Ritene che la prima fosse alla fine del ciclo riproduttivo, mentre la seconda stava iniziando a riprodursi. Partendo da questa semplice intuizione gettò quindi nuove basi per alcuni degli argomenti che negli anni successivi sono stati tra i più dibattuti in ecologia: « le catene alimentari », « la diversità » e « la nicchia ecologica ».

In quella stessa occasione, in modo tanto informale quanto originale, Hutchinson propose che Santa Rosalia, oltre che patrona dei palermitani, fosse considerata anche patrona degli studi evolutivi. Per rendere l'omaggio ufficiale alla Santa non poteva essere trovato un modo più esplicito di dedicarle il titolo della relazione presentata in occasione del centenario della teoria evolutiva.

L'odierno omaggio ad Hutchinson è soprattutto un omaggio dovuto ad un grande ecologo, ma anche un riconoscimento all'ispirazione che egli ebbe a Monte Pellegrino ed una riconoscenza per i contenuti del suo « *Homage to Santa Rosalia* » tanto stimolanti nei confronti dei naturalisti di tutto il mondo da aver creato delle vere e proprie scuole sulla teoria ecologica. Non è certo un caso che il volume di DIAMOND e CASE (1986), *Community Ecology*, sia dedicato ad Hutchinson, in ammirazione per il suo pionieristico contributo all'ecologia delle comunità.

I TEMI DI HUTCHINSON

Il lavoro di Hutchinson del 1959 è stato citato in un numero di bibliografie veramente grande. In questa sede mi limiterò solamente ad una breve analisi dell'evoluzione del pensiero ecologico attraverso l'ispirazione di Hutchinson, analisi che naturalmente è ben lungi dall'essere completa, in modo particolare perché basata soprattutto sulla bibliografia ornitologica.

I temi sviluppati dall'ecologo americano sono fondamentalmente cinque. Nel primo considera la lunghezza delle catene alimentari, suggerendo

che esse sono verticalmente limitate ai 4-5 livelli trofici dalla perdita di energia tra un anello trofico ed il successivo. Hutchinson doveva avere a lungo discusso questo argomento durante la sua collaborazione con R. L. Lindeman, precedente al 1942, anno in cui quest'ultimo pubblicò il suo lavoro « *The trophic-dynamic aspect of ecology* » sui flussi energetici attraverso le catene alimentari e l'efficienza ecologica come conseguenza della seconda legge della termodinamica.

Nel secondo tratta le interrelazioni tra le catene alimentari e le relazioni tra complessità strutturale e stabilità dinamica, argomento che ha ispirato il tema centrale di molti convegni e di grande importanza ai fini della conservazione della natura.

Nel terzo tema affronta gli effetti della produttività e dell'area abitabile come limite della diversità, il rapporto tra produttività e numero di specie e conseguentemente tra area e specie, oggetto di interessanti e stimolanti ricerche a partire dagli anni '60 (cfr. PRESTON 1962; Mac ARTHUR e WILSON 1963, 1967).

Il quarto tema è stato probabilmente il più dibattuto. Osservando che sembra esserci un definito limite tra specie coesistenti, nota che questo si riflette spesso in particolari rapporti matematici tra specie strettamente affini, sia rapporti di dimensioni corporee sia di dimensioni di apparati trofici.

Il quinto tema infine tratta del mosaico naturale dell'ambiente, ove all'interno dello stesso livello trofico le piccole specie sono più numerose delle grandi e di conseguenza la diversità ottenuta dalle specie piccole è maggiore di quella realizzata dalle specie di grande taglia. Una discussione simile Hutchinson aveva trattato sulla stessa rivista poche pagine prima, in collaborazione con Robert Mac Arthur; in quella occasione i due autori avevano definito il rapporto tra dimensioni e numero di specie ($S \propto L^{-2}$, cioè il numero di specie grossomodo diminuisce al crescere delle dimensioni lineari).

Come ha osservato BROWN (1981) nel suo « *Two Decades of Homage to Santa Rosalia* », molti dei temi sviluppati da Hutchinson non erano del tutto nuovi, ma la sintesi di queste idee indirizzate al problema della diversità fu certamente un'innovazione.

Nonostante Hutchinson fece uso dell'energetica come base delle interazioni ecologiche, gli ecologi teorici che hanno trattato gli argomenti hutchinsoniani hanno largamente ignorato l'energetica. BROWN spiega ciò nel modo seguente. Dall'inizio degli anni '60 gli studiosi che hanno cercato di comprendere la struttura e la funzione dei complessi sistemi ecologici con molte specie si sono divisi in due scuole rappresentate da due sfere di influenza non sovrapposte. Una di esse, il cui leader è stato Eugene Odum, seguiva le tradizioni di Clements, Shelford, Lindeman ed Elton e

vedeva l'ecosistema in senso clementsiano quasi come un superorganismo. Questa scuola dava molta enfasi al flusso di energia e materia attraverso la comunità e alle interazioni tra organismi e ambiente fisico, ignorando la diversità delle specie componenti ed il ruolo di ciascuna.

L'altra scuola seguiva Robert Mac Arthur, allievo di Hutchinson, e le tradizioni di Lotka, Volterra, Gause, Grinnell e Lack. Questi ecologi evolutivisti, in contrapposizione agli ecologi degli ecosistemi hanno concentrato la loro attenzione sulle interazioni evolutive tra le specie, l'organizzazione delle comunità, la diversità specifica e la competizione. I loro modelli si sono basati sui cambiamenti nelle dimensioni delle popolazioni di una specie in funzione della densità di popolazione di un'altra specie. Il motivo per cui questa scuola non è riuscita a determinare come le specie e le loro interazioni contribuiscano alla struttura e funzione della comunità, secondo BROWN (1981) consisterebbe nel fatto che non ha preso nel dovuto conto il ruolo energetico.

SIZE-RATIO, OVVERO IL RAPPORTO DI DIMENSIONI TRA LE SPECIE AFFINI CONVIVENTI.

Ad HUTCHINSON (1959) dobbiamo la prima generazione di modelli. Probabilmente ispirandosi ad un'idea originariamente espressa da Huxley (1942: cfr. CAROTHERS 1986), egli ha suggerito che il rapporto di dimensioni tra specie più piccole e specie più grandi coesistenti è ritmicamente pari al rapporto 1:1,3. Ritenne tale rapporto il tipo di differenza necessaria perché due specie affini potessero convivere nello stesso livello trofico. Egli elencò sette gruppi di specie conviventi, secondo la dimensione dell'apparato trofico, trovando un regolare rapporto specie più grossa / specie più piccola pari a 1,3. Sebbene la sua lista fosse breve, le testimonianze ottenute dallo studio di altre associazioni animali sembravano confermare la generalizzazione (cfr. ad es. SCHOENER 1965, GRANT 1968, CODY 1974, DIAMOND 1975). Poiché la dimensione dell'apparato trofico è generalmente correlata alla dimensione media del cibo, la generalizzazione suggeriva che le specie fossero regolarmente distribuite secondo la dimensione delle prede. La dimensione corporea ha certamente diverse conseguenze ecologiche, come ad esempio la dimensione delle prede, la grossezza del posatoio, la densità di habitat compatibile con la manovrabilità, la concentrazione e la qualità del cibo, le richieste metaboliche, la dimensione del territorio, la strategia antipredatoria, ecc. (TERBORGH 1983). Tuttavia questa differenza dimensionale fu assunta come ipotesi di competizione, non tenendo nel dovuto conto altre pressioni selettive.

