

COMPETIZIONE E COOPERAZIONE NELLE STORIE VITALI DEGLI ORGANISMI MARINI

Nota del s.c. GIORGIO BAVESTRELLO (*)

(Adunanza del 25 maggio 2017)

SUNTO. – Le interazioni biotiche dirette e indirette che guidano la struttura della comunità possono essere positive, aumentando la fitness di entrambi i partner o negative, aumentando l'idoneità di uno solo dei partner. L'interazione tra i partner può produrre un'integrazione tra loro, dando così origine a un'associazione definita come simbiosi, con parassitismo e mutualismo ai due estremi di un continuum simbiotico. In passato, le interazioni competitive sono state considerate più diffuse all'interno delle comunità e responsabili della loro struttura. Al contrario, le interazioni cooperative sono state principalmente avvicinate con un approccio descrittivo spesso considerate al livello di curiosità biologiche. Sia il parassitismo che il mutualismo possono evolversi da un'interazione commensale a seconda del contesto ecologico e avere un ruolo diverso nel promuovere l'evoluzione. A sua volta, il commensalismo può evolversi dall'epibiosi, un fenomeno diffuso nell'ambiente bentonico marino in cui l'elevata competizione promuove la sovra-crescita degli organismi. Pertanto l'epibiosi è il punto di partenza per l'evoluzione di diversi tipi di interazioni che portano a un ulteriore aumento della biodiversità.

ABSTRACT. – Direct and indirect biotic interactions driving community structure, can be positive, increasing the fitness of both partners, or negative, increasing the fitness of only one of the participant to the interaction. Moreover, both partners may produce an integration among them, thus giving rise to an association defined as symbiosis, with parasitism and mutualism as the two extremes of a symbiotic continuum. In the past, negative interactions have been considered more widespread within communities and responsible for most of their structures. By contrast, cooperative interactions have

(*) Dipartimento di Scienze della Terra, dell'Ambiente e della Vita, Università degli Studi di Genova, Italy. E-mail: giorgio.bavestrello@gmail.com

mainly approached with a descriptive aspect. Both parasitism and mutualism can evolve from a commensal interaction depending from the ecological context and have a different role in promoting evolution. In turn commensalism can evolve from epibiosis, a widespread phenomenon in marine benthic environment where the high spatial competition promotes the overgrowth of organisms. Therefore, epibiosis is the starting point for further evolution of different kind of interactions leading to an increasing of biodiversity.

1) INTRODUZIONE: RAPPORTI ANTAGONISTICI

...un mondo dove la Vita uccide la Vita, mangia la Vita...
Oriana Fallaci, La forza della Ragione

Il 22 Novembre 1859 veniva stampata a Londra, per i tipi dell'editore John Murray, un' opera destinata a segnare una svolta nell'ambito del pensiero biologico. Il volume intitolato "*On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*" era l'opera matura di un ormai celebre naturalista inglese, Charles Robert Darwin, nella quale era descritta, corredata di un'ampia esemplificazione, quella che da lì a pochi anni sarebbe stata chiamata la teoria dell'evoluzione.

Darwin aveva elaborato la sua idea di origine delle specie basandola su due pilastri: la mutazione, apportatrice di variabilità casuale negli organismi, che tante conferme avrebbe avute un secolo dopo, grazie alla descrizione della struttura del DNA, e la selezione naturale. Questo ultimo elemento rappresentava probabilmente la novità più interessante del pensiero darwiniano che, in questo modo, aveva trovato l'agente in grado di indirizzare il corso del cammino evolutivo, favorendo gli individui più adatti ad affrontare le contingenze di un ambiente continuamente mutevole. Che Darwin stesso ponesse particolare attenzione su questo punto è evidenziato dal titolo stesso dell'opera, nel quale figurano esplicitamente la selezione naturale (*natural selection*) e la lotta per la sopravvivenza (*struggle for life*). In un ambiente reso competitivo dalla limitatezza delle risorse (è noto che Darwin fu molto colpito dal celebre "*An Essay on Principle of population*" che Thomas Malthus aveva pubblicato sessanta anni prima), ogni organismo si trova impegnato in una continua gara che premia i più adeguati ad ottenere cibo, a sfuggire ai predatori, a conquistarsi uno spazio, a riprodursi. Da allora, i rapporti antagonistici, sia a nivel-

lo inter sia intra specifico, sono stati la chiave di lettura delle interazioni biotiche all'interno degli ecosistemi.

