

Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

**DOTTORATO DI RICERCA IN
ENTOMOLOGIA AGRARIA**

Ciclo XXII

AGR/11

**Interazioni multitrofiche tra popolazioni in sistemi di colture
officinali: *Coccinella septempunctata* Linneus e *Macrosiphoniella
millefolii* DeGeer su *Achillea collina* Becker**

Pablo Morlacchi (Matr. 295084)

Coordinatore Dottorato

Relatore

Esame finale anno 2010

INTRODUZIONE

1. Cenni di Ecologia

Un sistema naturale può essere descritto come una struttura composta da diverse unità che nel complesso formano un'unica realtà (Shannon 1975). Il suo studio si esplica attraverso un approccio di tipo sistemico. Infatti, adottando le definizioni di Odum (1963) e di Ehrlich e Roughgarden (1987), risulta chiaro che l'ecologia è lo studio della struttura e della funzione di un oggetto, la natura, ma anche delle relazioni tra gli organismi e gli ambienti fisici che la compongono.

Risulta pertanto insita nella definizione di natura la sua forma di sistema, in cui gli oggetti rappresentano gruppi interdipendenti e formano strutture ordinate, percorse da flussi di biomassa ed energia. Tali gruppi sono distribuiti in funzione dei reciproci rapporti su di una scala gerarchica, composta da diversi livelli tra di loro legati a formare un assieme unico e complesso, in cui i rapporti e di conseguenza i flussi danno luogo a relazioni asimmetriche.

1.1 Concetto di Ecosistema

L'unità base della natura è l'ecosistema, riconosciuto come tale già nel 1887 da Forbes il quale ha evidenziato come qualsiasi evento che andasse a modificare qualsiasi specie dell'ecosistema da lui studiato, ossia il lago, avrebbe avuto ripercussioni su tutto il sistema. Da questa considerazione risultava perciò chiara la necessità di adottare una ricerca comprensiva del tutto per una comprensione soddisfacente di ogni sua parte (Forbes 1887).

Il termine ecosistema venne tuttavia coniato solo dopo qualche tempo da Tansley che lo definì come il sistema completo che include gli organismi e il loro ambiente fisico (1935, 1939), rilevando anche l'impossibilità di ottenere una comprensione dei fenomeni naturali studiandoli in isolamento dal resto e pertanto ribadendo la centralità dell'ecosistema come unità base della natura.

Successivamente, il concetto di ecosistema si è diffuso velocemente divenendo permeante tra gli studiosi e adottata dagli ecologi come punto di partenza nell'approfondimento della conoscenza dei movimenti di materia ed energia tra gli organismi viventi (Lindemann 1942, Odum 1963, Evans 1956).

1.2 Concetto di rete trofica

Un aspetto fondamentale del concetto di ecosistema risiede nell'interazione tra le sue componenti e che tra queste gli scambi di natura trofica rappresentano il fattore principale nella strutturazione del sistema. Infatti, ci si riferisce al concetto di rete trofica o rete alimentare nell'indicare un sistema complesso di organismi di specie diverse appartenenti al medesimo ambiente e che interagiscono vicendevolmente attraverso i processi di acquisizione delle risorse alimentari. Una catena trofica rappresenta invece una semplificazione della rete limitata all'interazione lineare tra alcune componenti del sistema.

In tale rete trofica, gli organismi vengono classificati in base alle proprie specifiche caratteristiche biofisiche o anche in funzione del modo con cui si relazionano con gli altri componenti del sistema: gli organismi autotrofi provvedono autonomamente a costruirsi molecole organiche partendo dalla luce solare, acqua e da composti inorganici, e vengono chiamati produttori primari; gli organismi eterotrofi invece acquisiscono molecole organiche direttamente dall'esterno, e sono detti comunemente consumatori, ma eventualmente suddivisi, a seconda del loro regime alimentare e della loro posizione nella rete trofica, in primari, secondari, terziari e così via.

Il sistema che scaturisce viene detto perciò multitrofico e le popolazioni risultano pertanto in interazione multitrofica (Lindeman 1942).

1.3 Approccio demografico

L'analisi di un agroecosistema viene convenientemente affrontata con un approccio di tipo demografico, ossia assumendo la popolazione come unità del sistema; ciò si dimostra molto efficace in particolare nel campo dell'entomologia ecologica (Berryman 2002).

Tale approccio traccia le sue origini ai primi modelli che ponevano in primo piano caratteristiche fondamentali delle popolazioni come la struttura d'età (Gompertz 1825, Verhulst 1838) e l'interazione tra popolazioni (Lotka 1925, Volterra 1923).

Più di recente, anche grazie allo sviluppo di tecnologia digitali che hanno reso la fase computazionale più veloce, sono stati fatti passi in avanti con modelli discreti e continui di popolazioni strutturate per classi d'età (Leslie 1945, von Foerster 1959) da un lato e con modelli comprensivi per l'interazione tra piante e parassiti (Huges e Gilbert 1968) dall'altro.

Gutierrez e Baumgärtner (1984) hanno quindi aggiunto elementi di stocasticità nei modelli per lo sviluppo. La variabilità nella popolazione è stata inoltre considerata in modelli di popolazioni età-strutturate per la rappresentazione dei tempi di maturazione

di popolazioni singole ed in interazione con modelli a ritardo distribuito costanti o variabili nel tempo (Severini 1990).

1.4 Evoluzione e approccio ecosistemico

L'incessante scambio di materia ed energia tra gli organismi e con l'ambiente esterno porta inevitabilmente alla considerazione di un reciproco modellamento, di una vicendevole influenza in termini di sviluppo demografico di una specie rispetto ad un'altra. La tendenza alla crescita di una specie infatti porterebbe al suo completo dominio sulla terra se non fosse ostacolata in qualche modo da altre forze e se ciò non avvenisse in modo continuo con risultati alterni, in modo tale da mantenere l'ecosistema macroscopicamente uniforme nel lungo periodo (Darwin 1859).

In questo modo si realizza una pressione selettiva che scaturisce in relazioni specifiche tra i componenti di un ecosistema, attuandosi su processi demografici basilari quali la fecondità, la sopravvivenza, la migrazione e l'immigrazione e che in ultima analisi scaturisce in fenomeni evolutivi quali la coevoluzione (Ehrlich e Raven. 1964).

Seguendo un approccio detto 'evoluzionista', gli ecologi delle comunità identificano il criterio o la direzione verso cui il processo evolutivo attua la pressione selettiva sulle popolazioni con l'incremento dell'efficienza nel trasferimento dell'energia da un organismo all'altro, ossia da un livello trofico all'altro, e nella stabilizzazione della produzione di biomassa nella comunità, sottovalutando invece i processi demografici o di regolazione della popolazione, che rappresenta invece un secondo punto di vista (Huffaker et al. 1999a).

Sebbene il primo approccio possa essere considerato più generale, più olistico, in conseguenza del fatto che si pone l'attenzione sulle comunità rispetto a sotto-sistemi più ristretti come le popolazioni, le due visioni sono assolutamente complementari e confluiscono in una visione più ampia nota come 'approccio ecosistemico'. In tale ambito, lo studio degli individui o di singole popolazioni basato sull'analisi della fitness in determinate situazioni, è utile per approfondire la conoscenza dell'energetica delle comunità, e viceversa. Quest'ultimo approccio rivela ancora una volta l'utilità e la necessità di considerare la popolazione e il relativo ambiente fisico come sotto-sistema di un ecosistema strutturato gerarchicamente (Huffaker et al. 1999a).

1.5 Fattori di regolazione delle popolazioni

Come si è visto, nel contesto di un'analisi completa del sistema ecologico, è utile adottare come unità base la popolazione; questa, tra i vari modi, viene efficacemente definita come l'insieme di individui della stessa specie adattati a vivere in uno stesso

luogo ampio a sufficienza per permettere i normali processi di migrazione ed emigrazione ed in cui le fluttuazioni della densità sono largamente dipendenti dai processi di riproduzione e sopravvivenza (Huffaker et al. 1999).

Pertanto, vengono di seguito brevemente accennati alcuni dei principali fattori di regolazione delle popolazioni.

1.5.1 *The Great Debate*

Tra i processi di controllo e regolazione delle popolazioni di insetti si possono trovare diversi fattori, intrinseci come ad esempio quelli attivati da meccanismi densità-dipendenti con feed-back positivi e negativi che stabilizzano la densità di popolazione attorno a valori medi (Malthus 1798, Darwin 1859, Berryman et al. 1987). Un'altra categoria di fattori sono quelli esterni alla popolazione, dipendenti piuttosto dalle variabili condizioni di disponibilità di risorse in termini quantitativi e qualitativi; in questo caso non sarebbe possibile definire tali popolazioni regolate in senso stretto (Uvarov 1931, Andrewartha e Birch 1954). Le categorie di fattori enunciate rappresentano di fatto i capisaldi di un confronto teorico che dura da decenni e noto come 'The Great Debate' (Solomon 1949, Turchin 1995), che in sostanza vede contrapposta l'idea di popolazioni ecologiche in grado di auto-regolarsi all'idea di popolazioni che non sono in grado di farlo ma che vengono 'contenute' e risultano completamente dipendenti dai fattori biotici e abiotici esterni.

Tuttavia di recente, grazie ad un approccio olistico, Begon et al (1996) propongono la conciliazione delle due visioni in un'unica realtà.

1.5.2 *Flussi top-down e bottom-up*

Come già anticipato, in un ecosistema una catena trofica e' caratterizzata da flussi di biomassa ed energia tra le popolazioni; tali flussi possono percorrerla in due direzioni opposte, ossia dal basso verso l'alto, bottom-up, o dall'alto verso il basso, top-down (Hairston et al. 1960 *American naturalist* 94). Queste due direzioni rappresentano le vie attraverso cui si esplicano i processi regolatori in un ecosistema e, piu' in dettaglio, in una catena trofica. Infatti, variazioni demografiche in popolazioni di insetti fitofagi determinano immediate conseguenze nelle popolazioni immediatamente prossime, ossia quelle delle piante e quelle dei nemici naturali che comprendono predatori e parassitoidi. Le variazioni conseguenti si rifletteranno nuovamente e in direzione opposta a quella della modificazione iniziale, si genererà così un'oscillazione costantemente alimentata dai processi demografici e interattivi. (Huffaker et al. 1999)

1.5.3 Fattori abiotici

Tra i più importanti fattori ambientali che regolano le dinamiche demografiche di popolazioni di insetti ci sono temperatura, umidità e fotoperiodo.

La temperatura è il fattore chiave che regola l'andamento dello sviluppo degli organismi pecilotermi, come le piante e gli insetti, la cui temperatura interna corrisponde a quella esterna. La temperatura ambientale quindi modifica il metabolismo di tali organismi, in particolare i processi fisiologici e demografici come la velocità di sviluppo, la fertilità, la sopravvivenza, il consumo e le capacità motorie. L'effetto della temperatura su tali processi fisiologici determina normalmente un pattern in cui l'andamento risulta di tipo non-lineare. Per ogni specie esiste un intervallo di temperature specifico in cui nel complesso l'organismo sopravvive, cresce, si sviluppa e si riproduce.

L'umidità relativa influenza lo sviluppo di popolazioni peciloterme in modo simile alla temperatura, pur agendo sulla fisiologia degli organismi in modo diverso. In definitiva, è possibile descrivere anche in questo caso un effetto non-lineare dell'umidità relativa ambientale sull'andamento dei principali parametri fisiologici di organismi come piante e insetti.

Il fotoperiodo è un fattore molto importante per piante e insetti, intervenendo in diversi modi e su diversi aspetti come ad esempio il polimorfismo e la diapausa in molte specie di insetti. Grazie alla lunghezza del giorno, infatti, tali organismi riescono ad acclimatarsi, ossia a reagire in modo consono a cambiamenti stagionali, non improvvisi.

1.5.4 Fattori biotici: la qualità del cibo

Tra i fattori biotici, un ruolo molto importante è assunto dalla qualità del cibo, in conseguenza del fatto che il successo nei processi di crescita, sopravvivenza, riproduzione dipende ovviamente dalla nutrizione, intesa come quantità e qualità di cibo. Gli insetti esprimono esigenze alimentari ben note, per molti versi comuni alle altre specie del regno animale, e suddivisibili in categorie di macronutrienti (proteine, carboidrati, lipidi, acqua), micro-nutrienti (vitamine, minerali...) ed elementi non-nutritivi che assolvono a differenti scopi ad esempio comportamentali.

L'importanza del livello qualitativo della nutrizione per le popolazioni di insetti risulta evidente nelle strategie messe in atto in conseguenza di cibo di scarso valore calorico. Infatti, gli insetti in situazioni non ottimali, possono manipolare il flusso di fotosintetati in modo tale da ottenere più nutrimento (Larson e Whitham 1991), abbassare il proprio tasso metabolico (Van't Hof e Martin 1989) e aumentare il grado di simbiosi con microorganismi utili. In contrasto, altre specie possono semplicemente aumentare il tasso di consumo o aumentare il tempo di nutrimento (Lindroth *et al.* 1991), cambiare ospite (Cohen *et al.* 1987) o infine aumentare il grado di efficienza nell'uso del cibo (Slansky e Wheeler 1989).

Sostanze secondarie della pianta

La qualità del cibo, come ad esempio di un tessuto vegetale o di una preda, può anche essere significativamente alterata in seguito ad una reazione biochimica di difesa che comporta la sintesi di sostanze del metabolismo secondario e che risultano in un effetto tossico per chi le ingerisce. Tali sostanze sono note come allelochimici e in particolare quelle che permangono nei tessuti vegetali sono dette fitochimici.