Mac ARTHUR e LEVINS (1967) e MAY e Mac ARTHUR (1972), usando

le equazioni di competizione di Lotka-Volterra, tentarono quindi di trovare basi teoriche del valore 1,3 ed invocarono in modo abbastanza convincente la competizione come causa delle esclusioni tra animali di simili dimensioni ritrovati a ripartirsi le risorse trofiche. Il dibattito che è seguito è stato veramente consistente ed oggi risulta veramente arduo radunare una bibliografia essenziale sull'argomento. I dati sulle dimensioni accumulati dopo il 1959 non hanno confermato sempre un rapporto costante. Ad esempio PULLIAM (1975) riporta valori inferiori (1,1) del becco di alcuni Emberizidi, sebbene costanti; e SCHOENER (1970) indica rapporti pari a 2,0 per le specie di lucertole del genere *Anolis* viventi in isole molto piccole. Questo ultimo autore comunque giustifica le differenze riscontrate tra uccelli e rettili con il fatto che la variabilità delle dimensioni delle lucertole all'interno di una popolazione è di gran lunga superiore a quella osservabile negli uccelli, essendo i primi animali a lento accrescimento. Pertanto la nicchia trofica dei rettili risulta notevolmente più ampia e variabile con l'età e quindi variabile in funzione del parametro tempo.

Secondo HORN e MAY (1977), in un articolo definito « irriverente » da PIANKA (1981), il rapporto « magico » 1,3 non è nuovo alla letteratura biologica ed era stato già proposto da Dyar nel 1890; essi osservano peraltro che diversi strumenti musicali hanno un tipico rapporto dimensionale tra 1,2 e 1,4, e che ciò vale anche per le ruote dei tricicli e delle biciclette; e concludono che si tratta di una generalizzazione senza peculiarità biologiche. Dal canto suo MAIORANA (1978) ha trovato rapporti di dimensioni costanti (1,3) in una serie di oggetti inanimati e conclude che in tali casi questi valori possono riflettere semplicemente qualcosa sulla nostra abilità percettiva; ritiene tuttavia che la dimostrazione che le costanti ecologiche sono effettivamente reali rappresenterebbe una base solida da cui investigare la natura delle interazioni competitive nelle comunità naturali.

La critica più ostile al rapporto Dyar-Hutchinson 1,3 viene da STRONG *et alii* (1979) e SIMBERLOFF e BOECKLEN (1981). Essi paragonano i rapporti di dimensione osservati per varie specie con quelli ottenuti dalla ipotesi nulla basata sull'estrazione casuale di specie da un insieme. Poiché i rapporti osservati e quelli previsti non risultano statisticamente diversi, gli autori pongono in dubbio la realtà della segregazione per dimensioni. Nel loro « *Santa Rosalia reconsidered* » in particolare SIMBERLOFF e BOECKLEN (1981) esaminano le due ipotesi formulate nei 20 anni successivi al 1959; secondo la prima c'è un minimo rapporto di dimensioni compatibile con la coesistenza di specie ecologicamente simili conviventi; per la seconda ipotesi tre o più specie ecologicamente simili conviventi tengono ad avere rapporti di misura costanti. I due autori ritengono che in natura la

regola 1,3 non è un modello, anzi probabilmente è da ritenersi una « *falsa pista* », e che esistono numerosi casi di specie di identica misura simpatiche e sintopiche. In ogni caso — affermano — la differenza costante di misure può non dipendere dalla competizione. E concludono che partendo dall'ipotesi che due specie differiscono in qualche modo, ipotesi vera, ed arrivando all'ipotesi che la competizione è la causa per cui due specie differiscono, si sbaglia metodo di approccio, in quanto la seconda ipotesi in questo caso non può essere smentita. A proposito dei risultati cui sono giunti Simberloff e Boecklen, BOECKLEN e NE SMITH (1985) precisano che essi sono solo di poco differenti se nel modello da essi utilizzato viene usata una distribuzione di tipo log normale invece di una log uniforme.

Dal canto suo WIENS (1982) ha mostrato che i dati sui rapporti di dimensioni tra specie coesistenti non confortano l'ipotesi della non sovrapposizione di nicchia; lo stesso autore nel 1984 ritiene poi che ci sia scarsa testimonianza del modello di distribuzione dimensionale dei membri di comunità. Infatti WIENS e ROTENBERRY (1981) hanno trovato rapporti di dimensioni del becco tra specie di uccelli di simili dimensioni variabili tra 1,03 e 3,19 e del peso variabili tra 1,12 e 3,97. DIAMOND (1986) però ritiene che buona parte della discussione sulla segregazione dimensionale sia inefficace in quanto tende a focalizzare casi selezionati senza esaminare esplicitamente le frequenze di questi casi nel complesso della fauna o chiedersi se tali frequenze siano più grandi di quelle attese dal caso. L'autore poi aggiunge che mentre Simberloff e Boecklen hanno criticato severamente Hutchinson per non avere effettuato un test statistico sulla segregazione dimensionale, Hutchinson nel 1959 aveva preso una precauzione che molti degli autori seguenti non presero. Egli aveva infatti analizzato specie congeneriche di Corixidi con cui aveva molta familiarità e che aveva osservato personalmente nella stessa pozza a Monte Pellegrino. Invece i numerosi test di segregazione per dimensioni sono stati effettuati da autori con scarsa dimestichezza della fauna analizzata e quindi non in grado di aggregare le specie in gruppi sintopici.

Il dibattito si è molto allargato anche perché uno degli esempi di Hutchinson erano i Fringuelli delle Galapagos (gen. *Geospiza*), oggetto di interesse da parte di molti ecologi teorici e ornitologi. Il rifiuto, attraverso il « *null-model* », da parte di STRONG *et alii* (1979) dell'ipotesi di una distribuzione non casuale delle dimensioni del becco di questi Fringuelli ha scatenato reazioni critiche di diversi autori (cfr. ad esempio GRANT e ABBOTT 1980, CASE 1983, COLWELL e WINKLER 1984, GRANT e SCHLUTER 1984, SCHOENER 1986 a). Essi criticano in sostanza il fatto che Strong e collaboratori non hanno tenuto conto che da specie che formano un insieme ecologicamente dissimile in vari parametri oltre le dimensioni non

sempre si attendono uguali differenze di dimensioni. Inoltre — sottolinea — l'ipotesi nulla assume che le specie esaminate abbiano uguali abilità dispersive, ma se abilità dispersive e dimensioni sono correlate, le comunità « *nulle* » costruite in modo appropriato avranno specie più simili fra loro di quelle ritrovate dal modello di STRONG *et alii* (1979). Infine, secondo EADIE *et alii* (1987) la costante di Hutchinson può semplicemente essere considerata un artefatto della distribuzione log normale delle dimensioni animali in natura: queste infatti sono log normalmente distribuite e la loro deviazione standard è inferiore all'unità.