La lotta per la sopravvivenza è un concetto piuttosto generico che racchiude in sé diverse tipologie di fenomeni che sono state chiarite nel corso del secolo successivo tramite lo sviluppo di nuove discipline scientifiche. L'approccio ecologico moderno è nato dalla scoperta che le relazioni che legano gli organismi possono essere interpretate in chiave trofica (categorie trofiche, catene trofiche, reti trofiche...). In fondo, i celebri flussi di materia e di energia nascondono, sotto l'asettica forma del computo ragionieristico, la cruda realtà del "chi mangia chi". I rapporti tra prede e predatori hanno così colpito l'immaginazione del mondo scientifico che i primi approcci all'ecologia matematica sono stati tentati proprio in quest'ambito tramite il celebre modello, indipendentemente messo a punto da Alfred Lotka e Vito Volterra nel periodo tra le due guerre mondiali (Volterra, 1931).

D'altra parte, già Darwin aveva posto in luce che esistono numerose interazioni non trofiche, ad esempio quelle sessuali, che possono notevolmente influire sui processi evolutivi. Queste argomentazioni furono ampiamente descritte nella sua opera più discussa "*Descent of man*" pubblicato nel 1871 dal solito John Murray. In seguito, l'ecologia del comportamento e lo studio dello sviluppo delle comunità hanno messo in relazione un'ampia serie di rapporti competitivi sia di tipo intra che interspecifico legati alla possibilità di accesso a diversi tipi di risorse (cibo, spazio, partner sessuale).

Più recentemente, l'idea di competizione è stata applicata con successo addirittura a livello cellulare, come nel caso delle interazioni tra neuroni nella costruzione di reti neurali (Kohonen, 2001) o in quello della competizione spermatica nella fecondazione dell'uovo (Wedell *et al.*, 2002).

In particolare, nell'ambito dell'ecologia del benthos marino, la competizione spaziale è considerata, almeno relativamente agli ambienti non stressati da fattori fisici, la chiave di volta della chiarificazione dei fenomeni che portano allo sviluppo di una comunità matura. Spugne, coralli e briozoi, organismi apparentemente inermi, lottano tenacemente per lo spazio con un'intensità che progressivamente aumenta con l'aumentare della biodiversità ambientale. Soprattutto per quanto riguarda i substrati rocciosi, già dagli anni 60 è apparso chiaro che, in acque superficiali, coperture del fondale superiori al 100% rappresentano la norma a qualunque latitudine.

2) EPIBIOSI

Noli me tangere!
Gv 20, 17

In numerosi ambienti non solo marini, una delle soluzioni più sorprendenti al problema della competizione spaziale è quella dell'epibiosi, nella quale alcuni organismi utilizzano il corpo di un ospite come substrato.

Questa strategia è particolarmente efficace perché numerosi organismi sono protetti da esoscheletri duri, più o meno mineralizzati, come le conchiglie dei molluschi, il carapace di numerosi artropodi, i tubi dei policheti, i coralliti delle madrepore, sui quali gli epibionti possono insediarsi riducendo al minimo le interazioni con l'ospite.

In molti casi, questa strategia apre alle specie epibionti imprevedibili opportunità come l'occupazione dei fondi mobili da parte di specie tipiche di fondi duri o quella di sfruttare le possibilità offerte da un substrato in movimento o comunque vivente. Sui fondali antartici incoerenti una ricca comunità, caratterizzata da poriferi, idrozoi e gorgonie, vive come epibionte delle conchiglie del comune pettine *Adamussium colbecki* o sugli aculei del riccio *Cidaris* sp. Per i filtratori passivi, come i poriferi, la vita sulle conchiglie dei bivalvi è particolarmente interessante per la possibilità di sfruttare le correnti indotte dall'attività dell'ospite (Cerrano *et al.*, 2006). Un altro esempio riguarda una comunità di idrozoi che riesce a vivere sui fanghi batiali del Mediterraneo a profondità superiori a 1000 m, insediandosi sulla faccia inferiore dell'esoscheletro del granchio di profondità *Geryon longipes*. In questa posizione i polipi degli idrozoi possono sfruttare le particelle organiche risospese dal movimento delle appendici del granchio (Di Camillo *et al.*, 2007).