In quanto componenti della struttura trofica di ogni ecosistema, le piante sono coinvolte pienamente nel processo coevolutivo che presiede ai fenomeni di controllo e regolazione del sistema nel suo complesso: il rapporto tra pianta e insetto risulta infatti decisivo per la formazione della catena trofica corrispondente.

E' ampiamente riportato in letteratura che le piante si difendono chimicamente anche reagendo a eventi di disturbo di ogni natura, con risposte che possono essere più o meno specifiche, ma soprattutto che esistono dei meccanismi di risposta indotta dall'attacco di insetti erbivori (Karban e Baldwin 1997). Ad esempio, è molto studiata la relazione tra fitofagi, generalisti e specialisti, e il contenuto di glucosinolati in specie appartenenti alla famiglia delle crucifere; i numerosi studi hanno permesso di delineare tre principali strategie di contro-difesa degli insetti alla produzione di queste sostanze secondarie vegetali, ossia: a) detossificazione enzimatica, b) escrezione, c) sequestrazione (Hopkins *et al.* 2009). Queste tre vie sono state riportate come le alternative per la sopravvivenza anche nei confronti di altri tipi di sostanze secondarie (Smith e Smith 2001).

Questa categoria di difese si aggiunge a quella più evidente nota come 'difese costitutive', chimiche e morfologiche, caratterizzate da una presenza costante e indipendente dalla elicitazione del fattore di stress (Smith e Smith 2001).

Sotto stress come ad esempio in conseguenza di un attacco di fitofagi, la pianta reagisce in modo indotto, ma tale risposta viene definita come resistenza indotta solo se ha costituito conseguenze negative per l'erbivoro, in termini di sopravvivenza, riproduzione (antibiosi) o di preferenza alimentare (antixenosi). Se, in aggiunta al danno verso l'erbivoro, la risposta della pianta ha determinato anche un guadagno in termini di fitness per la pianta, allora la risposta viene definita 'difesa indotta' (Karban e Baldwin 1997).

Generalmente, le risposte della pianta non sono determinabili e quantificabili in modo univoco e netto; si osserva piuttosto lo sviluppo di una "sindrome", cioè di un complesso di reazioni agli attacchi di fitofagi o ad induzioni, elicitazioni meccaniche e chimiche, conseguenza dell'avvio di vie biosintetiche o dell'alterazione delle concentrazioni di componenti costitutivi del metabolismo della pianta (Hares 1992; Agrawal *et al.* 1999; Thaler *et al.* 2001). Queste componenti del pabulum, entrando di fatto nella catena trofica, hanno un'importante influenza sulle popolazioni ai vari livelli nell'ecosistema considerato (Gutierrez 1986; Reiners 1986; Stout *et al.* 1998; Francis *et al.* 2001; Agrawal 2005).

2. Approccio modellistico

2.1 Quadro concettuale

Alla luce di quanto emerso dalle definizioni e dai concetti espressi nei paragrafi precedenti, risulta evidente la necessità di adottare un approccio di sistema per lo studio di una struttura complessa come quella di un sistema ecologico multitrofico. In altre parole, allo scopo di effettuare una ricerca sulle relazioni tra i fattori naturali più importanti e la dinamica di popolazioni in interazione multitrofica, è necessario ridurre la complessità dell'oggetto di studio ad un sistema, ossia in un insieme di oggetti o gruppi interdipendenti e distinguibili organizzati in modo gerarchico a più livelli e con diverso ruolo (Watt 1966 from Getz and Gutierrez), attraverso cui si ha un flusso di materia ed energia.

In ecologia infatti il desiderio di una trattazione olistica dell'oggetto deve essere razionalmente bilanciata dall'impossibilità materiale di un'elaborazione del tutto, attraverso una necessaria semplificazione. In tale contesto, un sistema tri-trofico di popolazioni, come la pianta, la specie fitofaga e la specie predatrice, fornisce un contesto ideale per un approccio demografico allo studio delle popolazioni in interazione in un sistema ecologico e i principali fattori che le determinano (Prince 1999). Pertanto, il sistema agro-ecologico oggetto di questo studio, viene così suddiviso in tre livelli, ad ognuno dei quali le popolazioni vengono trattate similmente, ossia adottando modelli matematici che ne permettono la descrizione della dinamica temporale di popolazione e delle dinamiche di interazione; tali modelli matematici risultano molto utili per trattare processi coerenti, relativi a sistemi che possono essere trattati con uniformità di assunzioni (Getz e Gutierrez 1982).

A tale scopo, le dinamiche delle popolazioni in interazione sono state descritte sulla base di processi demografici e fisiologici ritenuti di primaria importanza alla luce di fondamentali quadri concettuali contemporanei, in cui si ricercano assunzioni ecologiche generali quali la 'Metabolic Theory of Ecology' (Brown et al 2004), che comprende concettualmente il 'Metabolic Pool Model' (Gutierrez e Baumgärtner 1984), e l'approccio metabolico del Q_{10} di Van't Hof (Van't Hof 1884) e del Supply-Demand (Gutierrez 1996).

2.2 Realismo biologico

Come già accennato, ogni specie in un sistema trofico può essere influenzata nella propria densità da fenomeni competitivi per le limitate risorse e dalle popolazioni

immediatamente sotto o sopra di essa nella catena trofica. La popolazione centrale risulta pertanto anche la più importante dal punto di vista della modellizzazione, poiché fulcro delle interazioni nel sistema tri-trofico.

Uno tra i più interessanti e tuttora più promettenti modi per descrivere le relazioni trofiche tra popolazioni in modo quantitativo, risulta la modellizzazione del consumo come processo-vettore attraverso cui si esplica il passaggio di biomassa lungo la catena trofica (Phillipson 1966, Gutierrez e Wang 1976). Sotto tale prospettiva è possibile considerare le relazioni trofiche come risultante dei processi di acquisizione di cibo dal livello trofico inferiore e di allocazione verso i processi di crescita e riproduzione, una volta soddisfatte le esigenze del metabolismo basale (Gutierrez e Wang 1977, Berryman *et al* 1995).

L'approccio modellistico scelto per questo lavoro pone molta importanza al realismo biologico, ossia si basa su modelli di simulazione per la descrizione di scenari o pattern, come metodo per la fase di calibrazione.

Gli approcci alternativi sono rappresentati innanzitutto da quelli di tipo analitico, in cui i modelli matematici adottati sono risolvibili analiticamente e vengono usati per sviluppare principi ecologici di tipo qualitativo e teorie per la gestione delle risorse. Un ulteriore approccio è rappresentato da quello di ricerca operativa, in cui i modelli sono usati per ottenere soluzioni quantitative e risolvere problemi di gestione specifici.

3. Definizione del sistema

La cenosi riferita alle popolazioni di insetti individuate nell'agroecosistema della coltura officinale *A. collina*, verrà illustrato in dettaglio nel prossimo capitolo; tale sistema di popolazioni in interazione, oggetto di questo lavoro, e' stato definito in seguito a ripetuti campionamenti.

Il quadro complessivo delineato raffigura una comunità di popolazioni diverse, ognuna caratterizzata da una propria densità e da un proprio ruolo nella rete trofica.

La definizione vera e propria del sistema di popolazioni da studiare è dipesa dall'importanza relativa della specie che viene in questo caso identificata con la sua abbondanza relativa nel campo. Questo criterio ha portato soprattutto alla scelta della specie di fitofagi.

Inoltre, la direzione acropeta del processo di definizione del sistema va a delineare una catena trofica in cui le popolazioni sono in interazione diretta tra di loro. Pertanto, un secondo importante criterio per la scelta della specie è dato dal grado e livello di interazione della popolazione all'interno della catena tri-trofica.

I campionamenti hanno rilevato la presenza di un sistema multitrofico di popolazioni, caratterizzato alla base dalla coltura vegetale, quindi da diverse specie fitofaghe e varie specie di predatori e parassitoidi.

La scelta di un agroecosistema come ambiente di ricerca reca ovviamente con sé la semplificazione della diversità di specie vegetali alla base della rete trofica. Alcune caratteristiche strategiche ed agronomiche legate alla coltura officinale, come la localizzazione in ambienti montani poco antropizzati, il basso livello di input energetici (solo irrigazione estiva) e l'obbligatorietà della conduzione biologica della coltura (tolleranza zero di residui sul prodotto finale), fanno sì che la semplificazione colturale non abbia limitato l'instaurarsi di una naturale comunità entomocenotica.

A livello dei fitofagi infatti si è presentata un'elevata diversità di specie, innanzitutto schematizzabile da una netta dicotomia: la presenza di due categorie trofiche differenti, ossia specie di masticatori o fitofagi propriamente detti e specie di floemomizi o fitofagi fitomizi. Ognuna di tali categorie è rappresentata da un'abbondanza di specie oligofaghe, probabilmente in conseguenza di un mutuo adattamento trofico.

La presenza di numerose specie di nemici naturali, predatori e parassitoidi, sono rappresentative di un sistema multitrofico naturale, stabile, frutto di una consapevole e sostenibile gestione dell'agroecosistema. Tale ambiente di ricerca risulta pertanto luogo notevolmente consono per uno studio delle relazioni tri-trofiche, volto soprattutto all'approfondimento della conoscenza dei processi alla base delle interazioni e della conoscenza delle relazioni funzionali tra i diversi fattori del sistema.

Sistema tri-trofico

Le scelte effettuate sono state influenzate in modo determinante dalla maggior densità di talune popolazioni fitomizie e dalla considerazione delle caratteristiche alimentari delle popolazioni rinvenute al successivo livello trofico, ossia la prevalenza di specie afidifaghe.

Il sistema prescelto è pertanto risultato il seguente:

Livello 1 - *Achillea collina* (Asterales, Asteraceae);

Livello 2 – *Macrosiphoniella millefolii* (Hemiptera, Aphididae);

Livello 3 – *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae).

Le osservazioni di campo sulle fluttuazioni temporali delle tre popolazioni considerate, sono state indagate in vario modo grazie all'esecuzione di prove sperimentali in laboratorio i cui il sistema tri-trofico è stato riprodotto con le tre specie di campo.

In aggiunta, a scopo comparativo, sono state eseguite prove in laboratorio con un ulteriore sistema sperimentale, utilizzando specie non presenti in campo:

- *Pisum sativum* (Fabales, Fabaceae);
- *Myzus persicae* (Hemiptera, Aphididae).

4. Obiettivi

Nella ricerca di seguito presentata si è voluto perseguire come obiettivo principale l'approfondimento della conoscenza sui processi fondamentali che stanno alla base delle fluttuazioni demografiche delle popolazioni in interazione.

I processi citati determinano da un lato la crescita delle popolazioni, ossia la demografia in senso stretto e dall'altro le interazioni tra di esse. In particolare, ci si è voluti concentrare non solo sull'effetto del flusso di biomassa ed energia ma anche di quello delle sostanze secondarie prodotte dalla pianta in seguito ad attacco entomatico, sulle dinamiche delle popolazioni in interazione.

Come sottolineato in precedenza, l'approccio modellistico è molto utile in ecologia, soprattutto in ecologia entomologica. L'adozione di modelli matematici però non rappresenta l'obiettivo della ricerca, bensì solo uno strumento con cui poter fare e farsi domande, sviluppare ipotesi e pianificare possibili interventi.

La scelta è pertanto ricaduta su modelli caratterizzati da elevato realismo biologico in conseguenza del fatto che lo scopo preposto è stato quello di approfondire la conoscenza circa le relazioni tra i componenti di un agroecosistema peculiare, e non la ricerca di soluzioni specifiche.

In seguito alla necessità di strutturare il lavoro di ricerca in diverse fasi di studio, si sono delineati quattro diversi obiettivi specifici:

- approfondimento della conoscenza delle popolazioni del sistema multitrofico associato alla coltura *Achillea collina*, situata in due località alpine e sviluppo di un piano di campionamento.
- approfondimento della conoscenza dell'interazione pianta-insetto. In particolare, si è voluto approfondire la conoscenza sulla reazione della pianta ad infestazioni controllate di afidi (approccio top-down) e sullo sviluppo dell'afide specialista *Macrosiphoniella millefolii* in relazione alla temperatura e alle sostanze secondarie prodotte dalla pianta (approccio bottom-up).
- approfondimento della conoscenza dell'interazione preda-predatore, attraverso un approccio modellistico bio-fisico. Si è approfondita la comprensione dello sviluppo e della crescita di *C. septempunctata*, in particolare attraverso la conoscenza della reazione numerica e funzionale di larve di *C. septempunctata* in relazione alla temperatura e al tipo di preda.
- approfondimento della conoscenza delle dinamiche delle popolazioni in interazione nel sistema tri-trofico, attraverso lo sviluppo di un modello tri-trofico meccanicistico, ad elevato realismo biologico, di sintesi.

5. Pianta: descrizione e uso della coltura

Achillea collina Linnaeus è una pianta erbacea perenne, caratterizzata da un odore aromatico e penetrante, appartenente alla famiglia delle Asteracee.



Fig.1 Piante di *A. collina* coltivate in campo.