La problematica del « *size-ratio* », che ha visto validi studiosi aspramente contrapposti fino ai giorni nostri, come si è visto, sfuma largamente in quella della competizione, nelle sue diverse sfaccettature, oggetto di dispute apparentemente insanabili.

LA COMPETIZIONE

Lotka, Volterra, Gause, Nicholson e Bailey sono i fondatori della teoria ecologica. I loro substrati culturali erano molto diversi, Lotka era un chimico, Volterra un matematico, Gause un biologo di laboratorio, Bailey un fisico coinvolto nei problemi matematici da Nicholson, l'unico di essi ad avere particolare interesse nelle popolazioni naturali ed esperienze con esse. Tutti e cinque condividevano l'opinione che la biologia, ed in particolare l'ecologia, avrebbero avuto una svolta decisiva se il loro approccio fosse divenuto più matematico (KAREIVA 1989). E questo passo era già iniziato con i primi modelli di Lotka-Volterra con cui l'ecologia passava da « *scienza verbosa e vaga a scienza precisa* » (SCHOENER 1986 b). La letteratura ecologica degli anni '50-'60 è stata dominata dal dibattito sui fattori dipendenti ed indipendenti dalla densità. Secondo la scuola di « *densità indipendente* » di ANDREWARTHA e BIRCH (1954) le interazioni biologiche sono fattori non importanti e non influenti la dimensione della popolazione, e la mortalità è il risultato diretto di vicissitudini climatiche. Secondo la scuola di « *densità dipendente* » di LACK (1954), NICHOLSON (1957), e HUTCHINSON (1959), invece la crescita di una popolazione è autoregolata ed i sistemi ecologici sono caratterizzati da forti interazioni interspecifiche. Non sembra esserci dubbio che il fiorire della teoria matematica stimolata in particolare da G. E. Hutchinson e Robert Mac Arthur abbia contribuito largamente a modificare certi concetti posti da Charles Elton, H. G. Andrewartha e Charles Birch. La teoria della comunità, basata sull'estrapolazione di Gause (1934) della teoria della popolazione malthusiana alle relazioni interspecifiche, è sostanzialmente basata sulle risorse e

quindi è « *densità dipendente* ». Secondo lo stesso HUTCHINSON (1975), guardando indietro la storia del concetto di competizione si possono distinguere tre fasi: nella prima, fino agli anni '20, molti ricercatori avevano idee equivalenti al concetto di esclusione competitiva, ma altri ne erano decisamente contrari. L'idea tuttavia suscitava scarso interesse. Nella seconda fase, tra gli anni '20 e i '40, ci furono dimostrazioni matematiche a proposito del rapporto tra competizione ed equilibrio della comunità. L'idea iniziava ad interessare molti studiosi e ad aprire un certo dibattito. Nella terza fase, dagli anni '40, l'idea di base subì modifiche ma diventò il corpo di una più ampia teoria. Questo tipo di storia è caratteristico di un tipo di sviluppo di una scienza che, secondo Hutchinson, è in buona salute. Esempi e contro-esempi correggono continuamente la teoria finché non esistono le basi ferme di nuovi eccitanti sviluppi, ciò che appunto capita di osservare oggi.

Per definizione, si ha *competizione interspecifica* quando individui di differenti specie conviventi sovrappongono le loro richieste di risorse alimentari e queste ultime sono in quantità (= disponibilità) limitata per la domanda eccessiva. La scarsità della risorsa dovrebbe far crescere la sovrapposizione tra le specie legate a quella risorsa e di conseguenza sarebbe la causa della competizione; tuttavia l'insufficiente quantità di risorsa potrebbe anche promuovere una diversificazione del tipo di risorsa richiesta, e di conseguenza la competizione sarebbe in tal modo evitata (WIENS 1983). Partendo dal principio di Lotka-Volterra, HUTCHINSON (1959) si era chiesto quanto possono essere simili due specie per sfruttare le stesse risorse senza entrare in competizione. Tra gli ecologi c'era un credo diffuso che la competizione interspecifica fosse il primo fattore limitante la diversità e che lavorando sui meccanismi delle interazioni competitive si sarebbe trovata la chiave per comprendere l'organizzazione della comunità. Tentativi di rispondere alla domanda di Hutchinson vennero da Mac ARTHUR e LEVINS (1967), LEVINS (1968), MAY e Mac ARTHUR (1972) e ABRAMS (1975), tra gli altri (ma cfr. anche SIMBERLOFF e BOECKLEN 1981). Nel 1968 Mac ARTHUR introduce un'alternativa all'equazione di competizione di Lotka-Volterra, assumendo che le risorse si rinnovano mentre sono consumate; HORN e Mac ARTHUR (1972) e SLATKIN (1974) introducono i modelli di popolazioni gerarchiche: ogni specie è suddivisa in sub-popolazioni che possono estinguersi, ma alcuni siti possono essere ricolonizzati da popolazioni vicine; popolazioni di due specie possono coesistere permanentemente su scala regionale ma non a livello locale all'interno della regione. Fluttuazioni spaziali e temporali e competizione, secondo ROUGHGARDEN (1975, 1978) sono la causa del modello spazio-temporale dell'abbondanza di una popolazione.

Fino agli anni '70 la maggior parte dei lavori su questo tema tratta delle conseguenze evolutive della competizione, sia intra che inter-specifica. In particolare la maggioranza dei ricercatori si chiede se le differenze morfologiche fra specie possono rappresentare il risultato dell'evoluzione di due specie che hanno sfruttato la stessa risorsa. L'estensione della nozione del coefficiente di competizione agli insieme multispecifici conduce, secondo BLONDEL (1986), alla costruzione di una teoria della struttura dei popolamenti basata sull'ipotesi della competizione. Da ciò nasce anche l'idea che quando una specie lascia il popolamento per una qualsiasi ragione, un'altra specie possa rimpiazzarla. In tutti questi anni pochissimi riferimenti sono fatti ad ipotesi alternative, come ad esempio che le specie, in assenza di interazioni fra loro, possano occupare un habitat per le proprie intrinseche necessità ecologiche, quasi indipendentemente una dall'altra (cfr. HALLA *et alii* 1980, ROTENBERRY e WIENS 1980, WIENS e ROTENBERRY 1981). Recentemente poi il noto concetto di « *compensazione di densità* » nelle isole è stato in un certo senso messo in crisi da BLONDEL *et alii* (1988), che hanno mostrato come in alcuni habitat arbustivi insulari mediterranei la crescita della densità delle specie non è accompagnata dalla diminuzione del numero di specie, ma anzi da un aumento rispetto ad analoghi habitat continentali.