Bisogna comunque notare che, se l'epibiosi apre nuove prospettive per la vita dell'epibionte, non è detto che avvantaggi anche l'ospite. Ad esempio, quando le conchiglie di *Adamussium* sono ricoperte da un popolamento troppo ricco, perdono le loro capacità di spostamento attuato tramite i movimenti delle valve (clapping) e divengono facili prede delle voraci stelle di mare antartiche (Cerrano *et al.*, 2006).

Un fenomeno ancora più complesso riguarda l'insediamento degli epibionti direttamente sui tessuti dell'ospite, provocando la reattività cellulare degli stessi. Sappiamo, infatti, che gli organismi del benthos lottano strenuamente per evitare l'insediamento di epibionti sui loro tessuti viventi. Il loro armamentario non è per nulla convenzionale e si compone

di vari tipi di armi meccaniche e, soprattutto, chimiche che possono essere specificamente iniettate nei tessuti del competitore (come nel caso delle nematocisti degli cnidari) (Mariscal, 1974) o più genericamente liberate nell'ambiente circostante (Gerhart *et al.*, 1988). Nell'ultimo decennio le scoperte dell'ecologia chimica hanno mostrato un campionario sterminato di queste molecole prodotte dal metabolismo secondario degli organismi marini, che vengono utilizzate come sostanze di difesa contro l'epibiosi, dimostrando ancora una volta come queste relazioni abbiano una base antagonistica.

D'altra parte, se un ipotetico epibionte evolve una qualche forma di resistenza nei confronti di alcune di queste sostanze antifouling, gli si apre improvvisamente la possibilità di occupare una nuova nicchia ecologica a bassissima competizione interspecifica. E' evidente che questa possibilità è stimolata da una lunga vicinanza tra ospite ed epibionte, suggerendo che in ambienti estremamente diversificati, dove gli organismi sono costretti a vivere strettamente addossati, si sviluppino fenomeni di resistenza chimica che possono essere alla base di più specifiche interazioni.

Bisogna notare in questo senso, come la possibilità della vita epibionte abbia, in alcuni gruppi, dato origine ad imponenti fenomeni di speciazione: è il caso degli idrozoi dove, intere famiglie o interi generi, composti da numerose specie, si sono evolute con uno stile di vita epibiontico in relazione a diversi gruppi di ospiti (la famiglia Hydractiniidae è specializzata per la vita sui gasteropodi, la famiglia Zancleidae vive quasi esclusivamente sui briozoi, il genere *Proboscidactyla* sul bordo dei tubi dei policheti, il genere *Sarsia* è epibionte di poriferi, il genere *Ralpharia* vive esclusivamente su ottocoralli, il genere *Eugymnanthea* sulle branchie dei bivalvi (*e.g.* Puce *et al.*, 2005).

3) DALLA COMPETIZIONE ALLA COOPERAZIONE

*“parte di quella forza
che sempre vuole il male
e sempre il bene crea”*
Goethe, Faust

Uno degli apici evolutivi dell'epibiosi antagonistica è alla base dello stile di vita di alcuni cnidari parassiti (generi *Gerardia*, *Alcyonium*, *Parazoanthus*) che ricoprono lo scheletro di vari coralli arborescenti dopo

averli progressivamente uccisi. La biologia di *Gerardia savaglia* del Mediterraneo è ancora poco conosciuta: quando la larva riesce ad insediarsi su una gorgonia, probabilmente in una piccola regione per qualche motivo privata del cenenchima vivente, comincia a crescere e contemporaneamente a produrre sostanze che uccidono i polipi della gorgonia nelle immediate vicinanze. Sul terreno così liberato, lo zoantideo cresce con una velocità che gli permette di eliminare definitivamente l'ospite nel giro di qualche anno. A questo punto *Gerardia* comincia a deporre sullo scheletro assile della gorgonia un suo proprio scheletro che irrobustisce quello preesistente e, contemporaneamente, inizia a riprodursi.

