

## AMBIENTE NATURALE

# MODELLI DI COMPETIZIONE INTRA-SPECIFICA ED INTERSPECIFICA IN TRE COLEOTTERI SCOLITIDI DELL'OLMO

Daniel Franco (1), David Franco (2), Andrea Battisti (3)

### PREMESSA

I coleotteri scolitidi rivestono un notevole interesse economico negli ecosistemi forestali per i danni diretti o indiretti che provocano in organi di piante legnose nei quali trascorrono quasi tutta la loro esistenza. Agli scolitidi floematici, o corticicoli, appartengono tre specie legate all'olmo: *Scolytus multistriatus* (Marsham), *Scolytus sulcifrons* (Rey) e *Scolytus pygmaeus* (Fabricius), noti come vettori del fungo *Ceratocystis ulmi* (Buism.) che da 90 anni causa la moria degli olmi in Europa, Nord America ed Australia. Le specie citate scavano gallerie materne di tipo longitudinale semplice, distinguibili in base al loro diametro.

Lo scopo di questo lavoro è la stima di modelli di competizione intra-specifica e inter-specifica per la migliore previsione e gestione degli interventi conservativi dell'olmo.

### INTRODUZIONE

Nella dinamica di popolazione degli scolitidi corticicoli si possono individuare due momenti:

a) la ricerca e la colonizzazione di un nuovo ospite;

b) l'attività entro il substrato.

Tutti i processi di riproduzione e sviluppo si svolgono all'interno dell'ospite, che può pertanto essere considerato "unità produttiva" (BERRYMAN, 1974). La prima fase non è stata qui presa in considerazione, anche perché ricerche di ANDERBRANT *et al.* (1985) portano a ritenere che i meccanismi di regolazione demografica in questo stadio siano secondari per:

a) l'ampia disponibilità delle risorse utilizzabili,

b) l'effetto delle generazioni sorelle.

Se si definisce come *produttività* il numero di uova deposte per unità spaziale per femmina e come *produzione* il numero di uova deposte per unità spaziale, allora, come in BERRYMAN (1974),  $P = A \times E$  ( $P$  = produzione,  $A$  = densità di attacco femminile,  $E$  = numero di uova deposte per femmina).  $E$  rappresenta la fecondità media: se questo fattore fosse indipendente da  $A$  avremmo una relazione lineare tra  $A$  e  $P$ , andamento che non si rileva negli scolitidi considerati.

Infatti in popolazioni con biospazi limitati per la ovideposizione e con risorse limitate di cibo per lo sviluppo si riscontrano processi a *feedback* istanta-

neo negativo (RICKLEFS, 1980) e la densità iniziale regola fortemente la produttività grazie alla competizione. Negli insetti in questione la risorsa spazio durante gli accoppiamenti, e la risorsa spazio+cibo durante lo sviluppo, coincidono e sono fortemente limitanti: esse sono definite dal biospazio sfruttabile che dipende dallo spessore del floema. La densità di attacco risulta dunque un fattore determinante nella dinamica di popolazione (BERRYMAN, 1974, 1976; COULSON *et al.*, 1976; MART & SAARENMAA, 1985). Il risultato della colonizzazione è però anche influenzato dalla qualità del cibo, dal microclima delle gallerie, dalla predazione *s.l.*, dalla competizione inter-specifica, dallo stato vegetativo della pianta e dallo spessore del floema (BERRYMAN, 1976; ANDERBRANT *et al.*, 1985; NEUMANN & MINKO, 1985).

L'influenza di tali fattori è stata descritta sempre con processi a *feedback* istantaneo negativo, che vanno complessivamente ad influire sulla idoneità generale dell'habitat, o *habitat suitability* (1).

Esistono anche meccanismi a *feedback* non istantaneo che determinano la cosiddetta "qualità di popolazione" (THOMSON *et al.*, 1981) agendo sui comportamenti migratori e sulla produttività delle generazioni successive; anche questi meccanismi sembrano

(1) Studio Daniel Franco, Indagini Ecologiche - Servizi Ambientali, Venezia

(2) Dipartimento di Chimica Fisica, Sez. Chim. Fis. Ambientale, Università di Venezia

(3) Istituto di Entomologia Agraria, Facoltà di Agraria, Università di Padova

però dipendere fortemente dalla densità di attacco.

## MATERIALI E METODI

Durante le primavere 1989 e 1990 è stata effettuata una serie di prelievi di materiale biologico in residui dell'antica foresta planiziale padana, situati nel Veneto (Lison, Cessalto) e nel Friuli Venezia Giulia (Castions, Muzzana). Sono stati prelevati lembi di corteccia staccati da esemplari di *Ulmus minor* Miller, morti o deperienti; da questi sono state ricavate 167 unità di campionamento (US, LUDWIG & REYNOLDS, 1988) di 100 cm<sup>2</sup> e per ciascuna sono state misurate o calcolate le variabili riportate in tabella 1.

Trattandosi di alberi di caratteristiche omogenee (età, altezza, diametro) si è ritenuto di poter considerare lo spessore della corteccia (Sp) proporzionale a quello del floema.

I dati sono stati elaborati statisticamente e graficamente mediante i seguenti pacchetti commerciali:

STATGRAPHICS, SYSTAT, QPRO.

Negli ultimi decenni si è applicato in questo tipo di indagine e per i motivi ricordati in introduzione un modello di base che lega la funzione di produttività P/A con la densità della popolazione all'interno dell'ospite:

$$P/A = Q \times f(A) \quad (1)$$

dove P è la produzione, f(A) rappresenta l'influenza della densità di attacco, mentre Q rappresenta in questo lavoro l'influenza delle variabili assimilate alla *host suitability*. Le varie funzioni proposte sono fondamentalmente del tipo

$$f(A) = e^{-axA^b} \quad (2)$$

dove a influenza il massimo della funzione ed è stato interpretato (BERRYMAN, 1976) come indice di idoneità dell'ospite, e b è il fattore di smorzamento che riporta la curva verso l'asse delle X dopo il massimo, corrispondente alla capacità portante del sistema.