5.1 Caratteristiche

La pianta nel suo complesso può essere vista come composta da diverse componenti in interazione tra loro per la risorsa 'linfa'. Essenzialmente si possono distinguere le foglie basali atte soprattutto a fornire materia al resto della pianta in termini di fotosintetati, la porzione fogliare del culmo atta a fotosintetizzare prima e durante la fase riproduttiva (levata e fioritura), il culmo o fusto delle infiorescenze che portano a maturazione i semi ad impollinazione avvenuta; infine, l'apparato radicale composto dalle radici annuali e dal rizoma pluriennale grazie alle quali parti la pianta assorbe acqua e nutrienti dal suolo e riesce a conservare materia di scorta per il periodo invernale, utile poi ad inizio primavera e nei momenti di particolare stress.

Le foglie basali, lunghe dai 5 ai 20 cm, sono disposte alternate lungo lo stelo e possono essere bipennate o tripennate. Presentano pubescenza ed hanno un odore aromatico.

La fase riproduttiva è determinata da fattori ambientali e soprattutto dal fotoperiodo maggiore di 14 ore (Cline e Agatep 1970).

Le foglie si restringono man mano che ci si avvicina alla cima della pianta e si trasformano da picciolate a sessili.

Il fusto o culmo, eretto e tomentoso, raggiunge talvolta il metro di altezza, anche se generalmente si attesta intorno ai 50-70 cm. La pianta può avere più culmi, ha un portamento cespitoso e un apparato radicale rizomatoso.

L'infiorescenza è un capolino costituito da fiori centrali tubulosi ed ermafroditi, con 5 petali bianchi, e dai fiori esterni, femminili e ligulati. I capolini sono a loro volta riuniti in corimbi. La fioritura, in località alpine, comincia a giugno si protrae fino ad agosto; in funzione dell'andamento climatico stagionale può presentare una seconda fioritura, più o meno ricca.

L'impollinazione è di tipo entomofilo.

Il frutto è un piccolo achenio (1,7–2 mm) piatto e privo di pappo. Il peso di 1000 semi è di circa 0.13 g.

5.2 Diffusione

La pianta si può trovare allo stato selvatico in diverse regioni temperate dell'emisfero boreale, sopravvivendo anche ad altitudini superiori ai 2000 metri. Viene coltivata in zone alpine delle regioni settentrionali dell'Italia e in alcune regioni della Svizzera.

5.3 Esigenze colturali

È una pianta rustica, molto tollerante riguardo a freddo e siccità.

La pianta preferisce le zone soleggiate, ma riesce comunque a svilupparsi anche in zone poco esposte, a condizione che possa disporre di almeno 4-5 ore di esposizione ai raggi solari. Il terreno, anche se non particolarmente ricco, deve essere ben drenato per facilitare il deflusso delle acque, poiché un eccessivo ristagno è mal sopportato dalle radici. Può essere coltivata sia in suoli acidi che calcarei (Cernaj *et al.* 1991).



Fig.2 Coltura di *A. collina* pacciamata per evitare lo sviluppo di specie erbacee

infestanti e che permette di evitare l'uso di diserbanti.

5.4 Uso

La raccolta dei capolini, ossia il cosiddetto 'tempo balsamico', avviene quando circa il 70% delle piante si trova nella fase di fioritura, il momento di massima concentrazione di olio essenziale nella pianta (tempo balsamico), periodo compreso tra giugno e settembre, in funzione della latitudine ed altitudine.



Fig.3 Dettaglio di un capolino della pianta.

Il taglio viene effettuato preferibilmente la mattina, quando la concentrazione di olio è maggiore. A seconda della disponibilità idrica e della fertilità del suolo, si effettuano dalle 2 alle 5 raccolte.

Nell'olio essenziale sono contenuti flavonoidi (rutina, apigenina, luteolina), un glicoside chiamato achilleina, azuleni, cumarine, alcaloidi, tannini, resine, sesquiterpeni, zuccheri, sali minerali e amminoacidi (Si *et al.* 2006; Benedek *al.* 2007).

Le principali proprietà degli estratti dell'*A. collina* sono quelle antispasmodiche, emostatiche, astringenti, digestive e antiinfiammatorie (Willuhn 2002).

Gli estratti ottenuti dall'*A. collina* possono essere impiegati per uso esterno, come rimedi per infiammazioni della pelle, ulcere, piaghe, ragadi, emorroidi o infiammazione delle palpebre, oppure per uso interno, in risposta a dismenorrea, metrorragie, difficoltà digestive e spasmi intestinali, litiasi renale, disturbi della circolazione (varici, emorroidi).

Le rese sono di: 50 kg/100 m² di pianta fresca il 1° anno, e di 150- 170 kg, gli anni successivi, che si riduce a circa 1/3 in peso secco. La resa in sommità fiorite essiccate è invece rispettivamente di 6-8 kg e di 25 kg (AA. VV., 1989).

6. Aphidoidea: caratteristiche generali

Prima di passare alla descrizione delle due specie di afidi trattati nello studio, è bene descrivere le caratteristiche della superfamiglia Aphidoidea e dare cenni della sua importanza dal punto di vista agrario.

6.1 Morfologia generale

Gli afidi hanno un corpo globoso nella parte posteriore e affusolato nella parte anteriore, possono essere alati o atteri e sono costituiti da un tegumento delicato. Generalmente non superano i 2 o 3 mm di lunghezza.

Le zampe sono gracili ed allungate e, sulle tibie delle zampe posteriori delle femmine anfigoniche (vedere di seguito), sono presenti ghiandole che secernono un feromone sessuale.

Le ali, quando sono presenti, sono chiare e membranose, con una venulazione ridotta, e quelle anteriori sono più grandi di quelle posteriori. A riposo vengono ripiegate a forma di tetto sull'addome.

All'estremità posteriore dell'addome, sono presenti delle estroflessioni, chiamate cornicole o sifoni addominali, che emettono sostanze cerose utilizzate per la difesa e per la segnalazione di pericoli.

L'apparato boccale è quello tipico dei rincoti: un rostro che contiene 4 stiletti che, associati, formano 2 canali usati rispettivamente per introdurre la saliva e per aspirare la linfa (Baccetti e Tremblay 2000).

Non possiedono i tubi malpighiani (tubi stretti e ciechi, innestati nella giunzione tra intestino medio e posteriore, che hanno il compito di assorbire ed eliminare le sostanze di rifiuto presenti nell'emolinfa in cui sono immersi) e, per poter smaltire i composti ammoniacali generati dalla digestione, si avvalgono della simbiosi con batteri del genere *Buchner* alloggiati in un micetoma, costituito da micetociti, cioè cellule ospitanti i batteri.

Vivono generalmente riuniti in colonie numerose e possono ricoprirsi di cera fioccosa o polverulenta. Un'importante caratteristica che contraddistingue questi insetti è il polimorfismo, ossia un profondo adattamento alle condizioni ambientali che porta allo sviluppo di individui morfologicamente diversi. Spesso infatti, durante la stagione e in relazione a condizioni ambientali mutevoli, si avvicendano individui alati e atteri di origine partenogenetica, soprattutto femminili (peciloginia), raramente maschili (anfipeclia); solo in condizioni avverse, come all'approssimarsi dell'inverno, possono comparire le forme sessuate anfigoniche.

Le femmine possono essere vivipare, nel caso si tratti di forme partenogenetiche, oppure ovipare nel caso di forme anfigoniche.

6.2 Ciclo vitale

In zone temperate, il ciclo tipico viene detto olociclo e può essere descritto nel modo seguente: in primavera si schiudono le uova che sono state deposte sulla pianta ospite nell'autunno precedente e nascono femmine partenogenetiche attere denominate fondatrici. Queste, raggiunta l'età adulta, iniziano a riprodursi senza accoppiarsi, generando giovani già attivi. Durante l'estate possono susseguirsi parecchie generazioni di femmine partenogenetiche, sia attere che alate. Le ultime compaiono nei periodi di sovrappopolamento o di sofferenza da parte della pianta.

Quando si avvicina l'autunno, compaiono le forme sessuate, femminili ovipare e maschili alate. Le femmine depongono le uova svernanti che verranno poi fecondate dai maschi.

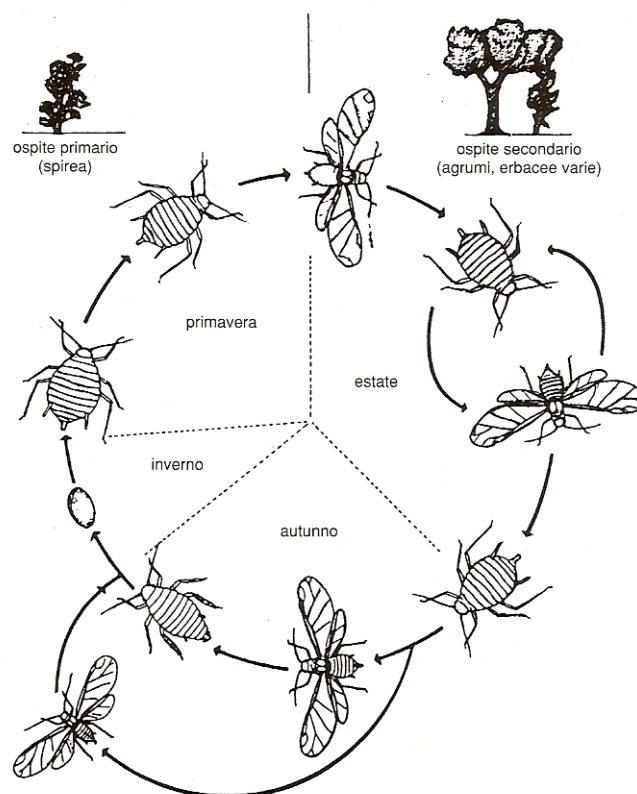


Fig.4 Ciclo tipico di un afide, in questo caso di *Aphis spiraeicola* (Bacetti, Tremblay, 2000).

Al ciclo abituale, spesso, si sovrappone un processo migratorio, data la capacità di molti afidi di vivere su ospiti appartenenti a specie differenti (Chinery 1998).

Il ciclo descritto può subire modifiche in relazione alle caratteristiche ambientali e climatiche tipiche dell'areale di origine e di sviluppo della specie di afide considerato.

In generale, l'olociclo può diventare un anolociclo se le forme sessuate, in particolare i maschi, non compaiono, ma si ha un susseguirsi di forme partenogenetiche.

6.3 Danni

In generale, i danni provocati dagli afidi possono essere di due tipi: i danni diretti, apprezzabili ad occhio nudo, come le deformazioni fogliari e le decolorazioni, e i danni indiretti, consistenti nella trasmissione di virus. I virus trasmessi, nella concezione tradizionale, possono appartenere a tre tipologie differenti:

- i virus persistenti, detti anche virus circolativi, vengono introdotti nel corpo dell'afide attraverso il floema e arrivano alle ghiandole salivari, dove si moltiplicano. L'infezione viene trasmessa attraverso la saliva immessa dall'afide nel momento della puntura. Possono essere trasmessi anche a tessuti non vascolari e a distanza di giorni. Poiché questo tipo di virus è in grado di moltiplicarsi, sarà presente nel corpo dell'afide fino alla sua morte.
- i virus non persistenti, detti anche virus stylet-borne, che contaminano solo temporaneamente l'apparato boccale dell'afide e vengono eliminati con la muta o con ripetute punture. Sono i più comuni, in quanto sono facilmente prelevati dalle cellule epidermiche della pianta attraverso le punture di assaggio che l'afide esegue per identificare il substrato di alimentazione idoneo, e ospitati temporaneamente in microscopiche anfrattuosità presenti sulla superficie dello stiletto (Masutti e Zangheri 2001).
- i virus semi-persistenti, che presentano caratteristiche intermedie alle due tipologie precedenti, vengono acquisiti con l'assunzione di umori della pianta. La specificità degli afidi nei confronti di questo tipo di virus è, comunque, molto bassa (Masutti e Zangheri 2001).

Un altro problema sollevato dalle infestazioni degli afidi è l'imbrattamento delle varie parti della pianta da parte della melata, prodotto di rifiuto degli afidi stessi, che può causare la comparsa di muffe e fumaggini. Questo inconveniente può essere ricondotto ai danni indiretti.

6.4 Nemici e altri fattori di controllo

Sono noti numerosi nemici naturali, tra cui:

- predatori, in particolare coccinelle (Coleoptera: Coccinellidae), sirfidi (Diptera: Syrphidae) e crisopidi (Neuroptera: principalmente Chrysopidae), che si spostano di pianta in pianta alla ricerca delle proprie prede;
- parassitoidi (Hymenoptera Braconidae e Chalcidoidea), che si sviluppano all'interno del corpo degli afidi dal momento che una femmina adulta depone il proprio uovo all'interno del corpo degli afidi-ospiti; il parassitoide non uccide la propria vittima sino al completamento del proprio sviluppo. Il rapporto tra parassitoide e ospite può essere anche molto complesso, in relazione alle condizioni generali ambientali, biotiche e abiotiche;
- funghi entomopatogeni (principalmente *Entomophthorales*), la cui azione si riscontra in momenti di alta densità di popolazione degli afidi.

Van Emden *et al.* (1969) forniscono una lunga lista di organismi in grado di contenere le popolazioni di afidi. La maggior parte sono predatori generici, che indirizzano la propria attenzione sia verso gli afidi che verso altri insetti. In alcuni casi, i nemici naturali sono influenzati dalla pianta ospite, dalle pratiche colturali e dalle condizioni ambientali (Tamaki *et al.* 1981).

Tra gli insetti, comunque, gli afidi non trovano solo nemici, ma anche degli alleati. È il caso delle formiche, che recuperano la melata zuccherina prodotta dagli afidi e, nel contempo, proteggono le colonie di fitomizi dai nemici naturali.