Altre specie di zoantidei tropicali del genere *Parazoanthus* hanno una strategia simile a quella di *Gerardia*. Questi polipi uccidono e ricoprono i coralli neri nei mari indonesiani ma, almeno nel rapporto con l'idrozoa tropicale *Plumularia habereri*, l'interazione dà origine ad un risultato inatteso. Anche in questo caso, lo zoantideo si insedia sul tronco dell'ospite e comincia a crescere ricoprendolo, ma non vengono mai attaccati i rami secondari su cui si trovano i polipi dell'idrozoa. Quest'ultimo, d'altra parte, reagisce crescendo in altezza e aumentando progressivamente il diametro del tronco e dei rami. Quindi, mentre *Plumularia* in condizioni normali è una piccola colonia di alcuni centimetri di altezza, quando è ricoperta dall'epibionte diventa un enorme ventaglio di un metro, nel quale lo zoantideo occupa i rami principali mentre i rami laterali secondari rimangono occupati dai polipi dell'idrozoa. L'associazione così composta aumenta enormemente, per entrambi i partners, la possibilità di ottenere cibo incrementando le dimensioni dell'area filtrante e contemporaneamente allontanandola dal substrato.

Questo caso è particolarmente significativo perché indica chiaramente come l'epibiosi possa evolvere in un rapporto cooperativo che risulta in una serie di proprietà emergenti, imprevedibili a partire da quelle dei due partners. Indica, inoltre, una possibile via filogenetica per lo stabilirsi di associazioni mutualistiche: la competizione per il substrato, risultante da un'elevata biodiversità, induce l'evoluzione di una resistenza alle difese chimiche di un organismo ospite da parte di un altro che risulta in un caso di epibiosi antagonistica. Da questa interazione può svilupparsi una simbiosi mutualistica con produzione di nuove proprietà da parte dei due organismi associati. E' evidente come i meccanismi regolativi di questi rapporti devono essere ricercati a livello di interazioni chimiche e cellulari tra i due organismi partecipanti all'associazione.

4) COOPERAZIONE: PROPRIETÀ EMERGENTI

*“Più nulla temo con te sotto al braccio,
perciò lancio al mio secolo la sfida”*
Schiller

Dunque, i rapporti antagonisti legati alla competizione spaziale portano, talvolta, a risultati inattesi, quando i due partners non solo evitano vicendevolmente di uccidersi, ma dalla loro unione sorge un nuovo super-organismo con nuove proprietà imprevedute rispetto a quelle dei due organismi isolatamente considerati.

Uno dei casi meglio studiati riguarda la relazione che si instaura tra numerose specie di briozoi e gli idrozoi del genere *Zanlea*. È stato dimostrato sperimentalmente che nelle barriere coralline caraibiche il briozoo isolato è molto meno competitivo dell'associazione idroide-briozoo. I polipi, tramite le loro batterie di nematocisti, difendono il briozoo che può evitare la predazione e lottare più efficacemente per il substrato, diffondendosi più rapidamente e formando più colonie di dimensioni maggiori (Ostman & Haugsness, 1981).

Un altro caso è stato osservato nelle straordinarie barriere coralline dell'arcipelago indonesiano e riguarda la spugna *Mycale vansoesti* che vive in simbiosi con una macroalga corallinacea del genere *Amphiroa*. La spugna non è mai stata raccolta senza l'alga associata, mentre l'alga vive comunemente tra i coralli dove forma piccoli cuscinetti emisferici. Su questi ciuffi si insedia la larva della spugna che inizia a crescere forzando lo sviluppo stesso dell'alga che perde completamente la sua tipica struttura, ramificandosi all'interno dei tessuti dell'ospite fino a costituirne lo scheletro tridimensionale. La spugna utilizza, quindi, l'alga come struttura di sostegno e, d'altra parte, l'alga all'interno della spugna aumenta notevolmente le sue dimensioni; inoltre, i due partners uniti hanno una distribuzione batimetrica molto più ampia di quella dell'alga isolata. È probabile che l'armamentario chimico della spugna permetta all'associazione di resistere efficacemente in ambienti ad elevata competitività dove l'alga isolata soccomberebbe (Calcinai *et al.*, 2006). È evidente che questa maggiore competitività, ottenuta dall'insieme dei partners, tende a selezionare gli organismi più predisposti a cooperare stabilizzando, da un punto di vista evolutivo, il rapporto.