Prima di procedere all'analisi funzionale dei dati, questi sono stati sottoposti ad una serie di tests atti a verificarne la normalità dal punto di vista statistico (*normal probability plot, chi<sup>2</sup> test, K-S 1 sample test, Kurtosi standard coeff.*). In base ai risultati ottenuti, alle misure sono state applicate, se del caso, le consuete trasformazioni (ln, √, arcoseno) utilizzate nelle elaborazioni statistiche. Le rappresentazioni grafiche dei

Tabella 1

A:	densità d'attacco, valutata mediante il conteggio delle gallerie materne per US;
E:	numero di uova deposte per galleria materna, in base al numero di nicchie ovigere individuabili;
eA:	rapporto tra le variabili E ed A: è una stima della produttività potenziale del campione;
ES:	numero di uova per unità di superficie: è una stima della produzione potenziale;
gs:	generazioni sorelle, come percentuale di femmine che avviano ulteriori nuclei di sviluppo;
L:	numero di gallerie larvali sviluppatesi da nicchie ovigere;
IA:	rapporto tra le variabili L ed A: fornisce una stima della produttività larvale potenziale di ogni campione;
LG:	lunghezza di ogni galleria materna, espressa in cm e rilevata con calibro micrometrico;
IgA:	rapporto tra le variabili LGS ed A per campione, esprime la quantità di biospazio utilizzato per femmina;
LGS:	sommatoria delle misure di LG per campione: esprime il biospazio utilizzato nella ovideposizione;
LS:	numero di larve nate per unità di superficie, è una stima della produzione larvale potenziale;
Sp:	spessore della corteccia, espresso in mm e rilevato con calibro micrometrico ogni 3 cm perimetrali;
sa:	come probabilità di sopravvivenza di un individuo da uovo ad adulto nella progenie di una femmina;
ss:	come probabilità di sopravvivenza di un individuo da uovo ad adulto per unità di superficie;
US:	unità di campionamento (100 cm <sup>2</sup> )

dati elaborati sono state effettuate su dati non trasformati. I dati dei campionamenti relativi ai due anni sono stati sottoposti a test statistici non parametrici (*K-S 2 sample analysis*) e parametrici (*2 sample analysis*) per verificare il fatto che le misure si potessero considerare provenienti da una stessa popolazione statistica.

## RISULTATI E DISCUSSIONE

### COMPETIZIONE INTRA-SPECIFICA *SCOLYTUS MULTISTRIATUS* (Marsham)

#### Analisi statistico-grafica dei dati

L'analisi grafica dei dati, riferita a 133 US, rivela una relazione lineare tra LG ed E a prescindere dalla densità di attacco, relazione che risulta non sempre evidente in altre specie di scoltidi. La regressione lineare tra le due variabili si è rivelata notevolmente significativa

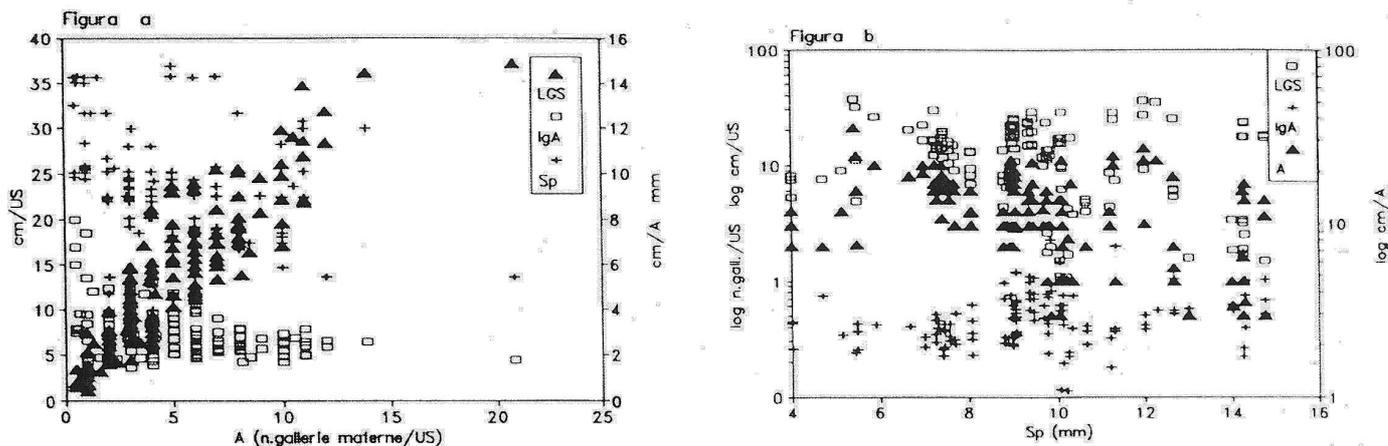
( $R^2 = .91, P^{***}$ ) definendo un tasso di ovideposizione pari a circa 17 uova per centimetro di galleria materna, in accordo con i valori citati da NEUMANN e MINKO (1985) e ZANTA e BATTISTI (1989); la variabile LGS è dunque funzione lineare del potenziale riproduttivo (NEUMAN e MINKO, 1985) ES.

Nella analisi di correlazione parziale (Tab. 2) la variabile LGS risulta notevolmente correlata ad A e, in misura minore, ad IgA e Sp. IgA risulta correlata positivamente ad LGS e negativamente ad A. Si noti la buona correlazione tra Sp ed A: si può ritenere che questi insetti regolino la densità di attacco in base alle caratteristiche del floema, come già supposto per lo scoltide *D. ponderosa* da BERRYMAN (1976). Indicazioni analoghe provengono dalla stima dei modelli di regressione multipla calcolati per LGS e per IgA, pur tenendo conto del fatto che la funzionalità tra le variabili sopra dette non è semplice-

Tabella 2 -Matrice di correlazione parziale: sono riportati il coefficiente di correlazione parziale e, in parentesi, l'entità del campione.

	Sp	A	IgA	LGS
Sp	-1.00000 (129)	-0.39156 (129)	-0.11970 (129)	0.33766 (129)
A	-0.39156 (129)	-1.00000 (129)	-0.75885 (129)	0.96003 (129)
IgA	0.11970 (129)	-0.75885 (129)	-1.00000 (129)	0.72423 (129)
LGS	0.33766 (129)	0.96003 (129)	0.72423 (129)	-1.00000 (129)

Figura 1 - Analisi grafica degli andamenti di alcune variabili in *S. multistriatus* rispetto ad: a) A, b) Sp



mente lineare. Le osservazioni precedenti sono inoltre confortate dalla analisi delle componenti principali dove la variabilità totale dei dati è spiegata per circa il 90% dalle prime due componenti, di cui la prima è dominata dalle variabili A ed LGS, la seconda dalle variabili Sp ed IgA.

La prima componente può tradursi nella regolazione densità-dipendente della colonizzazione ed influenza circa il 54% della variabilità totale; la seconda nella regolazione della produttività,

connessa allo spessore e dunque alla *host suitability*, e spiega circa il 30% della variabilità.

L'analisi della varianza ha riconfermato la significatività delle influenze di spessore e densità d'attacco su rispettivamente produttività e produzione.

L'esame grafico degli andamenti delle variabili LGS, IgA ed Sp rispetto ad A permette di individuare le relazioni funzionali previste dalle (1) e (2) (fig.1a), mentre per LGS, A ed IgA rispetto ad Sp (Fig.1b) si evidenzia una relazione

inversa per le prime due variabili e diretta per la terza.

La produttività è crescente rispetto alla variabile spessore sinchè  $d(P/A)/d(Sp) > 0$ ; nella realtà però si osserva un andamento diverso, verosimilmente determinato dalla *host suitability*: così la relazione tra P ed A potrà passare da diretta ad inversa, diminuendo P e rimanendo costante A.