Le popolazioni di afidi sono influenzate anche da fattori abiotici, tra i quali la temperatura, che può favorirne o ridurne la densità, i venti, che possono trasportare lontano le forme alate contribuendo alla loro diffusione, le precipitazioni, che interferiscono inoltre con i voli, l'irrigazione e le concimazioni, che aumentano la rigogliosità degli ospiti favorendo anche lo sviluppo di chi si nutre di essi.

6.5 Lotta

Poiché spesso gli entomofagi non sono in grado di contenere significativamente le popolazioni di afidi, in quanto presenti in densità insufficiente o poiché iniziano la loro opera in ritardo rispetto all'inizio delle infestazioni, sono necessari interventi di controllo delle infestazioni, solitamente durante le fasi precoci del ciclo dei piccoli rincoti.

La lotta integrata è risultata sotto diversi aspetti e in varie situazioni differenti la strategia migliore per contenere le popolazioni di questi fitomizi.

Generalmente i vantaggi di un tale approccio risiedono già nell'obiettivo, ossia il controllo delle popolazioni piuttosto che un'eradicazione totale dall'ambiente colturale infestato. La gestione delle popolazioni degli organismi dannosi alla coltura prevede anche la gestione dell'ambiente colturale in toto e in modo tale si possono creare le condizioni per la salvaguardia di luoghi rifugio per organismi ausiliari utili e per la biodiversità nel suo complesso. Tale gestione delle popolazioni è resa possibile solo dalla

conoscenza dei meccanismi che stanno alla base dei processi e delle interazioni tra popolazioni, e in particolare molto utili si rivelano in tal senso i modelli matematici, descrittivi o meccanicistici, esplicativi e previsionali.

Sempre a livello generico, la lotta integrata per definizione prevede l'uso di diversi mezzi compatibili tra loro e in questo modo viene contenuto il rischio di insorgenza di resistenze verso i mezzi chimici di controllo.

I classici trattamenti, effettuati con mezzi chimici secondo un calendario, possono invece avere effetti deleteri, come l'abbattimento dell'entomofauna utile o la comparsa di fenomeni di resistenza al principio attivo usato.

7. Afide specialista: *Macrosiphoniella millefolii* DeGeer

Inizialmente chiamato da DeGeer (1773) *Aphis millefolii*, nel 1911 è stato inserito nel neonato genere *Macrosiphoniella* da Del Guercio (Sobhani 1970).

L'afide *M. millefolii* si nutre quasi esclusivamente sulla pianta *A. collina* ed è intimamente legato ad essa; la specie viene infatti riconosciuta come oligofaga sul genere *Achillea* spp.. È stata ipotizzabile che pianta e afide siano stati coinvolti in un processo di coevoluzione, fenomeno evolutivo che potrebbe giustificare la presenza di numerose specializzazioni trofiche in natura (Cornell e Hawkins 2003).

M. millefolii è presente nel nord Italia e in Svizzera, Germania, Paesi Bassi, Francia e Austria. L'area della sua diffusione è sovrapponibile a quella di *A. collina*, ad eccezione, probabilmente, delle zone ad elevata altitudine in cui le temperature non permettono all'afide di sopravvivere.

7.1 Morfologia

L'adulto femmina ha una lunghezza di circa 1,5 - 2 mm e presenta una colorazione bianco-verde e, spesso, delle bande scure che corrono trasversali sull'addome, a delimitare i segmenti corporei (uriti). Gli arti, i sifoni e le antenne sono di colore nero. Gli individui maschili sono facilmente riconoscibili nel periodo preimmaginale, poiché di colore rosato. Le neanidi sono di colore verde chiaro e misurano circa 0.3 - 0.5 mm nelle prime fasi di sviluppo (Sobhani 1970).



Fig.5 Adulto di *M. millefolii* e alcune neanidi.

Hille Ris Lambers (1938) ha individuato un interessante fenomeno di mimetismo criptico: grazie alla propria colorazione, simile ai colori tipici della pianta *A. collina*, l'afide riesce a confondersi con parti di essa, in particolare con l'infiorescenza, rendendo più difficile la propria individuazione da parte di un eventuale predatore. Tale osservazione avvalorava l'ipotesi di un processo coevolutivo che nel corso del tempo abbia selezionato le varianti fenotipiche mimetizzate.

7.2 Ciclo vitale

Le generazioni di *M. millefolii* si susseguono tra marzo e novembre, nel corso di un olociclo, svernando come uovo durevole deposto alla base delle piante l'autunno precedente. Agli inizi di marzo dalle uova fuoriescono le fondatrici, che a loro volta genereranno le fondatrigenie attere. Le forme alate iniziano a diffondersi ad inizio aprile e si perpetuano fino a metà agosto, periodo che coincide con la comparsa delle sessupare, che partoriranno individui di entrambi i sessi. La deposizione delle uova avviene tra la fine di ottobre l'inizio di novembre. (Sobhani 1970)

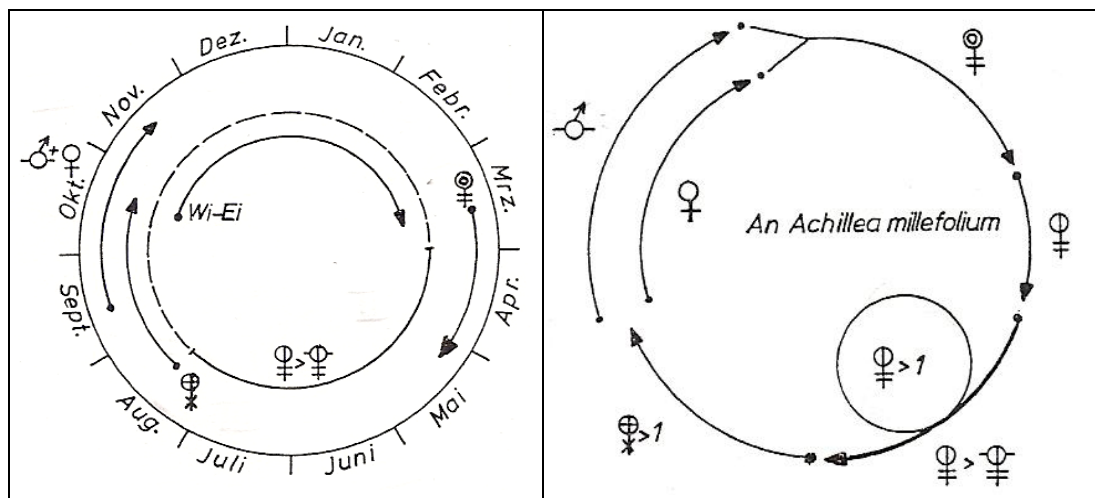


Fig.6 Ciclo dell'afide (a sinistra) e successione delle varie forme nel ciclo (a destra) (per una descrizione dettagliata vedere Sobhani, 1970).

Lo sviluppo dell'insetto passa attraverso 4 stadi pre-immaginali (tre età neanidiali ed una ninfa) e dura circa 13 giorni, variando a seconda della temperatura. Più precisamente, Sobhani (1970) ha registrato nell'agosto del 1965 una durata dello sviluppo oscillante tra 12 e 14 giorni ad una temperatura compresa tra 12 e 18° C, tra il luglio e l'agosto del 1966 una durata di 13-14 giorni ad una temperatura compresa tra 15 e 19° C e tra il giugno e il luglio del 1967 una durata di 11-13 giorni ad una temperatura tra i 10 e i 18° C.

7.3 Ospiti

L'ospite principale dell'afide, ovviamente, è *A. collina*, pianta sui cui l'insetto ha compiuto la propria evoluzione. Sobhani (1970) ha individuato 9 ospiti alternativi su cui *M. millefolii* è in grado di nutrirsi: colza, rapa, *Verbesina encelioides*, insalata, quinoa, *Nicotiana megalosiphon*, zinnia, *Calendula officinalis* e barbabietola da zucchero.

Bisogna altresì sottolineare che tali ospiti sono stati imposti all'afide nel corso di specifici esperimenti intesi a valutare la capacità di trasmissione di virus vegetali da parte della specie *M. millefolii*.

7.4 Danni

L'afide, con la sua continua suzione di linfa, danneggia le foglie di *A. collina*, provocando un iniziale ingiallimento attorno all'area di ingresso dello stiletto, seguito dall'imbrunimento e dall'avvizzimento della foglia interessata. Sobhani (1960) ha riscontrato che, in condizioni artificiali, l'afide può addirittura portare la pianta alla morte.



Fig.7 Un culmo florale con cupolino ancora chiuso, di *A. collina* infestato da una colonia di *M. millefolii*.

Riguardo alla trasmissione di virosi, *M. millefolii* è in grado di trasmettere i virus non persistenti del mosaico della rapa e del mosaico della dalia, mentre non trasmette virus semi-persistenti e persistenti (Sobhani, 1970). Per quanto riguarda *A. collina*, non è stata riscontrata alcuna virosi specifica.

8. Afide generalista: *Myzus persicae* Sulzer

L'afide verde del pesco è uno tra gli afidi più importanti in agricoltura in quanto infesta più di 860 specie di piante (Essig 1948, Leonard *et al.*, 1970), appartenenti a circa 40 famiglie differenti (Blackman e Eastop, 1984) ed è pertanto un ottimo vettore per la trasmissione di virus vegetali.

8.1 Morfologia

Le uova, deposte sugli alberi del genere *Prunus*, misurano circa 0,6 mm di lunghezza e 0,3 mm di larghezza ed hanno una forma ellittica. Sono inizialmente di colore giallo o verde, ma rapidamente diventano nere. La mortalità allo stato di uovo è spesso molto alta.

Le neanidi inizialmente sono di colore verde, ma rapidamente assumono un colore giallastro, assomigliando agli adulti vivipari.

Gli adulti alati dell'afide hanno un torace e un capo nero, un addome giallastro e una larga chiazza dorsale scura. Hanno una lunghezza compresa tra 1,8 e 2,1 mm.

Gli adulti atteri sono di colore giallo o verde e, a volte, può essere presente una striscia mediana o laterale di colore verde. Misurano tra 1,7 e 2,0 mm in lunghezza. I sifoni hanno una lunghezza moderata e sono dello stesso colore del corpo. Le appendici sono pallide.



Fig.8 Adulto e neanide di *M. persicae*.

Le femmine ovipare sono lunghe tra gli 1,5 e i 2 mm, e sono di colore rosa.

8.2 Ciclo vitale

Il ciclo vitale varia considerevolmente in base soprattutto all'andamento meteorologico, come ad esempio la presenza di inverni rigidi.

Van Emden *et al.* (1969) forniscono una descrizione dettagliata del ciclo vitale. Lo sviluppo può essere rapido, spesso da 10 a 12 giorni per una generazione completa, con più di 20 generazioni riportate nei climi temperati.

Sverna come uovo sulle piante del genere *Prunus*, ma, nei climi più miti, resta come neanide e adulto attero sulle erbe e sulle coltivazioni resistenti durante tutti i mesi invernali. Può, inoltre, svernare anche su degli ortaggi immagazzinati (solitamente patate) (Masutti e Zangheri 2001).

In primavera, subito dopo l'uscita delle piante dalla dormienza e l'inizio della crescita, le uova schiudono e le neanidi si nutrono su fiori, giovani foglie e steli.

Dopo parecchie generazioni, le disperdenti alate depositano neanidi sugli ospiti estivi. La progenie delle disperdenti provenienti dagli ospiti invernali, è attera e genera tra i 30 e gli 80 piccoli a testa. Il tasso di riproduzione è legato alla temperatura, con il limite inferiore di sviluppo intorno a 4.3 °C.

Possono susseguirsi più di 8 generazioni su *Prunus* in primavera, ma all'aumentare della densità di popolazione, compaiono le forme alate che in seguito si disperderanno sugli ospiti estivi. Le forme alate cercano di colonizzare il maggior numero possibile di piante; spesso depongono alcune neanidi e poi riprendono il volo. Questa grande capacità di dispersione dà un contributo alla loro efficacia come vettori di virus.

In autunno, in seguito all'accorciamento delle giornate e all'abbassamento della temperatura, vengono generati maschi e femmine alati, che prendono il volo alla ricerca degli ospiti su cui svernare. Le femmine arrivano per prime sull'ospite e generano forme attere ovipare. I maschi riescono a raggiungere le ovipare grazie alla guida di un feromone e sono in grado di accoppiarsi con più femmine. Dopo l'accoppiamento vengono deposte le uova, in un numero compreso tra le 4 e le 13 unità, generalmente collocate nei pressi delle gemme e nelle fenditure sulla corteccia.

Tutte le generazioni, esclusa quella autunnale terminante con la deposizione delle uova, sono partenogenetiche. La riproduzione partenogenetica viene favorita nei luoghi dove esiste una coltivazione continua di possibili piante ospiti durante l'anno e dove il clima permetta la sopravvivenza su ospiti spontanei. La temperatura media per la sopravvivenza dell'afide verde del pesco è compresa tra 4 e 10° C (Capinera 2001).

Horsfall (1924), studiando lo sviluppo degli afidi vivipari su ravanelli in Pennsylvania, riporta 4 stadi giovanili, le cui durate medie sono rispettivamente 2, 2.1, 2.3 e 2 giorni.

Le femmine iniziano a generare neanidi da 6 a 17 giorni dopo la nascita, con una media di 10.8 giorni. La lunghezza del periodo riproduttivo varia considerevolmente, con una media di 14.8 giorni. Il tasso giornaliero di riproduzione è in media di 1.6 neanidi per

femmina. Il massimo numero di generazioni osservate durante gli studi è compreso tra 20 e 21, a seconda dell'anno.