Un grande merito delle idee espresse da Hutchinson è di aver provocato un grandissimo interesse verso i processi di competizione e lo sviluppo di una teoria della struttura della comunità o « *teoria classica della competizione* », i cui assunti essenziali, secondo CHESSON e CASE (1986), sono: 1) le caratteristiche della storia della vita delle specie possono essere riassunte dal tasso di crescita pro capite della popolazione; 2) nei modelli di crescita della popolazione possono essere usate le equazioni deterministiche; 3) l'ambiente è spazialmente omogeneo; 4) la competizione è la sola interazione biologica importante; 5) la coesistenza richiede un punto di equilibrio stabile.

La teoria sviluppata da Hutchinson e Mac Arthur si è basata sulla competizione interspecifica come regolatrice della comunità, determinante dei limiti di similarità tra specie ecologicamente simili conviventi e del numero di tali specie all'interno della comunità. Secondo SCHOENER (1974) la stessa interpretazione della teoria della nicchia è basata sull'ammissione di Gause che la competizione interspecifica nel passato ha causato una divergenza di nicchie, con differenze i cui risultati noi vediamo oggi. Prove della passata competizione sarebbero la compensazione di nicchia, la distribuzione delle risorse, ecc. Ma l'assunto che la passata competizione è la causa generale delle differenze tra le specie nella comunità ha scatenato le

critiche di molti autori, in particolare CONNELL (1980) che ha definito la teoria « *il fantasma del passato di competizione* ».

Mac ARTHUR nel 1972 esprimeva un'equilibrata opinione nella sua ultima opera, scrivendo: « *Not to become obsessed with our own methods and intellectual approaches to ecology, but to tolerate and encourage many different ways of research* ». Non si può certo asserire che questa opinione sia stata un punto di riferimento nel dibattito, spesso molto acceso, che ha avuto luogo sul paradigma della competizione. Un'idea di esso può averci leggendo il volume di *Annales Zoologici Fennici* del 1982, quello di *American Naturalist* del novembre 1983, la discussione approfondita di HAILA e JARVINEN (1983) o la raccolta di scritti di STRONG *et alii* (1984), ove in particolare si arriva a toni molto serrati negli articoli di CONNOR e SIMBERLOFF, di GILPIN e DIAMOND e nelle rispettive repliche.

L'esclusione competitiva è stata formulata in termini di: 1) similarità limitante (HUTCHINSON 1959, Mac ARTHUR e LEVINS 1967); 2) competizione diffusa (Mac ARTHUR 1972); 3) suddivisione delle risorse (SCHÖENER 1974 b); 4) assemblaggio delle specie (CODY 1975). STRONG *et alii* (1979) hanno usato l'ipotesi nulla per confutare la prova dell'esistenza di competizione, ma altri autori (cfr. GRANT e SCHLUTER 1984) osservano che la formulazione delle ipotesi nulle è stata inappropriata e ricostruiscono le ipotesi in modo differente, ottenendo risultati diversi, e soprattutto mostrando la possibile soggettività del metodo. D'altronde gli studi sulla competizione nell'ultimo decennio hanno rivelato che i meccanismi di competizione possono essere abbastanza diversi tra i diversi sistemi. Notevole importanza sembra avere la variabilità temporale dell'habitat, almeno nel caso delle comunità di sauri studiate da PIANKA (1975). Nelle comunità di roditori studiate da PRICE (1978) e da LEMEN (1978) è stata trovata una correlazione tra la dimensione corporea ed il microhabitat utilizzato, anziché la dimensione della preda, come ci si sarebbe atteso. Gli esperimenti di THOMPSON e LAWTON (1983) non hanno permesso di trovare alcuna relazione tra le dimensioni corporee, la morfologia e le abitudini alimentari (nel caso particolare le dimensioni dei semi) di passeriformi granivori svernanti. Paradossalmente essi hanno invece osservato una significativa correlazione positiva tra la sovrapposizione della dieta e la proporzione di tempo trascorso insieme dalle diverse specie durante il foraggiamento. Diversi esperimenti hanno poi dimostrato che i limiti ambientali della specie A in presenza di B spesso non rappresentano il limite della nicchia fondamentale di A, bensì il parametro ambientale (ad es. temperatura, luce, ecc.) in cui A viene eliminato da un competitore (predatore, patogeno, ecc.) (ROUGHARDEN e DIAMON 1986).

Dal canto suo UNDERWOOD (1986) ha effettuato una revisione di 95 articoli pubblicati su riviste ecologiche e ha concluso che la competizione così spesso invocata per spiegare la struttura di comunità, di fatto non è ben compresa, pur non essendo un'ipotesi da rigettare. Ha inoltre confermato che le interazioni competitive, come da molti sostenuto, possono essere indagate solo con esperimenti di manipolazione faunistica in natura, opinione in precedenza espressa anche da CONNELL (1983), da SCHOENER (1983) e da WIENS (1983) che hanno mostrato che qualche tipo di competizione viene rivelato da molti tests su esperimenti sul campo controllati.

Se da un lato sono noti effetti competitivi tra membri tassonomicamente diversi di gruppi (ad es. roditori, formiche e uccelli; grossi erbivori e cavallette; microbi, necrofagi, coleotteri e mosche; pesci planctofagi e uccelli; uccelli marini piscivori e uomo; uccelli nettariatori e insetti: ROUGH-GARDEN e DIAMOND 1986) ed alcuni autori accettano l'ipotesi delle interazioni competitive tra le specie, ma non l'ubiquità della competizione come processo che determina i modelli della struttura della comunità (WIENS 1983), dall'altro JAMES e BOECKLEN (1984), dopo uno studio ecologico-morfologico di una comunità di uccelli, concludono che le specie rispondono in modo indipendente alla distribuzione delle risorse, e che le proprietà della struttura della comunità non sono il risultato di meccanismi che possono essere osservati a livello di comunità. Essi addirittura sospettano, con ANDREWARTHA e BIRCH (1954), che le specie conducano vita indipendente e che una comunità di uccelli sia analoga all'associazione di piante di GLEASON (1926) « *non un organismo, neanche un'unità vegetazionale, ma puramente una coincidenza* », una collezione di specie che vivono insieme per convergenti motivi di spazio, tempo e necessità ambientali. Un concetto del tutto opposto a quello di Clements che vedeva la comunità come un'unità di specie saldamente delimitata, che non varia nel tempo, una sorta di superorganismo. Opposto anche a quello più recente di MAY (1981), che ritiene che le comunità reali non siano assemblate a caso, ma siano il prodotto di processi evolutivi; ma non di gran lunga distante da quello di WHITTAKER (1975) che vede la comunità come un concetto di convenienza che muta nello spazio e nel tempo, riflettendo le proprietà individuali delle specie che la compongono. La variabilità temporale nella composizione della comunità è stata, per inciso, lo stimolo per lo sviluppo della teoria biogeografica insulare formulata da Mac ARTHUR e WILSON (1963, 1967).