La dispersione dei dati di produzione rispetto allo spessore risulta maggiore a valori medio-alti di questo, in corrispondenza dei quali i livelli di attacco risultano tendenzialmente minori. La *host suitability* si esplica in funzione dello spessore, e ad alti valori di questo si riscontra sia una depressione dell'attacco che un'alta produzione corrispondente ad una maggiore fecondità media. I dati disponibili non consentono interpretazioni del fenomeno.

**Produzione potenziale**

Le analisi grafiche e statistiche svolte giustificano la descrizione della produzione potenziale con un modello statistico del tipo (1). Le deviazioni dei dati dal modello sono concettualmente giustificate in buona parte dal parametro Q, già riferito in questo lavoro alla *host suitability*.

La (2) definisce valori di produttività sempre decrescenti al crescere di A, non tenendo conto di condizioni di bassa densità. In realtà in quest'ultimo caso si sono osservati in *D. ponderosae* Hopkins valori inizialmente crescenti di produttività (BERRYMAN, 1976; COLE et al., 1976); sul piano biologico ciò trova spiegazione nell'esuberante disponibilità di biospazio, più che proporzionale per la regolazione competitiva data dalla densità di attacco.

Perciò, tenuto conto della variabilità

Tabella 3 - Analisi della varianza del modello di produzione potenziale stimato per classi di spessore: a) Sp = 5, b) Sp = 7, c) Sp = 9, d) Sp = 11, e) Sp = 13, f) Sp = 15.

a)				
Source	Sum of Squares	df	Mean Square	Ratio
Model	142663.06	3	47554.35	96.132
Error	3462.66	47	494.6664	
Total	146125.72	10		
Total (Corr.)	20667.669	9		
R-squared =	95.9 percent			
b)				
Source	Sum of Squares	df	Mean Square	Ratio
Model	268052.42	3	89350.80	471.05
Error	3793.7209	20	189.6860	
Total	271846.13	23		
Total (Corr.)	9351.0840	22		
R-squared =	86.9 percent			
c)				
Source	Sum of Squares	df	Mean Square	Ratio
Model	576480.77	3	192160.26	710.93
Error	13244.335	49	270.293	
Total	589725.11	52		
Total (Corr.)	65769.174	51		
R-squared =	78.9 percent			
d)				
Source	Sum of Squares	df	Mean Square	Ratio
Model	292815.79	3	97604.26	254.40
Error	8824.3930	23	383.6693	
Total	301637.19	26		
Total (Corr.)	59660.597	25		
R-squared =	86.8 percent			
e)				
Source	Sum of Squares	df	Mean Square	Ratio
Model	14588.155	3	4862.618	35.765
Error	543.84814	4	35.765	
Total	15132.003	7		
Total (Corr.)	1567.6542	6		
R-squared =	86.8 percent			
f)				
Source	Sum of Squares	df	Mean Square	Ratio
Model	108534.87	3	36178.29	76.21
Error	4746.9324	10	474.69	
Total	113281.80	13		
Total (Corr.)	23952.917	12		
R-squared =	95 percent			

che si riscontra in queste condizioni, si è analizzata una serie di nuove formulazioni che tenessero conto di una iniziale crescita della curva di produttività. La più efficace dal punto di vista formale e descrittivo è risultata

$$f(A) = (1 - e^{-cxA^d}) \times e^{-ax/A} \quad (3)$$

in cui il primo termine descrive la crescita iniziale non lineare dovuta alla bassa densità.

Per includere nella (1) l'influenza della *host suitability*, correlata allo spessore, i campioni sono stati suddivisi in classi di  $Sp$  ed il modello è stato stimato per ognuna di esse (Tab.3). La stima è stata effettuata interpolando i dati calcolati di  $ES$  con il metodo Marquardt di regressione non lineare.

I valori dei parametri stimati sono risultati correlati con  $Sp$  da modelli trasformati di regressione lineare del tipo:

$$Q = a + b \times Sp \quad (P^{***}) \quad a = a \times Sp^b \quad (P^{**})$$

Il parametro  $c$  non è risultato significativamente dipendente da  $Sp$ , e presenta un valore medio pari a 0.12.

Introducendo tali relazioni nel modello sopraesposto è stato possibile valutare verosimilmente l'effetto della *host suitability* sulla competizione intra-specifica dipendente dalla densità, effetto che si riflette sulle relazioni funzionali di  $Sp$  con la morfologia della famiglia di funzioni definite dal modello.

Per quanto riguarda le cortecce più spesse, la limitatezza dei dati a disposizione e la loro notevole variabilità in-

trinseca abbassano la significatività descrittiva del modello, che comunque giustifica circa il 10% di varianza totale in più rispetto la formulazione citata precedentemente.

Il comportamento di  $f(A)$  è influenzato dalla variazione del parametro  $d$ , che determina la maggiore o minore compressione della curva, e del parametro  $a$ , che definisce in particolare l'altezza della curva, mantenendo il significato biologico postulato da BERRYMAN (1976); il parametro  $Q$  è naturalmente legato anch'esso all'altezza della curva e influisce nella variazione della pendenza iniziale.

A spessori (Fig.2) minori, la curva di produzione cresce lentamente con l'attacco, raggiungendo la *carrying capacity* del sistema a valori elevati. Lo sfruttamento dell'ospite risulta quindi notevole in un ampio gradiente di intensità di colonizzazione, decrescendo poi lentamente. Dalla curva di produttività si può inoltre rilevare che gli effetti di bassa densità (curva crescente) si riscontrano sino a valori di attacco piuttosto alti.

La regolazione competitiva sembra quindi cominciare ad incidere negativamente sui livelli produttivi solo a valori relativamente alti di attacco, e questo indica o che la resistenza offerta dall'ospite risulta necessariamente bassa, o che la specie in esame è particolarmente aggressiva.

Se si analizza invece il comportamento del modello in corrispondenza di spes-

sori elevati, si osserva una notevole intensità nella regolazione competitiva della produzione: l'effetto dello spessore risulta dunque negativo, attenuandosi infatti la capacità di sfruttamento dell'ospite da parte degli insetti e riducendosi i valori massimi possibili di produzione. La curva di produttività inoltre risulta solo decrescente da valori di massimo di poco superiori ai precedenti; la spiegazione può risultare

a) nella maggiore disponibilità di risorse, che permette una maggiore produttività iniziale,

b) nella resistenza dell'ospite, che cresce molto velocemente all'aumentare di  $A$  e che deprime altrettanto rapidamente la curva.

Il punto di massimo della funzione di produttività (ovvero il primo punto di flesso della funzione di produzione) indica dunque il livello di influenza della *host suitability* sulla regolazione intra-specifica.

## Mortalità

Nella valutazione della mortalità si sono considerate due fasi: sviluppo embrionale (I) e sviluppo post-embriale (II).