La lunghezza media della vita è intorno ai 23 giorni, riferendosi a condizioni di allevamento in assenza di predatori.

MacGillivray e Anderson (1958), invece, riportano 5 stadi giovanili con un periodo medio di sviluppo di 2.4, 1.8, 2.0, 2.1, e 0.7 giorni. Inoltre, riportano un periodo medio di riproduzione di 20 giorni, una longevità totale media di 20 giorni e una fecondità media di 75 neanidi.

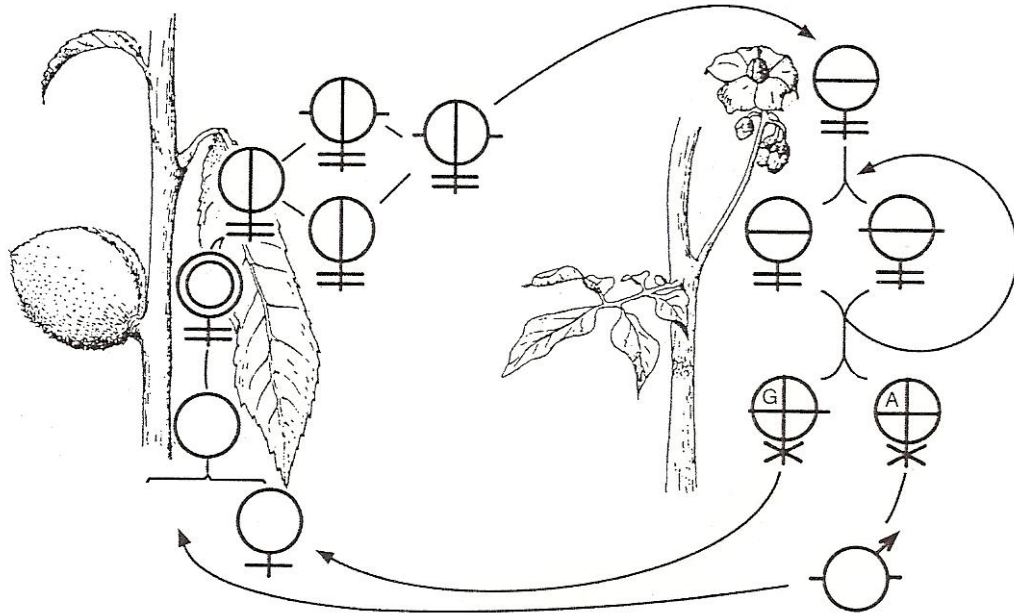


Fig.9 Schema del ciclo di *M. persicae*; i simboli rappresentano le diverse forme morfologiche e per dettagli vedere Masutti e Zangheri 2001.

8.3 Ospiti

Come già accennato, *M. persicae* utilizza come ospiti centinaia di specie di piante.

Comunque, sono solo gli stadi estivi vivipari che si nutrono così diffusamente, mentre gli stadi ovipari invernali sono molto più selettivi nella scelta della loro dieta. Alle latitudini temperate, gli ospiti primari o svernanti sono alberi del genere *Prunus*, in particolare pesco e ibridi di pesco, ma anche albicocco e prugno. Durante i mesi estivi, gli afidi abbandonano i loro ospiti arborei per dirigersi verso gli ospiti secondari erbacei, inclusi gli ortaggi appartenenti alle famiglie delle Solanacee, Chenopodiacee, Composite, Crucifere, e Cucurbitacee. Gli ortaggi che offrono sostentamento a *M. persicae* includono carciofo, asparago, fagiolo, bietola, broccoli, cavoletti di Bruxelles, cavolo, carota, cavolfiore, sedano, mais, cetriolo, finocchio, ravizzone, cavolo rapa, rapa, melanzana, lattuga, senape, prezzemolo, pisello, pepe, patata, ravanella, spinacio, zucchina, pomodoro e

anguria (Capinera 2001). Sono attaccate anche colture da pieno campo, come il tabacco, la barbabietola da zucchero ed il girasole, o coltivazioni di piante ornamentali e da fiore.

In studi recenti di laboratorio, è stata accertata l'appetibilità di *A. collina* per l'afide verde del pesco (Manachini and Cinanni 2004), nonostante questo non sia presente in campo (Madeo *et al.* 2009). Non vengono colonizzate le Graminacee.

8.4 Danni

Le infestazioni di *M. persicae* provocano, alla pianta interessata, sia danni diretti che indiretti.

I primi consistono in deformazioni ed avvizzimenti fogliari, arresto dello sviluppo ed accartocciamenti fogliari, decolorazioni e sottrazione di linfa.

Questi danni sono maggiormente visibili in condizioni di elevata densità di popolazioni, che, coll'andare del tempo, può portare ad una riduzione delle rese delle colture infestate. Gli accartocciamenti fogliari sono più comuni sull'ospite primario e possono manifestarsi anche dopo un'infestazione limitata. La melata, invece, non è uno dei problemi importanti causati dall'afide, poiché ne produce in quantità limitata rispetto ad altri suoi simili.

Le colture hanno una suscettibilità differente all'attacco dell'afide, ma, in generale, sono le piante giovani ad essere maggiormente attaccate o le parti delle piante costituite in prevalenza da tessuto giovane (Heathcote 1962).

I danni indiretti, che sono quelli più importanti, consistono nella trasmissione di virusi. *M. persicae*, infatti, è un vettore utilizzato da più di 100 malattie virali (Blackman e Eastop 1984) e trasmette sia virus persistenti che non persistenti.

Sia le neanidi che gli adulti sono in grado di trasmettere virus, ma la maggior mobilità degli adulti ne aumenta la capacità di diffusione.

Nonostante l'azione degli agenti biotici, le virusi possono essere trasmesse anche da un numero limitato di afidi. Nelle colture sensibili agli attacchi dei virus, i nemici naturali sono inefficaci nel prevenire i danni.

La trasmissione di virusi interessa maggiormente gli ospiti secondari e riguarda sia i virus persistenti che i non persistenti. Tra i virus trasmessi si citano i virus del giallume (BYV) e del mosaico (BMV). *M. persicae* è noto anche per essere un vettore del virus della patata (PLRV), che provoca l'accartocciamento fogliare e l'ingiallimento e una riduzione della produzione.

8.5 Controllo

L'afide verde del pesco risulta attaccato dai nemici naturali classici della superfamiglia a cui appartiene.

In generale, è disponibile una soglia di intervento e quindi si ricorre alla lotta chimica quando gli attacchi raggiungono il 5-10% di piante, utilizzando diversi insetticidi, come i piretroidi, il methomil e l'inidacloprid. I trattamenti sono diversificati a seconda che vengano effettuati sul pesco o sugli ospiti erbacei: per il primo, si usano oli bianchi alla schiusura delle gemme fiorali e normali aficidi alla caduta dei petali, mentre per gli ospiti secondari si usano aficidi compatibili con le colture in atto (Masutti e Zangheri, 2001).

L'integrazione dei trattamenti chimici con l'attività dei nemici naturali permette di migliorare la protezione dagli attacchi dei fitomizi. Shean e Cranshaw (1991) hanno dimostrato che *Aphelinus semiflavus* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) e *Diaeretiella rapae* McIntosh (Hymenoptera: Braconidae) hanno delle suscettibilità molto differenti ai prodotti insetticidi, a seconda delle sostanze impiegate. Inoltre, questi parassitoidi, quando si trovano nello stadio di pupa, ossia quando l'afide è detto "mummia", sono meno suscettibili agli insetticidi degli afidi stessi. Generalmente, comunque, gli insetticidi usati in campo sono più dannosi per i parassitoidi che per gli afidi, causando un aumento della popolazione di questi ultimi. È stato osservato anche che dosi di insetticida al di sotto della soglia mortale incrementano la riproduzione degli afidi (Lowery e Sears 1986).

M. persicae presenta fenomeni di resistenza agli insetticidi che, insieme alla difficoltà di irrorazione dovuta all'accartocciamento fogliare, possono ridurre l'efficacia dei trattamenti antiafidici (Masutti e Zangheri 2001).

9. Predatore: *Coccinella septempunctata* L.

C. septempunctata L. appartiene alla famiglia *Coccinellidae*, dell'ordine *Coleoptera*.

I coleotteri costituiscono l'ordine più vasto, non solo dell'intera classe degli insetti, ma addirittura del complesso dei viventi: se ne conoscono più di 350'000 specie. Essi hanno colonizzato tutti i possibili ambienti di terra e d'acqua dolce del globo.

La famiglia *Coccinellidae* racchiude specie di piccole dimensioni, di forma ovale, convessa al dorso, o addirittura emisferica, di livree generalmente vivaci per il contrasto di tinte (nere, bianche, gialle, aranciate e rosse) tra i colori di fondo e regolari maculature tipicamente riscontrabili in questi coleotteri (Masutti e Zangheri, 2001).

9.1 Morfologia e sviluppo post-embrionale

Nonostante la notevole varietà di dimensioni, di forme e di livree, i coleotteri conservano una struttura inconfondibile, se non altro per la trasformazione delle ali anteriori in elitre, ossia ali totalmente e fortemente sclerificate. L'apparato boccale, quando non sia involuto, dimostra una conformazione essenzialmente masticatoria: il labbro superiore è libero o fuso col clipeo, che a sua volta può dimostrarsi mal delimitato dalla fronte; quasi in ogni caso vigorose e non sempre simmetriche sono le mandibole, dotate o prive di una prosteca villosa, di un acuminato retinacolo e di una sclerificazione molare di particolare consistenza; nel complesso maxillo-labiale interviene qualche modificazione rispetto allo schema tipico ortotteroide. Ciò si rileva per lo più a carico della galea, della lacinia e delle glosse. Queste ultime risultano a volte fuse in una struttura lambent detta ligula; il labbro superiore inoltre può fungere, presso qualche specie predatrice, come un organo atto ad afferrare. I palpi mascellari dispongono di 1-5 articoli (di solito 4), mentre quelli labiali sono composti da 1-3 articoli (Masutti e Zangheri, 2001).

Presentano uno sviluppo postembrionale di tipo olometabolo, passando attraverso i seguenti stadi: uovo, larva, pupa e adulto. Nascono come larve e come tali si accrescono fino al momento di affrontare gli ultimi, decisivi eventi della metamorfosi pupale. Questo stadio è necessario a un sostanziale ed impegnativo rimodellamento esterno e interno in una sorta di stampo morfogenetico che porta infine alla costituzione dell'adulto. Il processo di sviluppo postembrionale si svolge quindi per via indiretta.

Alla conclusione dell'attività preimmaginale è comune l'apparire della prepupa, substadio inerte e afago (che non si nutre), dall'aspetto ancora riconoscibile come derivato da quello della larva matura, ma spesso prefigurante caratteri che saranno della successiva pupa o anche dell'adulto (Masutti e Zangheri, 2001).

Per *C. septempunctata*, i tempi di sviluppo ottimale dei diversi stadi si raggiungono a temperature superiori a 30°C. L'uovo si sviluppa in 2.0 e 1.6 giorni (32.2 e 35°C), la larva in

5.9 e 5.6 giorni (32.2 e 35°C), la pupa in 2.5 e 3.8 giorni (32.2 e 35°C) (Obrycki e Tauber 1981; Xia *et al.* 1999).

9.2 Uovo

Le uova hanno forma affusolata, di colore variabile dal giallo al rosso-arancio. Qualche giorno prima della schiusa, le uova assumono una colorazione grigia. Le uova sono deposte raggruppate in cluster, attaccate al substrato nell'estremità più stretta. Grazie a un secreto colleterico prodotto da apposite ghiandole annesse all'apparato ovopositore della femmina. I cluster vengono generalmente deposti sulla pagina inferiore delle foglie o nelle fessure della corteccia e in ogni caso nelle vicinanze dell'infestazione (Hodek 1973).

In *C. septempunctata*, la temperatura ottimale alla quale viene deposto il maggior numero di uova è compresa tra 24°C (Arshad e Parvez 2008) e 25°C (Xia *et al.* 1999). Il numero di uova deposte raggiunge a questa temperatura un valore di poco inferiore alle 20 uova per giorno per femmina (Xia *et al.* 1999).

9.3 Larva

Le larve sono di tipo eruciforme, hanno forma allungata e presentano setole, peli e tubercoli.

Il capo è prognato, ha forma quadrata ed è completamente o parzialmente sclerificato.

Le antenne, molto ridotte, presentano tre segmenti, con il primo corto e largo, il secondo piuttosto lungo, a volte tanto quanto il primo e con forma cilindrica, mentre il terzo segmento delle antenne è corto, leggermente sclerificato. Il secondo segmento presenta sempre una spessa setola o una corta spina.

L'apparato boccale è di tipo masticatore: le mandibole sono di forma triangolare con due sporgenze acuminate di forma denticolare, però può essere presente anche un'ulteriore fila di sporgenze acuminate.

Sono presenti i palpi mascellari, formati da tre segmenti, di cui quello terminale è largo e robusto. I palpi labiali hanno uno o due segmenti, il premento è di forma variabile ma spesso cilindrica. Le zampe sono allungate, con femore, tibia e tarso spesso cilindrici rendono le larve particolarmente adatte ai movimenti veloci e alla cattura delle prede. Un gruppo di setole ed un uncino sono situati all'apice del tarso. In molte larve c'è un'unghia, larga o stretta, alla base dell'uncino.