Nel 1983 WIENS pubblica un ampio e documentato articolo, provocatoriamente intitolato « *Avian community ecology: an iconoclastic view* » (l'iconoclastia era la dottrina che durante l'Impero bizantino, 8°-9° secolo, avversava il culto religioso e l'uso di immagini sacre, originando così con-

trasti religiosi e politici e lotte violente; figurativamente questo termine viene applicato a chi fomenta violenti polemiche e dissidi nei confronti di principi ritenuti fondamentali dalla opinione comune). In esso l'autore sottolinea l'importanza di altri fattori, oltre la competizione, come responsabili della struttura della comunità. Ad esempio la predazione può tenere i livelli di popolazione sotto quelli di competizione e permettere una sovrapposizione tra specie conviventi, incrementando la diversità. Il disturbo frequente degli ambienti può impedire il raggiungimento dell'equilibrio da parte della comunità e di conseguenza anche del modello atteso dalla teoria. Il disturbo crea ovvii mutamenti nella comunità attraverso le alterazioni di alcune caratteristiche dell'habitat. Certi disturbi sono più sottili, ma forse più importanti, creando disomogeneità negli ambienti e producendo un mosaico di differenti dimensioni ed età. In tal modo il sistema può mantenersi a lungo in non-equilibrio. Wiens inoltre sottolinea come modelli di comunità ritenuti veri possono essere semplici epifenomeni risultanti dagli attributi di individui o popolazioni o artefatti di campionamenti inappropriati o incompleti, e che molte delle nostre spiegazioni di processi sono più un mito che realtà. Egli infine ritiene che gli studi a breve termine non possano dirci molto sulle comunità, a meno che queste non siano in equilibrio; che non è possibile effettuare confronti tra osservazioni realizzate da differenti ricercatori con metodi diversi; e che certamente non possiamo attenderci di trovare modelli generali e onnipresenti processi nelle comunità, in particolare se i sistemi sono in non-equilibrio.

WIENS *et alii* (1986) sottolineano inoltre che alcune delle più forti e vivaci differenze di opinione sono dipese dalle differenze di scelta della scala spazio-temporale. Chi studia la dinamica a lungo termine di una particolare comunità in un singolo sito spesso raggiunge conclusioni molto diverse da chi ha condotto studi a breve termine di comunità simili in differenti siti distribuiti in una grande area. L'obiettivo dell'ecologia delle comunità è quello di tentare di spiegare la varietà e l'abbondanza di organismi in ogni luogo ed in ogni momento. Nessun luogo della terra è uguale ad un altro e nessuna specie è identica ad un'altra. Questa naturale varietà non implica che ciascuna comunità deve essere considerata come una di un genere o che un confronto tra comunità non rivelerà temi comuni nella loro composizione e nei processi che avvengono all'interno di essi (ROUGHGARDEN e DIAMOND 1986).

Non si può in definitiva non essere d'accordo con PONTIN (1982) quando sostiene che la competizione è l'argomento su cui è possibile fare più ipotesi e fornire meno dimostrazioni. Come sottolinea BLONDEL (1986)

tuttavia, il fatto che sia stato aperto un tale dibattito è in ogni caso il segno dell'evoluzione della maturità della disciplina scientifica oggetto del dibattito.

DIVERSITA' E STABILITA' DELLE COMUNITA'

Secondo un illuminato articolo di TAYLOR (1978), la diversità di Bates fu dualistica, di individui e di specie (« *un gran numero di specie, di cui poche sono molto comuni, molte sono rare nello stesso posto e nello stesso momento, e ciò in contrasto con la povertà di fauna di un altro luogo* »); la diversità di Williams è da ritenersi come una proprietà della popolazione multispecifica, corrispondente alla densità di una popolazione monospecifica; Taylor ritiene che fu Hutchinson a porsi nel 1959 la domanda giusta, come si è visto negli anni successivi, al momento giusto. Taylor ha parafrasato la domanda nel seguente modo: « *come è correlata la diversità batesiana alla biomassa e perché?* »; o anche « *come è correlata la diversità alla densità in una popolazione di molte specie e perché?* ». Quanto fosse importante la domanda di Hutchinson in quel momento è dimostrato dall'ampiezza del flusso di risposte che venne da moltissimi ricercatori. Essa tuttavia ha avuto anche un indesiderato effetto, cioè il proliferare di indici di diversità (TAYLOR 1978). Pochi di essi sono stati esaminati sistematicamente in relazione ai dati reali, molti sono caduti in disuso, fatto che secondo HURLBERT (1971) ha danneggiato la stessa credibilità degli indici.

Nel 1958 ELTON aveva ipotizzato che la diversità fosse la causa della stabilità di un sistema, riportando sei diverse prove circostanziali che sostenevano questa ipotesi: 1) i modelli matematici di sistemi ci mostrano come è difficile ottenere la stabilità numerica; 2) gli esperimenti di laboratorio di Gause sui protozoi confermano la difficoltà di ottenere la stabilità numerica in sistemi semplici; 3) le piccole isole sono molto più vulnerabili dei continenti all'invasione delle specie; 4) attacchi parassitari sono spesso osservati in terre coltivate o manomesse dall'uomo; 5) le foreste tropicali non hanno fluttuazioni di insetti come le foreste temperate; 6) i pesticidi hanno causato esplosioni demografiche attraverso l'eliminazione di predatori e parassiti dalle comunità di insetti di piante coltivate. Hutchinson e Mac Arthur successivamente hanno elevato questo concetto a teorema; essi hanno ritenuto che una maggiore complessità delle reti trofiche, aumentando la diversità, di conseguenza consentiva la crescita della stabilità.

Dal canto suo MAY (1973) ha proposto un concetto opposto: se le catene trofiche sono costruite a caso, nelle catene si trovano più specie e tra specie vi sono più anelli e maggiori interazioni trofiche, che in definitiva causano una perdita di stabilità. Se una comunità è molto diversificata,

è più difficile per una specie esterna stabilirvisi, senza distruggere l'iniziale stabilità. La stabilità probabilmente dipende da interazioni interspecifiche molto strutturate (cfr. tuttavia il riesame critico del modello da parte di LAWLOR 1978).

L'incremento della stabilità non è una conseguenza matematica della crescita della complessità, anzi è vero il contrario. Ecosistemi complessi possono essere più fragili in quanto si trovano in ambienti ove il disturbo è generalmente meno severo o più localizzato che negli ecosistemi più semplici (cfr. WOLDA 1978, MAY 1979). Secondo MAY (1981) l'incremento di stabilità può essere identificato con livelli di fluttuazioni di popolazioni relativamente bassi o con l'abilità a ritornare alla situazione precedente dopo una perturbazione, o semplicemente consistere nella persistenza del sistema. Egli però ritiene che ci sono esempi sia di sistemi naturali semplici sia di sistemi complessi non stabili. Un sistema stabile solo all'interno di uno spazio relativamente piccolo può essere chiamato « *dinamicamente fragile* »; esso collasserà alle prime perturbazioni importanti dell'ambiente o dei valori delle popolazioni. Se invece il parametro spazio è grande, il sistema è « *dinamicamente robusto* ». Un'ampia varietà di modelli matematici — scrive May — suggerisce che quando un sistema diventa più complesso (più specie e struttura più ricca), esso diviene dinamicamente fragile.