### Mortalità I (sviluppo embrionale)

Nella prima fase è stata analizzata statisticamente la relazione funzionale tra le variabili  $L$  ed  $LG$ , la cui massima significatività ( $R^2 = .50, P^{***}$ ) risulta nella funzione:

$$L = a \times LG^b \quad \text{dove } 0 < b < 1 \quad (4)$$

Se si definisce la mortalità embrionale come

$$m_1 = E(1 - L/E)$$

dato che  $L$  risulta espressa dalla (4) ed

$E$  da

$$E = a_1 + b_1 \times LG \quad (5)$$

(dove  $b_1$  è il tasso di ovideposizione sopra ricordato) ne segue che

$$L/E = (a \times LG^b) / (a_1 + b_1 \times LG) = a^* \times LG^{b^*} = s_1 \quad (6)$$

che esprime il tasso di sopravvivenza da uovo a larva in funzione della lunghezza delle gallerie materne.

La funzione di sopravvivenza relativa alla produzione sarà pertanto data dalla (6) riferita alla superficie

$$ss_1 = LGS \times s_1$$

ma in base alla (1)  $LGS = A \times f(A)$  e di

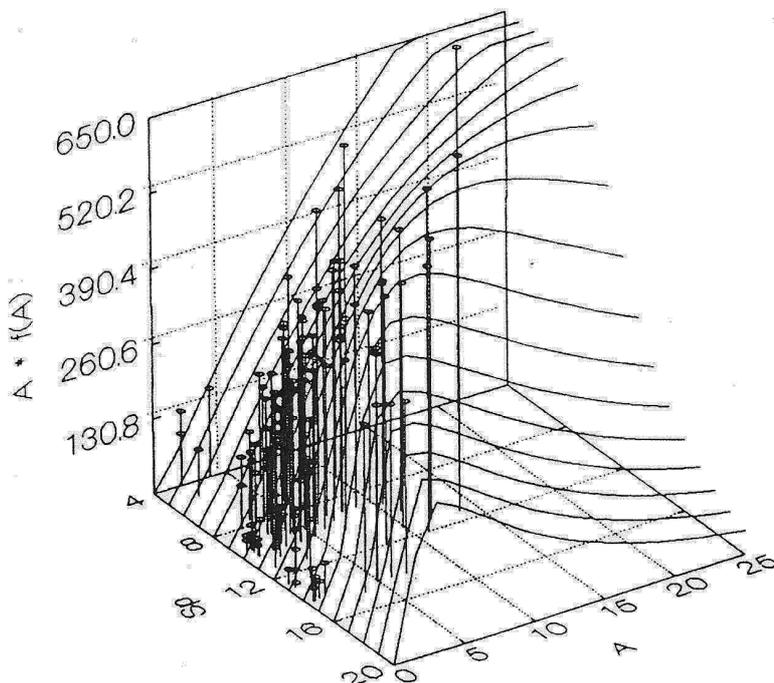


Figura 2 - Modello stimato per la produzione potenziale (espressa in n.uova/SU) di *S. multistriatus* in funzione di  $A$  (espresso in n. gallerie materne/SU) ed  $Sp$  (espresso in mm): modello riferito a  $P$  con i relativi dati di interpolazione.

Tabella 4  
Analisi della varianza tra la variabile Sp e gs presa come fattore qualitativo; è riportata anche l'analisi della covarianza rispetto le variabili A, LS, IA. Questa ulteriore analisi permette di individuare la significatività della covarianza tra la variabile analizzata ed altre scelte ad hoc, l'influenza di ciascuna covariabile sulla varianza di Sp è descritta dai coefficienti riportati

Source of variation	Sum of Sq.	d.f.	Mean Sq.	F-ratio	Sig. level
COVARIATES	2.462372	3	.8207907	7.824	.0002
A	.1030485	1	.1030485	.982	.3361
A	.5180338	1	.51803382	.313	.1334
LGS	.2426193	1	.24261933	.285	.0254
MAIN EFFECTS	4.8154597	28	.17198071	.639	.05
gs	4.8154597	28	.17198071	.639	.05
RESIDUAL	6.6089830	63	.1049045		
TOTAL(CORR.)	13.886815	94			
38 missing values have been excluded.					
COVARIATES	coefficient				
A	-.1620217				
lgA	.0286707				
LGS	.0058350				

conseguenza

$$ss_1 = s_1 \times A \times f(A) \quad (7)$$

parimenti

$$sa_1 = lgA \times s_1 = LGS/A \times s_1 = s_1 \times f(A) \quad (8)$$

Tenendo conto delle considerazioni precedenti, la dispersione dei dati rispetto al modello di attacco può essere spiegata dall'influenza della *host suitability*, ed il modello proposto risulta basato sulla resistenza media riscontrata nel campionamento. Oltre a ciò bisogna considerare la probabilità che ha una galleria larvale di essere bloccata in uno stadio iniziale da un'altra galleria larvale o di trovarsi in una zona priva di cibo per lo stesso motivo, probabilità tanto maggiore quanto più lunga è la galleria materna (MART & SAARENMAA, 1985). Ciò non è da considerarsi nella interazione con l'ospite, ma può essere cumulato nel modello sopraddetto.

#### Generazioni sorelle

Si è esaminata inoltre l'influenza delle generazioni sorelle nella dinamica di popolazione. Dall'analisi della varianza è emersa una significativa relazione tra spessore e **gs**, e ciò è stato confermato dalla analisi multivariata (Tab. 4). Le generazioni sorelle possono essere viste come meccanismo di sfruttamento secondario dell'ospite determinato soprattutto dalle condizioni di quest'ultimo (variabile spessore). Questo fenomeno non sembra quindi correlato alla regolazione competitiva intra-specifica della produzione, ma piuttosto alla relazione tra spessore e produttività.

Ciò fa ritenere che anche in questi scolitidi esistano sistemi di regolazione

quasi-istantanei sia intra-specifici che tra ospite ed insetto, i quali permettono il massimo sfruttamento delle risorse disponibili.

#### Mortalità II (sviluppo post-embriionale)

##### Analisi dei dati

Su 23 campioni raccolti è stato possibile effettuare un conteggio dei fori di sfarfallamento e di ingresso in maniera tale da permettere la valutazione della effettiva mortalità, e quindi della sopravvivenza della popolazione allo stadio iniziale di uovo o a quello di larva neonata.

I dati disponibili sono stati sottoposti all'analisi delle correlazioni parziali, che indica una funzionalità inversa tra le variabili **Sp** ed **ss** ed una diretta tra **A** e **sa**. Probabilmente la correlazione positiva tra **A** ed **sa** è dovuta ad una maggiore idoneità generale del substrato che richiama in via preferenziale le femmine in procinto di riprodursi e nel contempo favorisce un migliore sviluppo della prole, mentre la probabilità di sopravvivenza dei nuovi nati per unità di superficie è soprattutto legata al floema e nel complesso influenza meno la dinamica della popolazione.