Le larve di coccinella posseggono un esoscheletro ben sviluppato. Il pronoto è formato da 2 o 4 placche sclerificate. Il noto del mesotorace e del metatorace è formato da due placche allungate di forma ovale, ma che a volte sono tonde o quadrate.

Le differenze morfologiche e cromatiche tra le diverse età larvali, così come le proporzioni nelle dimensioni e le caratteristiche dell'esoscheletro, sono piuttosto stabili e ne garantiscono il riconoscimento.

Le larve di III e IV età *C. septempunctata* hanno disegni e colori più netti, il capo e le zampe hanno dimensioni piccole in proporzione al corpo delle larve di I e II età, dai colori monocromatici.

Dopo la schiusa delle uova le larve rimangono, per un periodo di tempo che può arrivare ad un giorno, sul guscio dell'uovo di cui si nutrono, e spesso si cibano delle uova non fecondate o delle larve di quelle uova schiuse tardivamente. In seguito si allontanano muovendosi liberamente alla ricerca di altro cibo.

La larva smette di alimentarsi prima della muta, tramite la quale si libera del vecchio esoscheletro ormai troppo piccolo e passa alla successiva età larvale. Per diversi giorni, prima del passaggio alla fase di pupa, la larva di quarta età rimane immobile e non si alimenta. Alcuni autori distinguono questo stadio dalle precedenti età larvali, definendolo "prepupa" (Hodek 1973).

9.4 Pupa

La pupa si forma dopo il periodo "pre-pupale" dalla larva di quarta età, che si attacca al substrato prescelto con la parte terminale dell'addome mediante un secreto colleterico. Successivamente, l'ultima esuvia larvale persiste, indurisce e costituisce un involucro che ricopre totalmente il corpo della larva in metamorfosi verso lo stadio di adulto.

Presenta un involucro esterno di colore variabile e la colorazione varia a seconda delle condizioni ambientali in cui si trova, passando da un colore arancio chiaro in situazioni di alte temperature e bassa umidità (35 °C, 55 % u.r.), mentre nelle condizioni opposte il colore diventa marrone scuro (15 °C, 95 % u.r.) (Hodek 1973).

La pupa è di tipo obtecto, ma prima del completo indurimento non è totalmente immobile: se disturbata può effettuare dei movimenti alzando la parte del capo sino al punto di attacco al substrato diverse volte.

9.5 Adulto

Gli adulti hanno dimensioni medio-piccole, variabili tra 0.8-18 mm di lunghezza.

Il corpo è ovale, con il dorso convesso ed il ventre piatto. La superficie delle elitre è liscia e più o meno lucida.

Il capo, prognato, è proteso in avanti e presenta gli uriti fusi tra loro, le antenne sono inserite di fronte agli occhi composti; gli ocelli, uno o due, non si riscontrano con particolare frequenza.

L'apparato boccale è di tipo masticatore, con il labbro superiore chiaramente visibile dall'alto. La mandibola, spessa e falciforme, è formata nella parte superiore da una parte incisiva ed una molare. La parte incisiva ha due denti che formano l'apice biforcuto della mandibola stessa. La parte molare è formata dalla protuberanza molare che consiste in due denti situati in posizione obliqua. Sia la parte ventrale che dorsale della mandibola portano sete e sensilli.

Il protorace è curvato in avanti, il pronoto è convesso. Il margine anteriore è spostato a coprire la base della testa. Del torace, il primo segmento è di norma il più sviluppato e l'unico dotato di mobilità. La gran parte del meso e metatorace è coperto dalle elitre. Lo scutello mesotoracico è l'unica parte visibile del noto.

Le zampe sono di tipo cursorio. La coxa ha forma ovale, con la parte centrale più larga. Il femore è allungato, piuttosto robusto. La tibia è snella e a volte protesa verso l'esterno. Il tarso è pseudotrimerico, con formula tarsale 3 - 3 - 3 per entrambi i sessi.

Le elitre, di consistenza coriacea, sono convesse e dalla caratteristica colorazione rossa con sette punti neri, tre per ognuna più uno suddiviso tra le due elitre nel punto di contatto anteriore. Le ali posteriori sono membranacee e funzionanti. Le elitre dell'adulto appena fuoriuscito dall'esoscheletro della pupa, sono morbide e di colore chiaro, senza le classiche macchie nere. Il secondo paio di ali viene proteso al di sotto delle elitre, le quali assumo il colore caratteristico gradualmente.

Avvengono molti cambiamenti nel corso di poche ore, ma il colore può rimanere chiaro anche per molte settimane prima di raggiungere la colorazione tipicamente rossastra, il che rende possibile la distinzione tra gli adulti svernanti e quelli delle nuove generazioni (Hodek 1973).

L'addome, variamente conformato e sviluppato, è sessile e si compone di 10 uriti, di cui al Massimo 8 sono riconoscibili dal dorso e 6 dal ventre. Il nono e di frequente anche l'ottavo sono interni all'addome apparente; il decimo, anale, è presente solo in alcuni gruppi, ove risulta assai ridotto. Il primo e a volte pure il secondo sternite si connettono intimamente al metasterno. L'estremo tergite visibile fuoriesce di regola dall'estremità distale delle elitre e prende allora il nome di pigidio. Gli organi della riproduzione sboccano all'esterno dietro il nono sternite, nei maschi, e in corrispondenza dello stesso, nelle femmine, che non dispongono in alcun caso noto di un vero e proprio ovopositore, bensì di strutture in pratica equivalenti e riferibili nel complesso a quelle convenzionalmente definite di sostituzione (Masutti e Zangheri, 2001).

9.6 Abitudini alimentari

Gli adulti e le larve dei *Coccinellidae* si cibano di diverse specie: Omotteri sternorrinchi, acari, giovani larve di Lepidotteri, Coleotteri ed Imenotteri, piccoli Ditteri e Tisanotteri. In generale il regime alimentare è di tipo polifago.

C. septempunctata è afidofaga, e comunque all'interno di questa superfamiglia *Afidoidea* si può definire polifaga.

Qui di seguito vengono elencate alcune delle specie predate da *C. septempunctata*: *Acyrtosiphon pisum*, *Aphis craccivora*, *Aphis fabae*, *Aphis gossypii*, *Aphis urticae*, *Hyalopterus pruni*, *Lipaphis erysimi*, *Longiunguis donacis*, *Macrosiphoniella artemisiae*, *Megoura viciae*, *Myzus persicae*, *Uromelan aeneus*.

L'alimentazione basata sugli afidi non si limita al risucchio dei fluidi dell'insetto, ma comprende anche il consumo delle parti solide del corpo. Il tipo di alimentazione varia però anche in relazione alle dimensioni di preda e predatore.

Quando la preda è troppo grande, viene solamente risucchiata la parte fluida dell'insetto. Questo comportamento è tipico delle larve di I e II età, mentre le larve di età successiva e gli adulti possono consumare la preda completamente (Hodek 1973).

Inoltre, per le caratteristiche predatorie e l'ampia varietà di prede di cui si può cibare, *C. septempunctata* ha la possibilità di essere utilizzata come metodo di lotta biologica, come diversi lavori hanno dimostrato per quanto riguarda le infestazioni di popolazioni di afidi (Shannag e Obeidat 2007; Bianchi e van der Werf 2003).

Gli insetti adulti scelgono quale sarà l'alimentazione delle larve nel momento in cui eleggono il sito di deposizione delle uova, infatti la scarsa mobilità delle larve, rispetto all'insetto adulto, non consente loro un'ampia esplorazione alla ricerca di cibi differenti. Inoltre, la scelta del cibo dipende in parte anche dalle preferenze dell'insetto adulto per alcuni habitat. Quando il cibo gradito è scarsamente disponibile, gli adulti possono conservare la potenziale disponibilità di cibo e non nutrirsi per lunghi periodi, oppure possono alimentarsi con prede alternative. Anche l'ovideposizione rallenta, ma nel momento in cui la disponibilità di prede ritorna sufficiente, gli adulti riprendono ad ovideporre.

Il cibo di origine vegetale, come polline o nettare, è molto importante come fonte cibo anche per gli individui zoofagi, come *C. septempunctata*, perché costituisce un'integrazione essenziale di nutrienti e ne aumenta la sopravvivenza quando le prede sono scarsamente disponibili.

Nel caso di alimentazione con diverse specie, è stato studiato come, a volte, questi insetti rifiutino le prede che si sono sviluppate su determinate piante, in relazione alle sostanze contenute dalle piante che rendono la preda non gradita. In tal caso, si può avere un rallentamento nell'ovideposizione e una diminuzione della sopravvivenza di uova e larve.

Lo stesso comportamento può accadere nel caso in cui individui specializzati nella predazione di un determinato insetto, si alimentano con prede di altro tipo (Hodek 1973).

9.7 Cannibalismo

E' possibile osservare, all'interno di una popolazione di *Coccinellidae*, fenomeni di cannibalismo.

Principalmente questo fenomeno è rivolto alle uova o ad individui appena mutati. In natura, probabilmente, questo comportamento aumenta la sopravvivenza di larve nate prima, ma risulta un forte ostacolo all'allevamento massale di questo insetto.

Nel contesto di un allevamento di tale specie, per ridurre questo fenomeno è opportuno isolare le larve appena dopo la schiusa per poi procedere all'allevamento in singole gabbie o, in alternativa, aumentare la superficie calpestabile all'interno delle gabbie, riempiendole con trucioli di legno.

Il cannibalismo aumenta le probabilità di sopravvivenza di una larva solo in condizioni di densità di prede molto bassa (Hodek 1973).

9.8 Habitat di diffusione

Durante tutti gli stadi, gli individui della specie vivono sulle piante dove si trovano le loro prede, o sul terreno nelle vicinanze di queste. La dipendenza dall'habitat è dovuta, infatti, principalmente alla disponibilità di prede oltre che alle condizioni ambientali. L'insetto preferisce piante con dimensioni inferiori a 0.5 m di altezza, a conferma che le condizioni microclimatiche sono di primaria importanza per *C. septempunctata* (Iperti 1965). La differenza nella distribuzione spaziale dell'insetto non è invece dovuta alla disponibilità di prede, come dimostrato da un successivo esperimento (Iperti 1966), dove sono state infestate differenti piante con *Aphis fabae* e studiata la distribuzione di *C. septempunctata*. Gli adulti, a causa dell'elevata mobilità, e perché spesso non visitano ospiti specifici durante la ricerca di cibo, possono diffondersi in luoghi distanti da quello di nascita (Hodek 1973).

9.9 Ciclo

Gli adulti di *C. septempunctata*, e la loro prole, all'approssimarsi dell'inverno, alla fine della stagione vegetativa, si spostano sulle piante ancora ospiti di afidi, come ad esempio quelle di fagiolo, infestate da *Aphis fabae*.

Ad inizio primavera gli adulti si nutrono degli afidi presenti sugli arbusti nelle vicinanze dei luoghi di svernamento, dove non avviene, normalmente, né l'oviposizione né lo sviluppo delle larve. Gradualmente gli adulti svernanti si spostano inizialmente su piante foraggere, e successivamente su altre colture, dove trovano abbondanze di afidi e possono iniziare ad ovideporre. Spesso le larve completano lo sviluppo su queste piante.

Quindi i giovani adulti girovagano in cerca di cibo, principalmente su piante infestanti e spesso in luoghi umidi (Hodek 1973).

In estate la mancanza di afidi spinge le coccinelle a cercare cibo in habitat non specifici, che spesso sono gli unici luoghi dove possono alimentarsi (Ipert 1965). Il cambiamento di habitat operato dalle coccinelle è dovuto dai cambiamenti stagionali di ospite da parte delle loro prede, gli afidi. Non trovando le prede essenziali nei diversi habitat visitati, è possibile ritrovare le coccinelle solo nello stadio adulto, per l'impossibilità di riprodursi in condizioni di mancanza di cibo.

1. AA.VV., 1989. Piante medicinali ed aromatiche. Edizioni REDA, Torino.
2. Agrawal AA, 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entom. Exp. Appl.* 115: 97-105.
3. Agrawal AA, Strauss SY, Stout MJ, 1999. Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution* 53: 1093-1104.
4. Andrewartha HG, Birch LC, 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
5. Arshad A, Parvez PQ, 2008. Effect of varying temperature on the survival and fecundity of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Lipaphis erysimi* (Hemiptera:Aphididae). *J. of Entomology* 5: 133-137.
6. Barbagallo S, Tremblay E, 2000. Manuale di zoologia agraria. Delfino Editore, Roma.
7. Begon M, Harper JL, Townsend CR, 1996. Ecology-individuals, populations and communities. 3^a ed. Blackwell Science, Cambridge, MA.
8. Benedek B, Gjoncaj N, Saukel J, Kopp B, 2007. Distribution of phenolic compounds in middle european taxa of the *Achillea millefolium* L. aggregate. *Chemistry & Biodiversity*. 4, 849-857.
9. Berryman AA, 2002. Population: a central concept for ecology? *Oikos* 97: 439-442.
10. Berryman AA, Michalski J, Gutierrez AP, Arditi R, 1995. Logistic theory of food web dynamics. *Ecology* 76: 336-343.
11. Berryman AA, Stenseth NC, Isaev AS, 1987. Natural regulation of insect herbivores in forest ecosystems. *Oecologia* 71: 174-184.
12. Bianchi FJJA, van der Werf W, 2003. Model evaluation of the function of prey in non-cropland habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecological Modelling* 171: 177-193.
13. Blackman RL, Eastop VF, 1984, Aphids on the world's crops, an identification guide. Wiley, New York.
14. Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
15. Capinera JL, 2001. Green Peach Aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Insecta: Hemiptera: Aphididae). Florida University.