Tuttavia questo non significa che i sistemi più complessi appaiono meno stabili di quelli più semplici. Un sistema complesso in un ambiente con poche fluttuazioni casuali ed un sistema semplice in un ambiente con elevate fluttuazioni possono entrambi persistere, avendo ognuno proprietà di stabilità dinamica appropriate all'ambiente in cui si trovano. In breve, le conclusioni di May sono che un ambiente stabile può consentire l'esistenza di ecosistemi relativamente complessi e delicatamente bilanciati; un ambiente instabile preferibilmente ospiterà ecosistemi strutturalmente semplici e robusti; l'instabilità di tante monoculture in agricoltura si spiegherebbe non per la loro semplicità, bensì per la mancanza di ogni significativa storia di coevoluzioni con parassiti e patogeni. Una importante conclusione in merito è proprio che le perturbazioni imposte dall'uomo sono più traumatiche per i sistemi complessi che non per quelli semplici.

JANZEN (1976) alla domanda « *Why are there so many species of insects?* » risponde che la ricchezza specifica nel caso degli insetti si spiega con la gran quantità di produttività utilizzabile distribuita in maniera sufficientemente eterogenea da poter essere suddivisa per un gran numero di popolazioni di piccoli organismi. Egli quindi implicitamente crede al rapporto produttività/diversità. Proprio in merito a questo rapporto BROWN (1981) scrive che esso è stato più volte dimostrato; inoltre osserva che l'evapotraspirazione, una cruda stima della produttività, spiega più della metà della

produttività primaria in quanto incorpora gli effetti della disponibilità di temperatura e acqua nella fotosintesi, tuttavia ignora altri fattori come la chimica del suolo, che può avere grandi effetti sulla produttività delle piante e l'organizzazione della comunità.

La stabilità dell'equilibrio significa che il sistema ritorna all'equilibrio dopo ogni spostamento da esso. Per la teoria della comunità essa ha quattro importanti conseguenze (CHESSON e CASE 1986): 1) la comunità mostra scarsa tendenza a perdere specie nel tempo; la stabilità globale infatti implica che in assenza di perturbazioni esterne, non avverrà perdita di specie; 2) la comunità può riprendersi dagli eventi che causano un decremento di densità delle specie (verso il non-equilibrio); 3) la comunità può essere composta dall'immigrazione di specie esterne al sistema, in quanto le combinazioni di specie in grado di coesistere aumenteranno i loro valori di equilibrio; 4) poiché la comunità tende all'equilibrio, gli effetti delle passate abbondanze delle specie tendono a sparire.

Secondo PIMM (1984) un processo capace di spiegare molti fattori delle catene alimentari è la perdita di specie dai sistemi che mancano di densità in equilibrio dinamicamente stabile. Solo i sistemi con equilibrio stabile persistono a lungo. La condizione di stabilità coinvolge il criterio che le popolazioni che fluttuano meno sono quelle che persistono più facilmente; ampie fluttuazioni porteranno la densità a bassi livelli da cui esse avranno scarse possibilità di ripresa. CHESSON e WARNER (1981) ritengono che la fluttuazione stocastica nei tassi di natalità in un habitat con numero fisso di individui causa un vantaggio relativo alle specie più rare in quanto quelle più comuni in un habitat saturato non possono beneficiare di questa possibilità, mentre quelle più rare sì. Così le specie rare sono protette dall'estinzione e la diversità viene mantenuta. CHESSON (1986) ha mostrato come l'impatto qualitativo della fluttuazione ambientale dipende dagli aspetti quantitativi della storia naturale delle specie.

Il mantenimento di buone popolazioni di predatori può contribuire anche alla crescita della diversità delle specie-preda. Certi predatori sono stati definiti a questo proposito da PAINE (1966) « *keystone* », cioè chiavi di volta, in quanto la loro rimozione può causare un declino nella diversità delle specie-preda.

Il ritenere che le comunità biologiche siano in equilibrio è stato un dogma dell'ecologia moderna, che tuttavia sta lentamente perdendo concretezza. Dobbiamo ad Hutchinson la prima osservazione in merito, una teoria che ha ricevuto solo negli ultimi anni una certa attenzione. Nel 1961 egli aveva osservato che nei laghi coesistevano molte più specie di phytoplankton di quante si potessero spiegare con la teoria classica. Propose allora una teoria alternativa: se l'equilibrio implica che non ci possono es-

sere più specie della risorse disponibili, l'osservazione di più specie di quanto le risorse consentano implica che l'ipotesi dell'equilibrio deve essere sbagliata. La sua idea era che la mancanza di equilibrio, cioè delle condizioni necessarie perché le densità specifiche rimanessero costanti nel tempo, potesse essere una spiegazione della elevata diversità specifica. Naturalmente ove non c'è equilibrio risulta difficile parlare di comunità strutturata dai rapporti interspecifici competitivi.

Una proposta di riconsiderazione del problema, almeno sul piano teorico e propositivo, viene da WIENS (1984). Egli ritiene che le comunità naturali possono essere viste come lungo un gradiente di stati che vanno dal non-equilibrio all'equilibrio. Le comunità non-equilibrio sarebbero caratterizzate da una generale perdita delle interazioni biotiche e le specie risponderebbero alle variazioni ambientali indipendentemente una dall'altra. Gli habitat possono non essere saturati di individui e le specie essere sotto-rappresentate. Le popolazioni e le comunità possono essere più fortemente influenzate da agenti abiotici che non dalla abbondanza delle risorse e la dinamica delle popolazioni potrebbe essere governata da effetti largamente indipendenti dalla densità. Gli individui possono essere opportunisti e gli effetti stocastici ambientali sulla comunità possono essere di considerevole importanza, specialmente su scala locale. Equilibrio e non-equilibrio non sono mutualmente esclusi in una comunità, ma i poli opposti di un continuum di stati della comunità.

In particolare le comunità di uccelli pongono un problema. Alcune specie sono migratrici e mostrano vari gradi di fedeltà al sito riproduttivo e di svernamento. Ciò causa un flusso di individui in popolazioni locali, che modifica la struttura della comunità di un'area in un periodo di tempo relativamente breve (WIENS 1984). Tuttavia, in un confronto tra comunità di vertebrati (uccelli e rettili) e di artropodi (ragni) delle Bahamas, SCHOENER (1986 c) conclude che i vertebrati sono più regolari degli artropodi in molti aspetti. Hanno ad esempio relazioni specie/area o specie/habitat più evidenti, una frequenza di specie maggiormente prevedibile dall'area o dall'habitat, una maggiore crescita di individui con l'area, dimensioni di popolazioni e liste di specie meno variabili nel tempo; i vertebrati inoltre sembra colonizzino con maggiore prevedibilità e maggiore relazione con la dimensione dell'isola rispetto agli artropodi.

In una tale visione, certamente dinamica, delle comunità, la diversità fluttuerebbe nel tempo come il gradiente equilibrio-non equilibrio. L'insieme di interazioni che provocherebbero questo frequente passaggio da uno stato ad un altro prossimo ad esso dovrebbe certamente avere un'influenza sulla stabilità del sistema, in alcuni momenti chiuso, in altri disponibile all'insediamento di nuove specie e nuove popolazioni. Il concetto di

stabilità viene quindi visto non più in senso statico, ma dinamicamente correlato alla diversità.