Se nella matrice di correlazione parziale viene inserita la variabile **gs**, questa influisce pesantemente sulla sopravvivenza, provocando un notevole abbassamento delle correlazioni tra **Sp** e le altre variabili. Inoltre all'analisi per componenti principali circa il 50% della variabilità è spiegato dalle relazioni tra sopravvivenza e meccanismi di regolazione, mentre il 22% dalla relazione tra **Sp** e **gs**.

Da ciò si può ricavare che la mortalità è legata da una relazione inversa alla

percentuale di generazioni sorelle per superficie, e questo conferma le ipotesi precedentemente formulate sul ruolo delle generazioni sorelle nella ecologia di questi scolitidi.

#### Modello proposto

Per la modellazione della funzione di sopravvivenza rispetto **A** è stato utilizzato una funzione del tipo

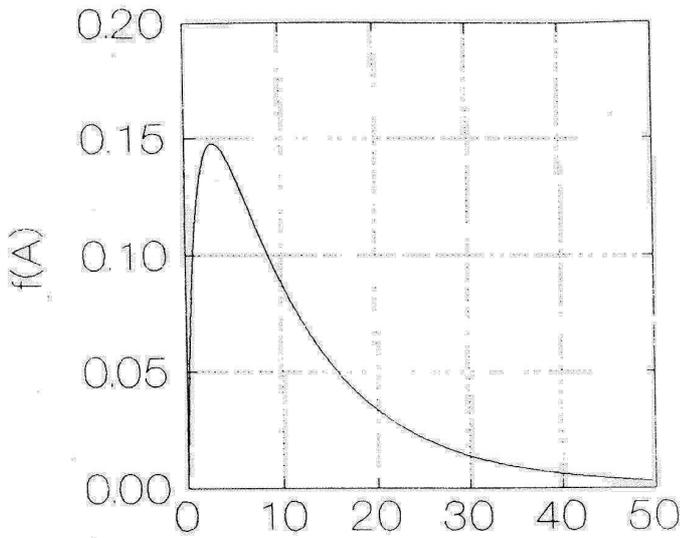
$$f(A) = a \times (1 - e^{-bxA}) \times e^{-c/A} \quad (9)$$

che tiene conto di una iniziale carenza di influenza sulla probabilità di sopravvivenza da parte del meccanismo competitivo, a causa della maggiore influenza esercitata dalla *host suitability* a basse densità di attacco. Il valore critico di attacco trova un limite sulla sopravvivenza dovuta ad effetti competitivi, che non può essere superiore all'unità. I parametri stimati con i dati disponibili sono **a = 7**, **b = 0.05**, **c = 1.09**.

Il coefficiente **a**, assimilabile a **Q** della (1), simula il rapporto tra ospite e popolazione di insetti ed è inversamente proporzionale alla resistenza dell'ospite; **b** determina soprattutto il valore critico di attacco (ascissa del massimo della funzione) oltre il quale la competizione intra-specifica influenza la sopravvivenza, e **c** la velocità con la quale avviene la regolazione ed il valore massimo della sopravvivenza (fig.3).

Una valutazione complessiva dell'effetto dello spessore sulla regolazione competitiva della sopravvivenza dovrebbe analizzare la variazione dei parametri **a**, **b** e **c** al variare di **Sp**, ma la mancanza di dati non permette questa analisi. Il valore critico medio di attacco risulta essere pari a circa 4 ed i valori di sopravvivenza diminuire rapidamente con l'aumento dell'attacco.

Figura 3 - Modello stimato per la funzione della probabilità di sopravvivenza rispetto ad A.



A

**CONCLUSIONE: produzione larvale potenziale e sfarfallamenti**

La correzione della (3) con le (7) e (8), o (9), permette di ottenere una simulazione della produzione larvale potenziale e degli sfarfallamenti, che, pur essendo semplificazione della realtà, fornisce interessanti indicazioni (fig. 4a, b, c, d).

Il meccanismo di competizione intra-specifico risulta agire soprattutto nella fase di sviluppo larvale, che a sua volta è pesantemente influenzata dall'ospite in particolare a bassi livelli di produttività.

In ogni caso la produttività risulta crescente all'aumentare dello spessore, mentre la produzione mostra invece una riduzione. Gli andamenti ottenuti a spessori estremi sono meno rappresentativi, nel caso della produzione reale, poiché nel modello di mortalità si sono trascurate le influenze dello spessore, e quindi i valori di produzione e produttività risulterebbero ulteriormente compressi.

Stimando la produttività di "sostituzione" (BERRYMAN, 1974) pari a 3 e considerando valori possibili di attacco e produzione maggiori o eguali a 1, il mo-

dello è in grado di fornire i valori teorici di produttività di equilibrio con l'ospite al variare della densità di attacco e dello spessore del floema e di indicare inoltre gli intervalli di massimizzazione della produzione reale.

L'utilizzo di queste indicazioni ai fini di eventuali interventi rende necessarie:

- 1) un'ulteriore verifica del modello di produzione potenziale,
- 2) una stima del modello di mortalità che tenga conto dell'influenza della variabile spessore.

*S. multistriatus* risulta in ultima analisi particolarmente aggressivo e idoneo a sfruttare un'ampia serie di ambienti floematici rispetto alle altre due specie considerate.

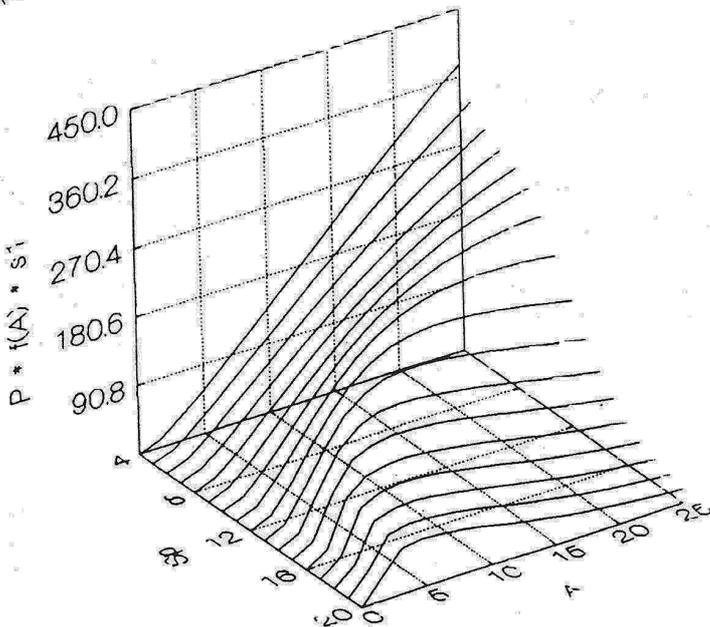
**COMPETIZIONE INTRA-SPECIFICA SCOLYTUS PYGMAEUS (Fabricius)**

Tenuto conto delle difficoltà di rilevare i dati riguardanti *S. pygmaeus*, i campioni sono stati analizzati come quelli relativi a *S. multistriatus*, dando risultati interessanti. Non si sono riscontrate differenze nella relazione tra lunghezza di gallerie materne e uova deposte, risultando il coefficiente angolare della regressione lineare pari a circa 16 ( $R^2 = .60, P^{***}$ ).