16. Cernaj P, Galambosi B, Helemikova A, 1991. Effect of spacing and cultivation site on some biological and agricultural properties of *Achillea collina* Becker. *Herba Hungarica*. 30: 15-26.
17. Chinery M, 1998. Guida degli insetti d'Europa. Franco Muzzio Editore, Bologna.
18. Cline MG, Agatep AO, 1970. Temperature and photoperiodic control of developmental responses in climatic races of *Achillea*. *Plant Cell Physiol*. 11: 599-608
19. Cohen RW, Waldbauer GP, Friedman S, Schiff NM, 1987. Nutrient self-selection by *Heliothis zea* larvae: a time lapse film study. *Entomol. Exp. Appl.* 44: 65-73.
20. Cornell HV, Hawkins BA, 2003. Patterns of herbivorous insect response to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. *Am. Nat.* 161: 507-522.
21. Darwin C, 1859. The origin of species by means of natural selection. Murray, London.
22. Ehrlich P, Roughgarden J, 1987. The Science of Ecology. Macmillan Publishing Company, New York.
23. Ehrlich PR, Raven PH, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
24. Essig O, 1948. The most important species of aphids attacking cruciferous crops in California. *Hilgardia* 18: 405-422.
25. Forbes SA, 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Illinois Natur. Hist. Survey* 15: 537-550.
26. Francis F, Haubruge E, Hastir P, Gaspar C, 2001. Effect of aphid host plant on development and reproduction of the third trophic level, the predator *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entom. Soc. of Am.* 30: 947-952.
27. Getz WM, Gutierrez AP, 1982. A perspective on systems analysis in crop production and insect pest management. *Annu. Rev Entomol.* 27: 447-466.
28. Gompertz B, 1825. On the nature of the function expressing the law of human mortality. *Philos. Trans. R. Soc. London* 115: 513-585.
29. Gutierrez AP, 1986. Analysis of the interaction of host plant resistance, phytophagous and entomophagous species. In: Interaction of host plant resistance and parasitoids and predators of insect. DJ Boethel, RD Eikenbary. pp: 198-215. Halsted Press, New York.
30. Gutierrez AP, 1996. Applied population ecology: a supply-demand approach. Wiley, New York.
31. Gutierrez AP, Baumgärtner J, 1984. Multitrophic models of predator—prey energetics. II. A realistic model of plant-herbivore-predator interactions. *Can. Entomol.* 116:933-949.

32. Gutierrez AP, Wang Y, 1977. Applied population ecology: models for crop production and pest management. In: Proc. IIASA workshop on pest management modelling. Holling CS, Norton GA. 25-28 Ottobre, Laxenburg, Austria.
33. Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB, 1960. Community, structure population control and competition. *Am. Natur.* 94: 421-425.
34. Hares JD, 1992. Effects of plant variation on herbivore-natural enemy interactions. In: Plant resistance to herbivores and pathogens-Ecology, evolution and genetics. R.S. Fritz, E.L. Simms. The University of Chicago Press. Chicago.
35. Heathcote GD, 1962. The suitability of some plant hosts for the development of the peach-potato aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). *Entomol. Exp. Appl.* 5: 114-118.
36. Hille Ris Lambers D, 1938. Contributions to a monograph of the Aphididae of Europe. I. The genus *Macrosiphoniella* Del Guercio, 1911. *Temminckia* 3: 1-44.
37. Hodek I, 1973. Biology of Coccinellidae. Junk WNV. The Hague.
38. Hopkins RJ, van Dam NM, van Loon JJA, 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 54: 57-83.
39. Horsfall JL, 1924. Life history studies of *Myzus persicae* Sulzer. Pennsylvania Agric. Agricultural Experiment Station Bulletin 185.
40. Huffaker CB, Berryman A, Turchin P, 1999. Dynamics and regulation of insect populations. In: Ecological entomology. Huffaker CB, Gutierrez AP. pp. 269-274 Wiley, New York.
41. Huffaker CB, Gutierrez AP, 1999. Ecological entomology. Wiley and Sons, Inc. New York.
42. Hughes RD, Gilbert N, 1968. A model of an aaphid population-a general statement. *J. Anim. Ecol.* 37: 553-563.
43. Ipertì G, 1965. Contribution à l'étude de la spécificité chez les principales coccinelles aphidiphages des Alpes-Maritimes et des Basses-Alpes. *Entomophaga* 10: 159-178.
44. Ipertì G, 1966. Some components of efficiency in aphidophagous coccinellids of south-east France. In: Ecology of aphidophagous Insects. Hodek I. Academia, Praha and Junk, The Hague.
45. Karban R, Baldwin IT, 1997. Induced responses to herbivory. Chicago University Press, Chicago.
46. Larson KC, Whitham TG, 1991. Manipulation of food resources by a gall-forming aphid: the physiology of source-sink interactions *Oecologia* 88: 15-21.
47. Leonard MD, Walker HG, Enari L, 1970. Host plants of *Myzus persicae* at the Los Angeles State and County Arboretum, Arcadia CA. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 72: 294-312.

48. Leslie PH, 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
49. Lindeman RL, 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
50. Lindroth RL, Barman MA, Weisbrod AV, 1991. Nutrient deficiencies and the gypsy moth, *Lymantria dispar*: effects on larval performance and detoxification enzyme activities. *J. Insect Physiol.* 37: 45-52.
51. Lotka AJ, 1925. *Elements of physical biology*. Williams e Wilkins, Baltimore, MD. Ristampato nel 1956. *Elements of mathematical biology*. Dover, New York.
52. Lowery DT, Sears MK, 1986. Effect of exposure to the insecticide azinphosmethyl on reproduction of green peach aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 79: 1534-1538.
53. MacGillivray ME, Anderson GB, 1958. Production of apterous and alate progeny by apterous and alate viviparae of *Macrosiphum solanifolii* Ashm. (Homoptera: Aphididae). *Canad. Entomol.* 90: 241-245.
54. Madeo M, Morlacchi P, Mingozzi M, Giorgi A, Onelli E, Lozzia GC, Baumgärtner J, 2009. Aphid infestations influence growth and bioactive compounds, and induce resistance in *Achillea collina* Becker ex Rchb. *Plants from High Altitude – Phytochemistry and Bioactivity. A Joint Symposium of the Phytochemical Society of Europe (PSE) and the Austrian Pharmaceutical Society (ÖPhG), University Centre Obergurgl, Tyrol, Austria, 26 – 29 April 2009.*
55. Malthus TR, 1798. *An essay on the principle of population as it affects the future of society*. 2a ed. Johnson J, London.
56. Manachini B, Cinanni L, 2004. First indications on the development of *Myzus persicae* (Sulzer) (Rhynchota Aphididae) on different herbaceous species. *Boll. Zool. Agr. Bachi. Ser. II.* 36, 53-62.
57. Masutti L, Zangheri S, 2001. *Entomologia generale e applicata*. Cedam, Padova.
58. Obrycki JJ, Tauber MJ, 1981. Phenology of three Coccinellid species: thermal requirements for development. *Ann Entomol. Soc. Am.* 74: 31-36.
59. Odum EP, 1963. *Ecology*. Holt, Rinehart and Wilson. Inc.
60. Price PW, 1999. The concept of ecosystem. In: *Ecological entomology*. Huffaker CB, Gutierrez AP. pp. 269-274. Wiley, New York.
61. Reiners WA, 1986. Complementary models for ecosystems. *Am. Nat.* 127: 59-73.
62. Severini M, 1990. Theory and practice of parameter estimation of distributed delay models for insect and plant phenologies. In: *Meteorology and Environmental Sciences*. R. Guzzi, A. Navarra e J. Shukla. World Science, pp: 674-719.

63. Shannag HK, Obeidat WM, 2006. Voracity and conversion efficiency by larvae of *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis fabae* Scop. (Homoptera: Aphididae) reared on two faba bean cultivars with different levels of resistance. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 521 – 527.
64. Shannon RE, 1975. *Systems simulation: the art and science*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New York.
65. Shean B, Cranshaw WS, 1991. Differential susceptibilities of green peach aphid (Homoptera: Aphididae) and two endoparasitoids (Hymenoptera: Encyrtidae and Braconidae) to pesticides. *J. Econ. Entomol.* 84: 844-850.
66. Si XT, Zhang ML, Shi QW, Kiyota H, 2006. Chemical constituents of the plants in the genus *Achillea*. *Chemistry & biodiversity.* 3, 1163-1180.
67. Slansky F Jr, Wheeler GS, 1989. Compensatory increases in food consumption and utilization efficiencies by velvet-bean caterpillars mitigate impact of diluted nutrients on growth. *Entomol. Exp. Appl.* 51: 175-187.
68. Smith RL, Smith TM, 2001. *Ecology and Field Biology*. Longman, San Francisco.
69. Sobhani von Parvis, 1970. Biologie, Morphologie und phytopathologische Bedeutung der *Macrosiphoniella*-Arten und *Dactynotus*-Art der Schafgarbe (Homoptera:Aphididae). *Zeitschrift für Angewandte Zoologie.* 57: 145-195; 57: 265-301.
70. Solomon J, 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.
71. Stout MJ, Workman KV, Bostock M, Duffey SS, 1998. Stimulation and attenuation of induced resistance by elicitors and inhibitors of chemical induction in tomato (*Lycopersicon esculentum*) foliage. *Entom. Exp. Appl.* 86: 267-279.
72. Tamaki G, Annis B, Weiss M, 1981. Response of natural enemies to the green peach aphid in different plant cultures. *Env. Entomol.* 10: 375-378.
73. Tansley AG, 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-304.
74. Tansley AG, 1939. *The British islands and their vegetation*. Cambridge UP, London.
75. Thaler JS Stout MJ, Karban R, Duffey SS, 2001. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. *Ecol. Entomol.* 26: 312-324.
76. Tremblay E, 1999. *Entomologia Applicata*. Liguori Editore, Napoli.
77. Uvarov B, 1931. Insects and climate. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* 79: 1-247.
78. Van Emden HF, Eastop VF, Hughes RD, Way MJ, 1969. The ecology of *Myzus persicae*. *Annu. Rev. Entomol.* 14: 197-270.

79. Van't Hof HM, Martin MM, 1989. The effect of diet water content on energy expenditure by third-instar *Manduca sexta* larvae. *J. Insect Physiol.* 35: 433-436.
80. van't Hoff JH, 1896. *Studies in chemical dynamics*. Williams & Norgate, London.
81. Vansickle J, 1977. Attrition in distributed delay models. *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.* 7: 635-638.
82. Verhulst PF, 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10: 113-126.
83. Volterra V. 1923. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Naz. Linnei* 2: 31-113.
84. von Foerster H, 1959. Some remarks on changing populations. In: *The kinetics of cellular proliferation*. F. Stohlman Jr, pp. 382-407. Grune & Stratton, New York.
85. Watt KEF, 1966. *Systems analysis in ecology*. New York Academic, New York.
86. Willuhn G, 2002. *Teedrogen und Phytopharmaka*. 4th edition, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
87. Xia JY, van der Werf W, Rabbinge R, 1999. Temperature and prey density on bionomics of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) on cotton. *Environ. Entomol.* 28: 307-314.

ENTOMOCENOSI E PIANO DI CAMPIONAMENTO

10. Introduzione

10.1 Comunità entomocenotica

L'oggetto del lavoro è un sistema biotico legato all'agroecosistema *Achillea collina* Becker. e costituito da diverse unità: pianta, fitofagi, antagonisti naturali. Ognuna di queste è in relazione con le altre, fattori biotici e con l'ambiente, fattori abiotici con dinamiche che mutano nel tempo e nello spazio (Egerton 1973).

Come anticipato nel capitolo introduttivo, la comunità cenotica legata all'agroecosistema officinale risulta molto ricca e sembra poco alterata dall'intervento di gestione agronomica, che non comprende trattamenti insetticidi.

L'intervento umano infatti ha notevolmente semplificato la diversità di specie vegetali, riducendole ad una sola, ossia la coltura, ma la conduzione rigorosamente in regime biologico e l'adozione di apposite tecniche agronomiche, come il telo pluriennale di pacciamatura, hanno influito positivamente sul mantenimento di una struttura biotica naturale, spontanea.

Quindi, data la complessità della comunità entomocenotica, risulta indispensabile un'accurata indagine in campo per individuare le specie presenti e per selezionare quelle più rappresentative ed interessanti ai fini della presente ricerca. I criteri per la selezione delle specie più interessanti sono stati quelli dell'abbondanza relativa e del ruolo della popolazione nelle interazioni all'interno della catena trofica individuata.

10.1.1 Approccio demografico: la pianta come insieme di popolazioni

L'intento di descrivere il sistema tri-trofico legato alla coltura di *A. collina* nel suo complesso, pone la necessità di includere l'intero sistema di popolazioni in un unico quadro teorico, che condivida un approccio comune.

In continuità con l'approccio adottato per la trattazione delle popolazioni di afidi (livello 2) e delle coccinelle (livello 3), anche nei confronti della pianta si assume un approccio di tipo demografico, in cui l'oggetto è rappresentato da popolazioni di individui di età diverse che cambiano nel tempo, le cui dinamiche temporali risultano determinate da processi base come fecondità, mortalità, immigrazione ed emigrazione (Gutierrez et al. 1975).