BIBLIOGRAFIA

- ABRAMS P., 1975 — Limiting similarity and the form of the competition coefficient. — *Theor. Popul. Biol.*, 8, 356-375.
- ALATALO R. V., 1980 — Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage-gleaning passerines in northern Finland. — *Oecologia*, 45, 190-196.
- ANDREWARTHA H. G. e BIRCH L. C., 1954 — The distribution and abundance of animals. — *The University of Chicago Press*, Chicago and London.
- BLONDEL J., 1986 — Biogéographie évolutive. — *Masson*, Paris.
- BLONDEL J., CHESSEL D. e FROCHOT B., 1988 — Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in Mediterranean island habitats. — *Ecology*, 69, 1899-1917.
- BOECKLEN W. J. e NE SMITH C., 1985 — Hutchinsonian ratios and log-normal distributions. — *Evolution*, 39, 695-698.
- BROWN J. H., 1981 — Two decades of Homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. — *Amer. Zool.* 21, 877-888.
- CAROTHERS J. H., 1986 — Homage to Huxley: on the conceptual origin of minimum size ratios among competing species. — *Am. Nat.*, 128, 440-442.
- CASE T. J., 1983 — Sympatry and size similarity in *Cnemidophorus*. Pp. 297-325 in: Huey R. B., Pianka E. R. e Schoener T. W. (red.), *Lizard Ecology: studies of a model organism*. — *Harvard Univ. Press*, Cambridge, Mass.
- CHESSON P., 1986 — Environmental variation and the coexistence of species. Pp. 240-256 in: Diamond J. e Case T. J. (red.), *Community Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- CHESSON P. L. e CASE T. J., 1986 — Overview: Non equilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. Pp. 229-239 in: Diamond J. e Case T. J. (red.), *Community Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- CHESSON P. e WARNER R., 1981 — Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. — *Am. Nat.*, 117, 923-943.
- CODY M. L., 1978 — Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden. — *Ecol. Monogr.*, 48, 351-396.
- COLWELL R. K. e WINKLER D. W., 1984 — A null model in biogeography. Pp. 344-359 in: Strong D. R. jr., Simberloff D., Abele L. G. e Thistle A. B. (red.), *Ecological Communities: conceptual issues and the evidence*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- CONNELL J. H., 1980 — Diversity and the coevolution of competitors or the ghost of competition past. — *Oikos*, 35, 131-138.
- CONNELL J. H., 1983 — On the relative prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. — *Am. Nat.*, 122, 661-698.
- CONNOR E. F. e SIMBERLOFF D., 1984 — Neutral models of species co-occurrence patterns. Pp. 316-331 e 341-343 in: Strong D. R. jr., Simberloff D., Abele L. G. e Thistle A. B. (red.), *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- DIAMOND J., 1986 — Evolution and ecological segregation in the New Guinea montane

- avifauna. Pp. 98-125 in: Diamond J. e Case T. J. (red.), *Community Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- DIAMOND J. M., 1975 — Assembly of species communities. Pp. 342-444 in: Cody M. L. e Diamond J. M. (red.), *Ecology and Evolution of Communities*. — *Belknap Harvard Univ. Press*, Cambridge, Mass.
- EADIE J. McA., BROEKHOVEN L. e COLGAN P., 1987 — Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited. — *Am. Nat.*, 129, 1-17.
- ELTON C. S., 1927 — *Animal Ecology*. — *Sidgwick e Jackson*, London.
- ELTON C. S., 1958 — *The ecology and invasions by animals and plants*. — *Metheuen*, London.
- GAUSE G. F., 1934 — *The struggle for existence*. — *Hafner*, New York.
- GILPIN M. E., e DIAMOND J. M., 1984 — Are species co-occurrences on islands non-random, and are null-hypotheses useful in community ecology? Pp. 297-315 e 332-341 in: Strong D. R. jr., Simberloff D., Abele L. G. e Thistle A. B. (red.), *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- GLEASON H., 1926 — The individualistic concept of the plant association. — *Bull. Torrey Bot. Club*, 53, 1-20.
- GRANT P. e SCHLUTER D. 1984, — Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. Pp. 201-233 in: Strong D. R. jr., Simberloff D., Abele L. G. e Thistle A. B. (red.), *Ecological Communities: conceptual issues and the evidence*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- GRANT P. R. e ABBOTT I., 1980 — Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. — *Evolution*, 34, 332-341.
- GRANT P. R., 1968 — Bill size, body size and the ecological adaptations of bird species to the competitive situations on islands. — *Syst. Zool.*, 17, 319-333.
- HAILA Y. e JARVINEN O., 1983 — Landbird communities on a Finnish island: species impoverishment and abundance patterns. — *Oikos*, 41, 255-273.
- HAILA Y., JARVINEN O. e VAISANEN R. A., 1980 — Habitat distribution and species associations of land birds populations on the Åland Islands, SW Finland. — *Ann. Zool. Fennici*, 17, 87-106.
- HORN H. S. e Mac ARTHUR R., 1972 — Competitions among fugitive species in a harlequin environment. — *Ecology*, 53, 749-752.
- HORN H. S. e MAY R. M., 1977 — Limits to similarity among coexisting competitors. — *Nature*, 270, 660-661.
- HURLBERT S. H., 1971 — The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. — *Ecology*, 52, 577-586.
- HUTCHINSON G. E., 1947 — A note on the theory of competition between two social species. — *Ecology*, 28, 319-321.
- HUTCHINSON G. E., 1959 — Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? — *Am. Nat.*, 93, 145-159.
- HUTCHINSON G. E., 1961 — The paradox of the plankton. — *Am. Nat.*, 95, 137-145.
- HUTCHINSON G. E., 1975 — Variations on a theme by Robert Mac Arthur. Pp. 492-521 in: Cody M. L. e Diamond J. M. (red.), *Ecology and Evolution of Communities*. — *Belknap Harvard Univ. Press*, Cambridge, Mass.
- HUTCHINSON G. E. e Mac ARTHUR R. H., 1959 — A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. — *Am. Nat.*, 93, 117-125.
- JAMES F. C. e BOECKLEN W. J. 1984 — Interspecific morphological relationships and the densities of birds. Pp. 458-477 in: Strong D. R. jr., Simberloff D., Abele L. G.