Sono stati osservati casi nei quali i fenomeni cooperativi determi-

nano la distribuzione geografica degli organismi coinvolti. Ad esempio, una piccola gorgonia caraibica, *Carijoa riisei*, tipica del fouling delle imbarcazioni, è diventata una specie invasiva in numerose scogliere coralline del Pacifico dove è stata trasportata insediata sulla carena delle navi. E' notevole il fatto che una spugna conosciuta esclusivamente per i Caraibi, sia diventata comune anche nel Pacifico dove si trova stabilmente in associazione con *Carijoa*. E' suggestivo pensare che questa spugna abbia viaggiato attorno al mondo in associazione con la gorgonia che ricopre difendendola dai predatori e dalla quale viene sostenuta (Calcinai *et al.*, 2004).

5) ENDOSIMBIOSI

*“Ossia non è cambiato il dentro,
quello che prima era il fuori in cui nuotavo sotto il sole,
e in cui nuoto, nel buio, anche adesso che sta dentro”*
Calvino, *Ti con zero*

Per alcuni aspetti l'endosimbiosi presenta tratti ancor più impressionanti. In ambiente marino questo fenomeno -microalghe o batteri che vivono intra- o intercellularmente all'interno del corpo dei metazoi - è incredibilmente diffuso e rappresenta la base nella strutturazione di alcuni dei più biodiversificati ecosistemi al mondo.

Probabilmente, il fenomeno endosimbiotico marino più noto riguarda la convivenza di un gruppo di microalghe, le zooxantelle, con numerosi organismi del benthos, in particolare i coralli costruttori di barriere. Il fenomeno non è ancora del tutto chiarito, ma è certo che le sostanze prodotte dalla fotosintesi delle alghe rappresentino il principale apporto trofico per i coralli che, in questo modo, possono prosperare costruendo imponenti strutture carbonatiche. Si tratta di una relazione ideale, che totalmente sfugge alla logica del “chi mangia chi”, le zooxantelle, infatti, attuano la fotosintesi all'interno delle cellule dell'ospite utilizzando i cataboliti azotati quale fonte di nutrienti, mentre l'ospite utilizza direttamente gli essudati prodotti dalle alghe. La descrizione di questo meccanismo ha permesso di chiarire il paradosso delle barriere coralline che presentano un elevatissima produzione in alcune delle aree marine più oligotrofiche del mondo (Muscatine & Cernichiari, 1969).

L'altra faccia della medaglia risiede nel fatto che un meccanismo così sofisticato è estremamente fragile: i recenti bleaching verificatesi in alcune delle più importanti barriere coralline del mondo sono l'effetto più drammatico della rottura dell'equilibrio che regola il rapporto simbiotico. Durante questi fenomeni, a causa di cambiamenti ambientali, i polipi del corallo espellono i simbionti diventando, in questo modo, bianchi (to bleach = candeggiare). Normalmente, i polipi non sopravvivono all'espulsione dei propri simbionti causando gravi crisi alla stabilità delle barriere coralline (Brown, 1997).

Meno conosciuti sono altri casi di endosimbiosi che legano organismi procarioti, alghe azzurre e batteri, con la maggior parte delle specie di spugne. Tali relazioni sono talmente importanti che spesso la biomassa batterica presente in una spugna è superiore a quella dello stesso ospite (Taylor *et al.*, 2004). Ha fatto epoca, nell'ultima parte del secolo scorso, la scoperta che i lunghi pogonofori che rappresentano il più caratteristico elemento delle sorgenti calde abissali scoperte in molte regioni del mondo, hanno perso l'apparato digerente e si nutrono grazie a popolazioni di batteri chemiosintetici che vivono al loro interno.

Le relazioni tra simbionti ed ospiti sono estremamente complesse, con impressionanti fenomeni di integrazione genetica e metabolica che portano alla produzione di molecole sintetizzate in collaborazione da entrambi i partners (Stat *et al.*, 2006). D'altra parte, è ormai nota da lungo tempo e sempre più convincente, l'idea che la stessa origine della cellula eucariotica sia derivata da una interazione simbiotica tra diversi organismi procarioti (Margulis, 1993).