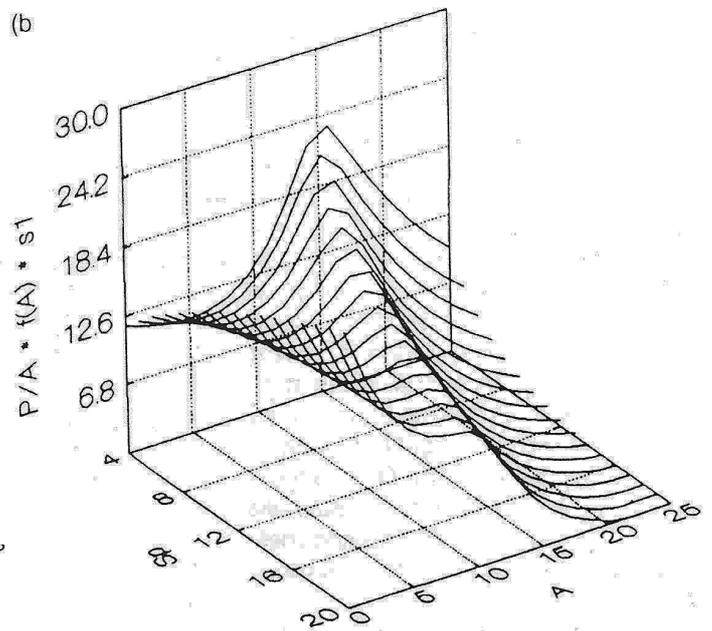
Una analisi grafica (fig.5) delle variabili di produzione ed attacco rispetto allo spessore ha rilevato che sia la densità di attacco che la produzione risultano decrescere esponenzialmente con l'au-

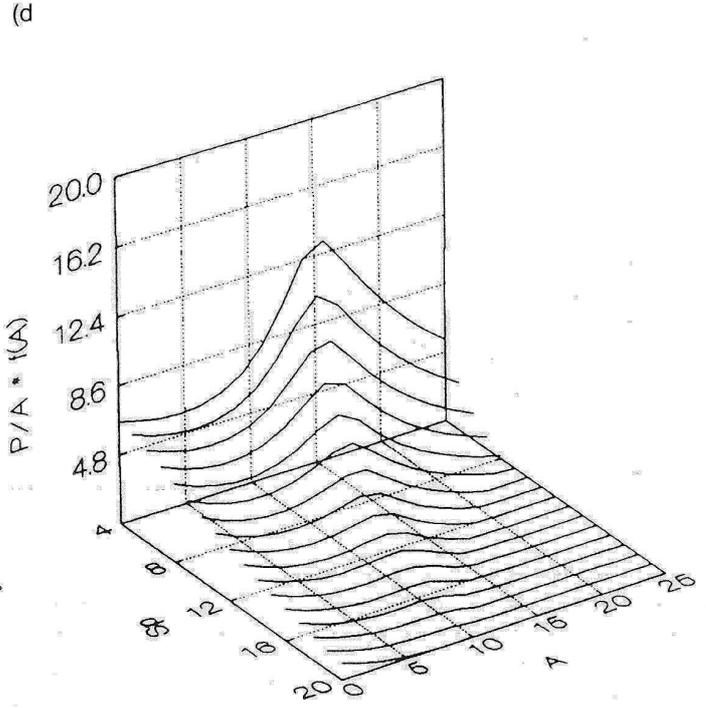
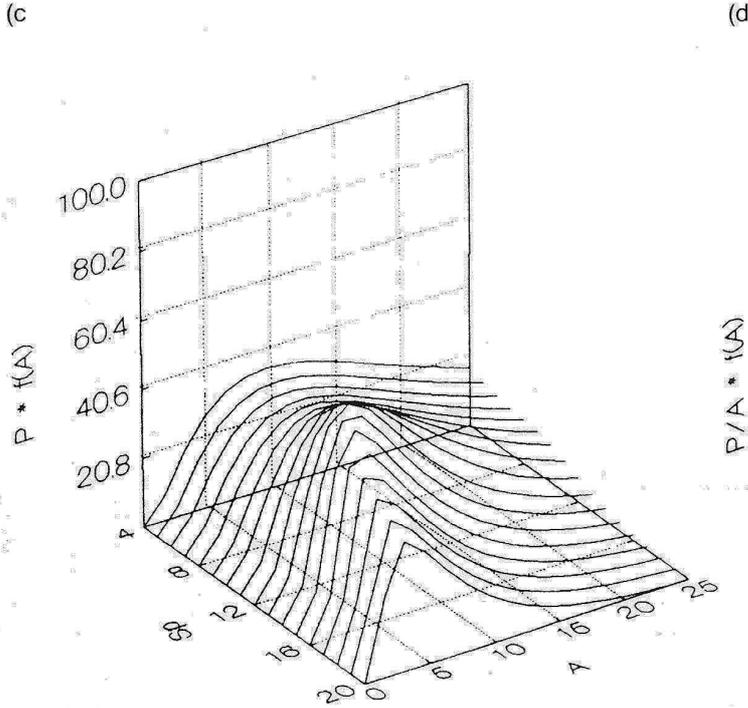
Figura 4 - Funzione di produzione potenziale in *S. multistriatus* corretta con i modelli di mortalità I e II; a) P è espressa in numero di larve nate/SU, b) P/A è espressa in numero di larve nate per femmina, c) P è espressa in sfarfallamenti/SU, d) P/A è espressa in sfarfallamenti per femmina.

(a)



(b)





mentare dello spessore, portandosi a valori sostanzialmente costanti ed indipendenti da **Sp** a valori ancor bassi variabili.

I dati sono stati suddivisi in due classi di spessore con un valore soglia stimato in prima approssimazione pari a 15 millimetri (un approccio statistico, e.g. *two phase regression*, è sembrato inadeguato vista la esiguità dei dati disponibili).

Le matrici di correlazione parziale ricalcolate sulle due classi hanno confermato le osservazioni svolte sui grafici: a valori minori della soglia stabilita, infatti, lo spessore risulta correlato sia con la variabile produttiva che con l'at-

tacco, mentre a valori maggiori la correlazione diviene trascurabile.

Dall'analisi multivariata per componenti principali si è osservato che la prima componente (63% var.tot.) è definita dal rapporto tra **A** e produzione, entrambe influenzate solo parzialmente da **Sp**; **lgA** non compare risultando assai poco correlata con la stessa variabile. La *host suitability* ha dunque un effetto diverso su questo scoltide, rendendo possibili produttività ed attacchi relativamente alti solo per valori molto bassi di spessore.