- e Thistle A. B. (red.), *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- JANZEN D. H., 1976 — Why are there so many species of insects? — *Proc. XVth Int. Congr. Ent.*, 84-94.
- KAREIVA P., 1989 — Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. Pp. 68-88 in: Roughgarden J., May R. M. e Levin S. A. (red.), *Perspectives in Ecological theory*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- LACK D., 1954 — The natural regulation of animal numbers. — *Oxford Univ. Press*, Oxford.
- LAWLOR L. R., 1978 — A comment on randomly constructed model ecosystems. — *Am. Nat.*, 112, 445-447.
- LEMEN C., 1978 — Seed size selection in heteromyids, a second look. — *Oecologia*, 35, 13-19.
- LEVINS R., 1968 — Evolution in changing environments. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- MAC ARTHUR R., 1968 — Selection for life tables in periodic environments. — *Am. Nat.*, 102, 381-383.
- MAC ARTHUR R., 1972 — *Geographical Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- MAC ARTHUR R. H. e LEVINS R., 1967 — The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. — *Am. Nat.*, 101, 377-385.
- MAC ARTHUR R. H. e WILSON E. O., 1963 — An equilibrium theory of insular zoogeography. — *Evolution*, 17, 373-387.
- MAC ARTHUR R. H. e WILSON E. O., 1967 — The theory of Island Biogeography. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- MAIORANA V. C., 1978 — An explanation of ecological and developmental constants. — *Nature*, 273, 375-377.
- MAY R. M., 1973 — Stability and complexity in model ecosystems. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- MAY R. M., 1979 — Fluctuations in abundance of tropical insects. — *Nature*, 278, 505-507.
- MAY R. M., 1981 — Patterns in multi-species communities. Pp. 197-227 in: May R. M. (red.), *Theoretical Ecology*, 2^a ed. — *Blackwell Sc. Publ.*
- MAY R. M. e MAC ARTHUR R. H., 1972 — Niche overlap as a function of environmental variability. — *Proc. Natl. Acad. Sci. Usa*, 69, 1109-1113.
- NICHOLSON A. J., 1957 — The self-adjustment of populations to change. — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 153-172.
- PAINE R., 1966 — Food web complexity and species diversity. — *Am. Nat.*, 100, 65-75.
- PIANKA E. R., 1975 — Niche relations of desert lizards. Pp. 292-314 in: Cody M. L. e Diamond J. M. (red.), *Ecology and Evolution of Communities*. — *Belknap Harvard Univ. Press*, Cambridge, Mass.
- PIANKA E. R., 1981 — Competition and Niche theory. Pp. 167-196 in: MAY R. M. (red.), *Theoretical Ecology*, 2^a ed. — *Blackwell Sc. Publ.*
- PIMM S. L. 1984 — Food chains and return times. Pp. 397-412 in: Strong, D. R. jr., Simberloff D., Abele L. G. e Thistle A. B. (red.), *Ecological Communities: conceptual issues and the evidence*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- PONTIN A. J., 1982 — Competition and coexistence of species. — *Pitman Adv. Publ. Program*, London.
- PRESTON F. W., 1962 — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43, 185-215 e 410-432.
- PRINCE M., 1978 — Seed dispersion preferences of coexisting desert rodent species. — *J. Mammal.*, 56, 731-751.

- PULLIAM H. R., 1975 — Coexistence of sparrows: a test of community theory. — *Science*, 189, 474-476.
- ROTENBERRY J. T. e WIENS J. A., 1980 — Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. — *Ecology*, 61, 1228-1250.
- ROUGHGARDEN J., 1975 — Population dynamics in a stochastic environment: spectral theory for the linearized N-species Lotka-Volterra competition equations. — *Theor. Popul. Biol.*, 7, 1-12.
- ROUGHGARDEN J., 1978 — Influence of competition on patchiness in a random environment. — *Theor. Popul. Biol.*, 14, 185-203.
- ROUGHGARDEN J. e DIAMOND J., 1986 — Overview: the role of species interactions in community ecology. Pp. 333-343 in: Diamond J. e Case T. J. (red.), *Community Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- SCHOENER T. W., 1965 — The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. — *Evolution*, 19, 189-213.
- SCHOENER T. W., 1970 — Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. — *Ecology*, 51, 408-418.
- SCHOENER T. W., 1974 — Competition and the form of habitat shift. — *Theor. Popul. Biol.*, 6, 265-307.
- SCHOENER T. W., 1983 — Field experiments on interspecific competition. — *Am. Nat.*, 122, 240-285.
- SCHOENER T. W., 1986a — Resource partitioning. Pp. 91-126 in: Kikkawa J. e Anderson D. J. (2^a ed.), *Community Ecology: pattern and process*. — *Blackwell Sc. Publ.*
- SCHOENER T. W., 1986b — Overview: kinds of ecological communities. Ecology becomes pluralistic. Pp. 467-479 in: Diamond J. e Case T. J. (red.), *Community Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- SCHOENER T. W., 1986 c — Patterns in terrestrial Vertebrate versus Arthropod communities: do systematic differences in regularity exist? Pp. 556-586 in Diamond J. e Case T. J. (red.), *Community Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- SIMBERLOFF D. e BOECKLEN W., 1981 — Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. — *Evolution*, 35, 1206-1228.
- SLATKIN M., 1974 — Competition and regional coexistence. — *Ecology*, 55, 128-134.
- STRONG D. R., SZYSKA L. A. e SIMBERLOFF D., 1979 — Test of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33, 897-913.
- STRONG D. R. jr., SIMBERLOFF D., ABELE L. G. e THISTLE A. B. (red.), 1984 — Ecological communities: conceptual issues and the evidence. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- TAYLOR L. R., 1978 — Bates, Williams, Hutchinson — a variety of diversities. Pp. 1-18 in: Mound L. A. e Waloff N. (red.), *Diversity of Insect Faunas*. — *Blackwell Sc. Publ.*
- TERBORGH J., 1983 — Five New World Primates. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- THOMPSON P. M. e LAWTON J. H., 1983 — Seed size diversity and interspecific competition. — *Ornis Scand.*, 14, 327-336.
- UNDERWOOD T., 1986 — The analysis of competition by field experiments. Pp. 240-268 in: Kikkawa J. e Anderson D. J. (red.), *Community Ecology: pattern and process*. — *Blackwell Sc. Publ.*
- WHITTAKER R. H., 1975 — *Communities and Ecosystems*. 2^a ed. — *Macmillan*, New York.
- WIENS J. A. 1982 — On size ratios and sequences in ecological communities: are there no rules? — *Ann. Zool. Fennici*, 19, 297-308.

- WIENS J. A., 1983 — Avian community ecology: an iconoclastic view. Pp. 355-403 in Brush A. H. e Clark G. A. jr. (red.), *Perspectives in Ornithology*. — *Cambridge Univ. Press*, Cambridge, Mass.
- WIENS J. A., 1984 — On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. Pp. 439-457 in: Strong D. R. jr., Simberloff D., Abele L. G. e Thistle A. B. (red.), *Ecological Communities: conceptual issues and the evidence*. — *Princeton Univ. Press*, Princeton, N. J.
- WIENS J. A., ADDICOTT J. F., CASE T. J. e DIAMOND J., 1986 — Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. Pp. 145-153 in: Diamond J. e Case T. J. (red.), *Community Ecology*. — *Harper & Row*, New York.
- WIENS J. A. e ROTENBERRY J. T., 1981 — Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. — *Ecol. Monogr.*, 51, 21-41.
- WOLDA H., 1978 — Fluctuations in abundance of tropical insects. — *Am. Nat.*, 112, 1017-1045.

Indirizzo dell'autore. — B. MASSA, Istituto di Zoologia, Via Archirafi, 18 - 90123 Palermo (I).