In particolare, bisogna notare che anche l'endosimbiosi nasce da meccanismi antagonistici legati alla predazione. Le larve di numerosi coralli costruttori nascono prive di zooxantelle che vengono ingerite dalla larva durante le prime fasi dello sviluppo. A questo punto, insorge però un meccanismo di riconoscimento tra il gastroderma della larva e l'alga unicellulare che, invece di essere digerita, viene incorporata nei tessuti dell'ospite dove, dopo una modificazione strutturale, inizia ad integrare il proprio metabolismo con quello della madrepora.

Anche in questo caso, quindi, un fenomeno "micro predatorio" evolve in un rapporto cooperativo, e questo tipo di eventi, accaduti indipendentemente più volte, potrebbero aver rappresentato alcune delle tappe fondamentali della storia della vita sulla terra.

6) EFFETTI

*“Come tutto s’intesse nel gran Tutto
e ogni cosa nell’altra opera e vive!”*
Goethe, Faust

A livello della comunità, il principale effetto dei fenomeni dell’epibiosi e dell’endobiosi é un aumento della biodiversità grazie ad un sostanziale aumento dell’eterogeneità spaziale e delle possibili interazioni. Queste relazioni non si limitano all’utilizzo di un particolare substrato a bassa competizione, ma hanno la caratteristica multidimensionalità delle nicchie ecologiche in cui l’interazione rappresenta lo spazio biologico in cui si svolge l’intera storia vitale di un organismo (insediamento, sviluppo, alimentazione, riproduzione).

Gli eventi spiciativi sono forzati dalle relazioni producendo organismi adattati, da un punto di vista sia morfologico sia fisiologico e comportamentale, alla morfologia, fisiologia e comportamento dell’ospite. In acque tropicali, praticamente ogni specie di gorgonia, di attinia e di corallo nero presenta crostacei decapodi (granchi o gamberi) adattati alla vita tra i polipi. Alcuni gamberetti vivono sui coralli neri assumendo esattamente il colore dei polipi e i piccoli granchi della famiglia Majidae vivono sugli stessi coralli, hanno una morfologia particolarmente mimetica, ma sanno anche staccare i polipi del corallo trapiantandosi sul carapace e fissandoli tramite appositi peli uncinati. Gli anfipodi caprellidi che vivono in Mediterraneo sugli idroidi del genere *Eudendrium* non sanno catturare prede direttamente, mentre sono abilissimi ad aprire, senza danneggiarli, gli stomaci dei polipi per estrarre le prede da essi catturate grazie alle nematocisti dei tentacoli. E’ stato recentemente dimostrato che questa infinita teoria di crostacei che popolano le differenti specie di cnidari migliora la sopravvivenza dei loro ospiti eliminando i sedimenti che si depositano sulle colonie (Stewart *et al.*, 2006).

Una simile chiave di lettura può essere applicata al caso, particolarmente eclatante, della formazione delle scogliere da parte dei coralli costruttori. E’ noto che i rapporti simbiote/ospite hanno una diretta influenza sulla precipitazione del carbonato che, poi, le singole specie di coralli modellano in accordo con la morfologia tipica di ogni specie. I coralli agiscono, quindi, come *ecosystem engineers*, organismi in grado di modificare l’ambiente attraverso le proprie strutture fisiche come

tessuti o scheletri vivi o morti in modo da creare habitat per altri organismi che sono in grado di vivere sia su di essi sia dentro ad essi (Jones *et al.* 1994). Il risultato dell'interazione tra coralli e alghe determina, in questo modo, uno dei più biodiversificati ecosistemi del mondo.

Quindi, l'effetto più impressionante delle relazioni simbiotiche in tutta la loro gamma, che va dalla competizione alla cooperazione, è quello dell'autocatalisi della biodiversità che, seguendo una geometria frattale, rimane autosimile al variare di scala: ogni organismo serve da substrato per epibionti più piccoli, a loro volta colonizzati da altri epibionti in una continua riduzione di taglia il cui limite raggiunge quello dell'organizzazione vitale. Lo studio delle comunità microscopiche con l'uso della microscopia elettronica ha dimostrato che sulle colonie di piccoli metazoi coloniali, come gli idrozoi, prosperano foreste di diatomee arborescenti tra le quali vivono diatomee sessili e negli spazi tra queste si osservano distese di batteri. Recentemente, è stata dimostrata l'importanza dei virus nell'ecologia degli ecosistemi marini (Danovaro & Serresi, 2000).