Si è quindi valutata l'applicabilità del modello utilizzato per la specie precedente. Anche in questo caso la scarsità

dei dati ha ridotto la significatività statistica e dunque la precisione di stima quantitativa del modello, in particolare nella stima delle relazioni funzionali tra i parametri della popolazione di curve (4) e la variabile **Sp**. Nonostante ciò la simulazione risulta utile per la comprensione del meccanismo di regolazione intra-specifico e per il confronto tra situazioni diverse.

**CONCLUSIONE**

L'esame dell'andamento del modello in funzione di **A** ed **Sp** offre un riscontro delle osservazioni precedenti. Si osserva infatti (Fig.6) come l'entità di re-

Figura 5 - Analisi grafica degli andamenti di alcune variabili in *S. pygmaeus* rispetto ad **Sp**.

Figura 6 - Modello stimato per la produzione potenziale di *S. pygmaeus*: modello riferito a **P** con i relativi dati di interpolazione

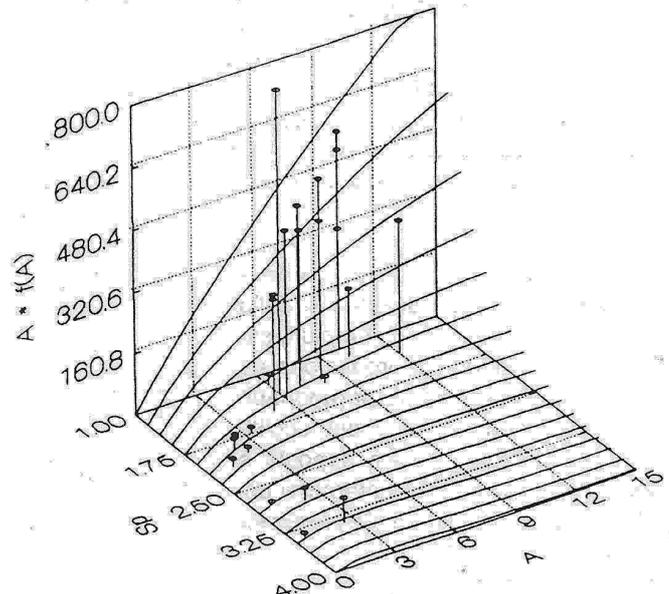
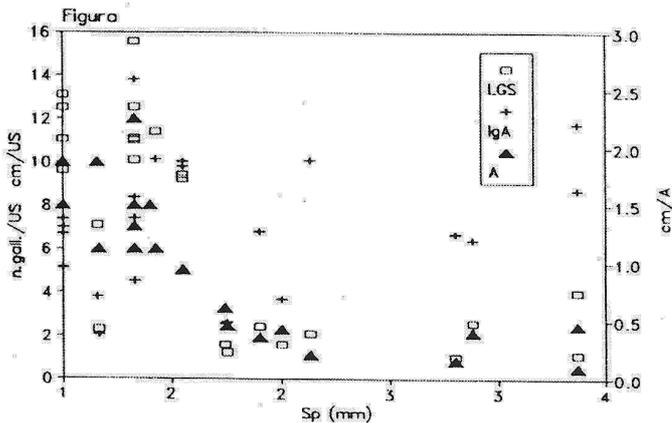
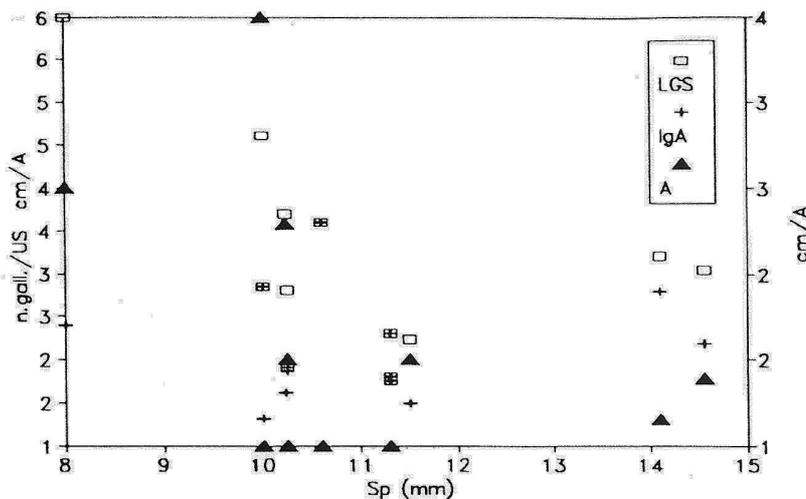


Figura 7 - Analisi grafica degli andamenti di alcune variabili in *S. sulcifrons* rispetto ad Sp.

troazione della competizione aumenti velocemente in funzione dello spessore in una fase iniziale, e si mantenga quindi a livelli quasi costanti. Dato che i valori di produzione considerati sono potenziali, che gli spessori utilizzabili debbono almeno uguagliare la sezione del capo dell'insetto adulto e che i valori minimi di attacco sono pari all'unità, è evidente come ben presto si instauri un equilibrio dinamico tra insetto ed ospite determinato dall'azione limitante di quest'ultimo. Il primo punto di flesso nella funzione di produzione ed il punto di massimo nella funzione di produttività indicano un passaggio da una situazione di sotto-popolazione ad una di limitazione competitiva intra-specifica delle risorse. Tutto questo sembra confermare le ipotesi che vedono nello *Scolytus pygmaeus* un ospite secondario dell'olmo: è da quest'ultimo drasticamente limitato nelle potenzialità di attacco.

#### COMPETIZIONE INTRA-SPECIFICA *SCOLYTUS SULCIFRONS* (Rey)

Da entrambe le campagne di misura si sono ottenute solo 12 US con sistemi di gallerie appartenenti a questa specie, e non è stato ritenuto pertanto ragionevole effettuare le analisi statistiche di routine.

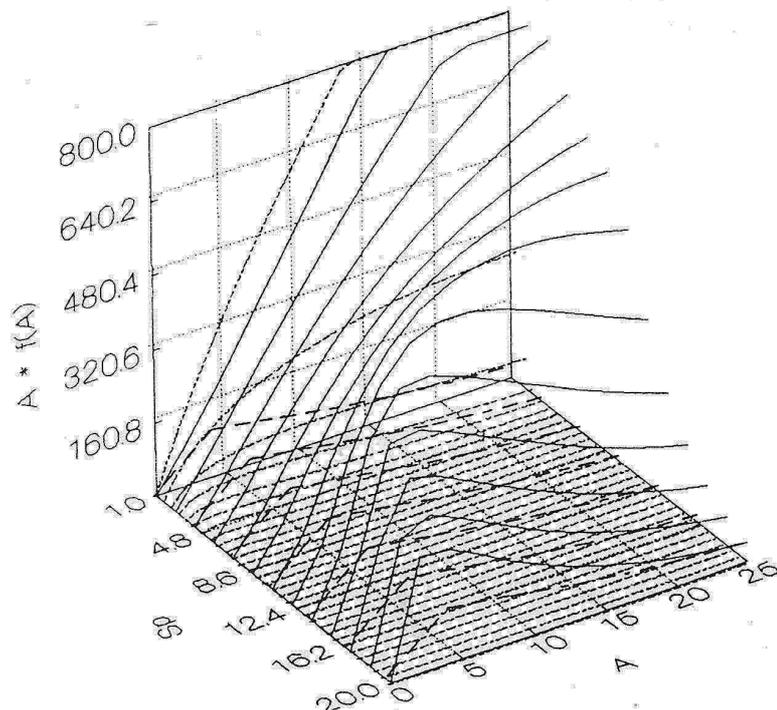
Tuttavia l'analisi grafica (Fig.7) induce a pensare che la produzione e la densità di attacco siano indipendenti dallo spessore del campione, e che piuttosto esista una relazione tra produzione ed attacco morfologicamente paragonabile a quella riscontrata negli altri scolitidi studiati; anche tra uova deposte e lunghezza delle gallerie materne si osserva una relazione analoga alle precedenti ( $b = 8, R^2 = .45, P^{**}$ ).