Quanto detto potrebbe rappresentare una nuova prospettiva per la comprensione dei sistemi viventi. Le relazioni tra gli organismi sono interpretabili solo in prima approssimazione sulla base di reti trofiche. Certo, i flussi di materia e di energia lungo le reti trofiche rappresentano lo scheletro dei sistemi ecologici, ma tali reti devono essere immaginate come intersecate da un'altra rete, una rete di relazioni "non trofiche", simbiotiche in senso generale, nelle quali la competizione e la cooperazione operano a diversi livelli (Montoya *et al.*, 2006).

Le reti simbiotiche rappresentano, rispetto alle reti trofiche, un potente sistema di regolazione in grado di modulare ogni rapporto tra organismi, aumentando la biodiversità, inducendo la speciazione, migliorando la convivenza, incrementando l'efficienza della ciclizzazione della materia e rappresentando una delle principali sorgenti di novità macroevolutive nella storia della vita.

BIBLIOGRAFIA

- Brown BE (1997) Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reef*, 16: 129-138.
 Calcinaï B, Bavestrello G, Cerrano C (2004) Dispersal and association of two alien species in the Indonesian coral reefs: the octocoral *Carijoa riisei* and the demosponge *Desmapsamma anchorata*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 84: 937-941.
 Calcinaï B, Cerrano C, Totti C, Romagnoli T, Bavestrello G (2006) Symbiosis of Mycale

- (Mycale) *vansoesti* sp. nov. (Porifera, Demospongiae) with a coralline alga from North Sulawesi (Indonesia). *Invertebrate Biology* 125(3): 195-204.
- Cerrano C, Calcinai B, Bertolino M, Valisano L, Bavestrello G (2006) Epibionts of the scallop *Adamussium colbecki* in the Ross Sea, Antarctica. *Chem Ecol.* 22: 235-244.
- Danovaro R, Serresi M, (2000) Viral density and virus to bacterium ratio in deep-sea sediments of the eastern Mediterranean. *Applied and Environmental Microbiology.* 66: 1857-1861.
- Di Camillo C, Bo M, Puce S, Tazioli S, Froggia C, Bavestrello G (2007) The epibiotic assemblage of *Geryon longipes* (Crustacea: Decapoda: Geryonidae) from Southern Adriatic Sea. *It. J. Zool.* (in stampa).
- Gerhart D.J., Rittschof (D.) & Mayo SW(1988) Chemical ecology and the search for marine antifoulants. *J. Chem. Ecol.* 14 (10): 1573-1561.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Kohonen T (2001) *Self-Organizing Maps* Springer Series in Information Sciences, Vol. 30, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Margulis L (1993) *Symbiosis in Cell Evolution*, 2nd Edition. Freeman, New York.
- Mariscal RN (1974) Nematocysts. In: *Coelenterate biology: reviews and new perspectives* (Muscatine L, Lenhoff HM, eds.), Academic Press, New York, 129-178.
- Muscatine L, Cernichiaro E. (1969) Assimilation of Photosynthetic Products of Zooxanthellae by a Reef Coral. *Biological Bulletin*, 137: 506-523.
- Montoya JM, Pimm SL, Sole RV (2006) Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442: 259-264.
- Ostman RW, Haugsness JA (1981) Mutualism among sessile invertebrates: a mediator of competition and predation. *Science*, New York 211: 846-848.
- Puce S, Calcinai B, Bavestrello G, Cerrano C, Gracili C, Boero F (2005) Hydrozoa (Cnidaria) symbiotic with Porifera: a review. *PSZN: Marine Ecology* 26: 73-81.
- Stewart HL, Sally AE, Holbrook J, Schmitt RJ, J. Brooks AEJ (2006). Symbiotic crabs maintain coral health by clearing sediments. *Coral Reefs* 25: 609-615.
- Stat M, Carter D, Hoegh-Guldberg O (2006) The evolutionary history of *Symbiodinium* and scleractinian hosts—Symbiosis, diversity, and the effect of climate change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 23-43.
- Taylor MW, Schupp PJ, Dahllöf I, Kjelleberg S and Steinberg PD (2004) Host specificity in marine sponge-associated bacteria, and potential implications for marine microbial diversity. *Environmental Microbiology* 6: 121-130.
- Volterra V (1931) Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: *Animal Ecology*. McGraw-Hill.