Nella fase di insediamento è probabile

che le notevoli dimensioni dello *Scolytus sulcifrons* rendano assai limitate le possibilità di sfruttamento del biospazio disponibile ed inneschino il meccanismo competitivo intra-specifico a valori di attacco molto bassi. La curva di produzione in funzione dell'attacco è stata stimata con il modello utilizzato precedentemente, privato però della componente

$$f(A) = 1 - e^{-cxA^d}$$

presente in (3) ed introdotta per tener conto dell'effetto di bassa densità, che non dovrebbe potersi presentare in questa specie. Non sono stati utilizzati

Figura 8 - Comparazione dei modelli di produzione potenziale, spiegazioni come in figura 2; *S. multistriatus* (—), *S. pygmaeus* (.....), *S. sulcifrons* (- - -). Si noti che *S. pygmaeus* e *S. sulcifrons* sono solo per comodità rappresentati anche in substrati di spessore non colonizzabile da tali specie.

modelli trasformati di regressione lineare, che meglio avrebbero spiegato la relazione tra i dati disponibili, per poter effettuare un miglior confronto con le altre specie trattate.

#### CONCLUSIONE

I risultati sembrano confermare il ruolo determinante giocato dalla competizione intra-specifica nel regolare la dinamica di popolazione dello scolitide. La competizione in ogni caso è tanto maggiore, rispetto a quanto si nota nelle altre due specie esaminate, quanto minore risulta essere l'influenza esercitata dall'ospite.

#### COMPETIZIONE INTER-SPECIFICA

I modelli di produzione potenziale, seppur poco precisi nel caso di *S. pygmaeus* e di *S. sulcifrons*, permettono di visualizzare le possibili sovrapposizioni di biospazio e soprattutto il tipo di andamento delle curve di produzione in tali situazioni (Fig.8).

Nel caso di *S. multistriatus* e *S. pygmaeus* la sovrapposizione è ipotetica, visto che non sono mai stati rinvenuti campioni che presentassero sistemi di gallerie di entrambe le specie, che vivono in floemi di spessore diverso.

Si osserva comunque una curva produttiva controllata solo lentamente da un meccanismo competitivo e da una resistenza dell'ospite nel caso di *S. multistriatus*, men-

tre vi è una limitazione assai efficace della produzione nel caso di *S. pygmaeus*. In una eventuale situazione competitiva, la risposta dello *S. multistriatus* risulterebbe meno influenzata dalla diminuzione di risorse è perciò nettamente superiore a quella dello *S. pygmaeus*. Nel caso dello *S. multistriatus* e dello *S. sulcifrons*, la limitazione della competizione intra-specifica appare notevole nella specie di maggiori dimensioni per la gamma di spessori considerati.

Dato che lo *S. sulcifrons* risulta sfarfalare prima del *S. multistriatus* e disporre di notevoli dimensioni, in situazioni di sovrapposizione ecologica non dovrebbe essere limitato da meccanismi di competizione inter-specifica; ma comunque *S. multistriatus* dimostra una maggiore elasticità nell'occupare e sfruttare il biospazio disponibile.

Se da una parte, dunque, la specie di dimensioni maggiori sembra non poter essere limitata dalla specie di dimensioni minori, dall'altra, vista la saltuaria distribuzione di *S. sulcifrons* nei biotopi considerati e tenuto conto del potenziale biotico di *S. multistriatus*, non si ritiene che un'eventuale sovrapposizione di biospazio possa dare origine a decisive interferenze nelle dinamiche produttive dei due scolitidi.

La specie più pericolosa per intensità di sfruttamento rispetto all'idoneità dell'ospite è dunque lo *S. multistriatus*, che perciò esige in via preferenziale ulteriori indagini bio-ecologiche.

#### BIBLIOGRAFIA

ANDERBRANT O., SHLYTER F., BIRGERSSON G., (1985).

**Intraspecific competition affecting parents and offsprings in the bark beetle *Ips typographus*.**

Oykos 45:89-98.

BERRYMAN A.A., 1974.

**Dynamics of bark beetle population: towards a general model.**

Environ.Entomol. 4:579-585.

BARRYMAN A.A., 1976.

**Theoretical explanation of mountain beetle dynamics in Lodgepole Pine Forest.**

Environ.Entom. 5:1225-1233.

COLE W.E., AMMAN G.D, JENSEN C. E., 1976.

**Mathematical model for the mountain pine beetle-lodgepole pine interaction.**

Environ.Entom. 5:11-19.

COULSON R.N., MAYYASI A.M., FOLTZ J.L., HAIN F.P., MARTIN W.C., 1976.

**Resource utilization by the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolitydae).**

Can.Ent. 108:353-362.

FRETWELL S.D., 1972.

**Population in a seasonal environment.**

Princeton Univ.Press, N.J.

LUDWIG J.A., REYNOLDS J.F., 1988.

**Statistical ecology**

John Wiley & Sons, Toronto.

MART C.M.DE JONG, SAARENMAA HANNU, 1985.

**A mechanistic simulation model for the movement and competition of bark beetle larvae (Coleoptera. Scolitydae).**

Ecological Modelling 27:109-138.

McMULLEN L.H., HATKINS M.D., 1961.

**Intraspecific competition as a factor in the natural control of the Douglas-fir beetle.**

For.Sci. 7:197-203.

NEUMANN F.G., MINKO G., 1985.

**Studies on the introduced smaller European elm bark beetle, *Scolytus multistriatus*, a potential vector of Dutch elm disease in Victoria.**

Aus.For. 48(2):116-126.

RIKLEFS E.R., 1980.

**Ecology**

Nelson Ltd.

SERVADEI A., ZANGHERI S., MASUTTI L., 1972.

**Entomologia generale ed applicata.**

CEDAM, Padova

THOMSON A.J., SAHOTA T.S., 1981.

**Competition and population quality in *Dendroctonus rufipens* (Coleoptera: Scolitydae).**

Can.Ent. 113:177-183.