In tal senso, la pianta può essere vista come un insieme di componenti strutturali indipendenti da un punto di vista demografico e che interagiscono tra loro, proprio come differenti popolazioni di una comunità ecologica (Harper e White 1974; Tamó e Baumgärtner 1993). Le interazioni, di carattere competitivo all'interno della "super-popolazione" pianta, si estendono in realtà anche all'esterno, verso le popolazioni di artropodi della comunità; si delinea così un sistema multitrofico (Gutierrez *et al.* 1975).

Il modello concettuale per la rappresentazione modellistica della pianta è stato tratto dalla letteratura classica sull'argomento (Penning de Vries e van Laar 1982; Campbell e Norman 1998; Lövenstein *et al.* 1995). Sulla base dei concetti espressi in letteratura e sulle conoscenze già note sulla sua struttura, la pianta viene interpretata come l'insieme di quattro sotto-popolazioni:

- Foglie basali
- Foglie del culmo;
- Culmi fioriferi (comprensivi di fiori e semi);
- Apparato ipogeo (radici annuali + rizoma).

10.2 Piano di campionamento

10.2.1 Piano di campionamento preliminare

Il lavoro di ricerca è cominciato con un piano preliminare di campionamento di insetti all'interno di due campi coltivati ad *A. collina*, localizzati a Dazio (SO) e a Poschiavo (Cantone dei Grigioni, CH). Da questa indagine preliminare, ripetuta per due anni, si sono potute selezionare diverse popolazioni che formassero un sistema in interazione trofica tale da poter essere rappresentativo della comunità cenotica e di cui fosse possibile studiare le dinamiche demografiche risultanti da processi interni e di interazione con i fattori esterni. Un tale insieme è stato soddisfacentemente individuato in un sistema di 3 popolazioni in interazione tri-trofica.

10.2.2 Piano di campionamento ottimale

La presente ricerca si prefigge l'obiettivo generale di un incremento della conoscenza dei fattori che influenzano le dinamiche delle popolazioni in interazione trofica, attraverso lo studio e la considerazione dei processi fondamentali per la crescita e l'interazione delle popolazioni.

Entomocenosi e piano di campionamento

Tuttavia, i dati raccolti in seguito al campionamento preliminare sono stati elaborati al fine di disegnare un piano di campionamento efficace, facendo un uso razionale delle proprie risorse in termini economici.

Infatti, attraverso l'analisi della distribuzione spaziale nel campo, grazie a tecniche ampiamente utilizzate in ecologia applicata, è possibile ricavare informazioni importanti circa le caratteristiche biologiche della popolazione oggetto del campionamento.

Taylor (1961) e Iwao (Iwao e Kuno 1968) infatti proposero due tecniche di regressione lineare per la descrizione della distribuzione in campo degli individui di una popolazione. I parametri di tali modelli assumono un importante valore biologico, poiché indicano il tipo di distribuzione della specie considerata, ossia se aggregata, casuale o regolare. L'informazione ha un chiaro e rilevante peso nell'ottica di una fase di campionamento in campo, in cui bisogna cercare di ottenere la miglior stima circa la presenza e densità della popolazione e il minor numero di campioni possibile con il grado di precisione prescelto (Karandinos 1976, Green 1970).

Sulla base di tali informazioni, è quindi possibile calcolare la dimensione ottimale del campione, in funzione di un ricercato livello di precisione e delle finalità del campionamento.

11. Materiali e metodi

11.1 Piano di campionamento preliminare

11.1.1 Aspetti generali

Allo scopo di conoscere la comunità di insetti presente nell'agroecosistema *A. collina* e di descrivere efficacemente la distribuzione delle specie all'interno del campo, è stato adottato un metodo di campionamento intensivo, ossia limitato alla superficie interessata dalla coltura e nel periodo colturale di due anni successivi. I campi visitati sono localizzati in due località alpine, a Poschiavo (CH) e a Dazio (SO); ogni campo è stato suddiviso in 9 "strata" (Cochran 1963).

L'unità di campionamento scelta è stata la pianta e si è adottata la tecnica del 'frappagé', ossia dello scuotimento della pianta allo scopo di raccogliere in un contenitore posto alla base gli insetti presenti sull'ospite vegetale. All'interno di ogni 'strata', le piante sono state scelte in modo randomizzato e generalmente l'intervallo tra le campionature, ossia il 'timing', è stato di tre settimane (Southwood 1978).

11.1.2 Aspetti operativi

Campo

I due campi disponibili sono caratterizzati da differenze nell'impianto colturale che hanno richiesto alcune modifiche rispetto alla pianificazione generale preliminare.

In particolare, a Poschiavo le piante sono coltivate in un campo unico, di forma rettangolare che misura 15m x 75m; ad ogni campionamento si è provveduto a posizionare sul margine esterno del campo quattro paline di bambú a delimitare i nove strata entro cui prelevare le piante. A Dazio invece, le piante sono distribuite in diverse particelle (circa 4m x 4m) contigue ma intervallate da corridoi vuoti larghi circa 50 cm; di conseguenza sono state scelte 9 particelle.

Per ogni strata o particella, sono state campionate tre piante, dimensione minima del campione da permettere l'analisi statistica delle varianze e il calcolo della variabilità espresso come errore standard (Southwood 1978). Infatti, è stata eseguita un' ANOVA (Spss, inc.) per verificare l'assenza di differenze significative tra gli strata e per poter adottare di

Entomocenosi e piano di campionamento

conseguenza l'intero campo come 'universo di campionamento' omogeneo e le piante come repliche.

La raccolta degli insetti mediante scuotimento direttamente dalla pianta é avvenuta mediante l'uso di contenitori di plastica (\varnothing 12,5 cm; h 11 cm), ampi a sufficienza per contenere la caduta. Successivamente il contenuto é stato travasato in barattoli piú piccoli (\varnothing 6,3 cm, h 8 cm) ciascuno dei quali assegnato ad una sola pianta e pertanto contrassegnato con il numero dello strata e della pianta corrispondente.

In questo modo si sono potute effettuare stime relative, ma comunque riconducibili all'unitá di superficie del terreno grazie alla conoscenza del sesto d'impianto (20 cm x 20 cm).

A campionamento concluso, i 27 definitivi barattoli venivano riposti in una borsa termica raffreddata con mattonelle di ghiaccio ed eventualmente in frigorifero a 5 °C durante la notte al fine di preservare il contenuto biologico fino al raggiungimento del laboratorio. La temperatura bassa ha permesso sia la conservazione dei tessuti animali cosí protetti dalle alte temperature estive che ne avrebbero altrimenti determinato la decomposizione, sia il rallentamento del metabolismo e dell'attivitá degli insetti in modo da evitare fenomeni predatori o di cannibalismo che altererebbero i risultati del campionamento.

Contestualmente alla raccolta, sono state fatte osservazioni sulla fenologia e misurazioni di tipo biometrico su piante non campionate, per ottenere dati sull'accrescimento della pianta. In particolare, si sono contate, pesate e misurate le foglie basali, le foglie del culmo per ogni culmo, i culmi per ogni pianta e il rizoma; il tutto é stato ripetuto su un numero di piante variabile da 3 a 5 a seconda del momento della stagione. Per la pesatura ci si é avvalsi di una bilancia professionale a pile (precisione: 0.1 gr). L'apparato radicale é stato escluso dai rilievi biometrici.



Fig.10Cespo di *A. collina*, considerato l'unitá base del campionamento (a sinistra); parcella colturale a Dazio (a destra).

Laboratorio

Gli insetti raccolti sono stati portati in laboratorio per il loro riconoscimento e conteggio.

Innanzitutto, gli esemplari di afidi mummificati sono stati separati dal resto del contenuto di ogni barattolo e posti in contenitori separati in attesa dello sfarfallamento del relativo parassitotide.

Quindi, é stato versato dell'alcool (70%) all'interno dei barattoli in modo da permettere la conservazione degli esemplari raccolti e da ottenere una loro diluizione in mezzo liquido, conveniente per la successiva fase di separazione e riconoscimento.

Il contenuto di ogni barattolo, debitamente ripulito del materiale vegetale accidentalmente raccolto e di ogni altro elemento di disturbo, é stato vagliato accuratamente, le specie diverse piú grandi sono state separate, contate e per ognuna é stato conservato un campione all'interno di una provetta, sempre in alcool al 70%. I risultati sono stati annotati.

Per quanto riguarda invece le colonie di afidi, di micro-immenotteri, acari e tripidi, ci si é avvalsi dell'uso di uno stereoscopio e di un maschera grafica per la conta, ossia la 'Pedigo counting mask' (fig.2) (Pedigo e Buntin 1993); tale maschera consiste in un disco nero su cui sono incise delle aree bianche che rappresentano una percentuale costante della superficie totale; distribuendo gli elementi da contare su questo disco in modo omogeneo, come ad esempio in un mezzo liquido, e contando solo gli elementi presenti sulle aree bianche, si ottiene una stima del numero totale di elementi. Il numero totale é ricavabile dalla percentuale di area totale rappresentata dalle superfici bianche.

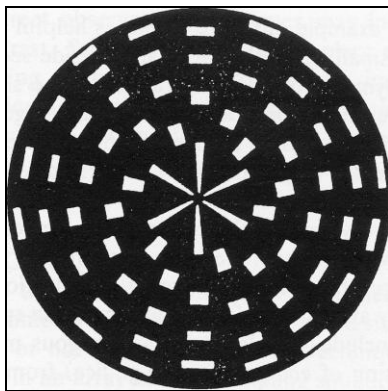


Fig.11 Maschera di Pedigo; la superficie bianca corrisponde al 60% del totale.

Dopo la scrematura iniziale da insetti diversi dagli afidi, il contenuto liquido del barattolo contenente questi omotteri é stato riversato in una piastra Petri sul cui fondo, esternamente, era stato appositamente collocato il disco della maschera di Pedigo; in tal modo é stato possibile procedere al conteggio rapido degli individui e da questo risalire al numero totale.

Entomocenosi e piano di campionamento

Il riconoscimento delle specie é stato possibile grazie alla consulenza di testi entomologici e di esperti presenti in Istituto, come la prof.ssa Limonta per gli afidi, il Sig. Regalin per i coleotteri e gli eterotteri e il prof. Süß per i ditteri e gli imenotteri.

I dati sono stati annotati in un foglio excel e successivamente rielaborati per i calcoli.

11.2 Piano di campionamento ottimale

Dinamiche temporali

I dati raccolti durante i due anni di campionamento preliminare sono stati elaborati in modo tale da ottenere le fluttuazioni delle densità delle popolazioni interessanti nel corso della stagione e nella località indagata e in modo tale da permetterne una rappresentazione grafica con Excel. I dati di ogni singola specie sono stati estrapolati singolarmente in modo da ottenere un quadro complessivo del sistema con le varie componenti separate e ben individuabili.

Con l'obiettivo di fornire un quadro visuale dei principali fattori influenti su tali dinamiche temporali, sono stati richiesti ed ottenuti dall'A.R.P.A. (Agenzia Regionale per la Protezione Ambientale) e dal Servizio Meteorologico svizzero, i seguenti dati meteorologici relativi alle annate corrispondenti ai campionamenti: temperatura minima e massima quotidiana, radiazione solare globale quotidiana, precipitazione quotidiana.

Distribuzione spaziale: descrizione mediante metodi di regressione lineare

Taylor's power law

Grazie ai dati raccolti durante i due anni, è stato possibile analizzare la distribuzione spaziale delle specie oggetto del campionamento e monitoraggio, *M. millefolii* Degeer e *Aphis spiraecola* Patch, con il metodo descritto da Taylor (1961) ossia il "Taylor's power law". Nel suddetto metodo la media e la varianza delle popolazioni vengono messe in relazione diretta attraverso l'equazione

$$s^2 = am^b \quad [1]$$

dove s^2 è la varianza, m è la media, a e b sono coefficienti indicatori di caratteristiche biologiche delle popolazioni cui si riferiscono, essendo a un fattore di campionamento e b una costante specie-specifica (Knapp *et al.* 2003).

I parametri dell'equazione possono essere ottenuti facendo linearizzando l'eq.1; il che risulta in una regressione lineare dei logaritmi naturali delle variabili s^2 e m

$$\ln(s^2) = \ln(a) + b \ln(m) \quad [2]$$

Nel dettaglio, b rappresenta il coefficiente angolare della retta, ossia la sua pendenza e quindi il grado di dipendenza della variabile dipendente, ossia la media, da quella indipendente, la varianza; pertanto b ha significati diversi in funzione del valore che assume:

- $b=1$ distribuzione randomizzata;
- $b<1$ distribuzione regolare;
- $b>1$ distribuzione aggregata.

L'interpretazione dei parametri ' a ' e ' b ' é basata su metodi tradizionali.

Iwaós patchiness (basato sul mean crowding di Lloyd)

Un secondo metodo adottato per analizzare la distribuzione spaziale è quello proposto inizialmente da Lloyd (1967) e successivamente modificato e sviluppato da Iwao (1968,1977), Kuno (1976, 1977) e Iwao e Kuno (1968, 1971).

Nella formula viene proposto il parametro m^* (*mean crowding* di Lloyd, 1967), che rappresenta l'affollamento medio di individui nell'unità di superficie a cui la media e varianza si riferiscono; m^* per un certo intervallo di densità può essere descritto come una funzione lineare della media m in varie distribuzioni di popolazioni biologiche (Iwao e Kuno 1968, 1971)

$$m^* = \alpha + \beta m \quad [3]$$

dove α , l'intercetta, rappresenta il componente base della popolazione (*basic contagion*), mentre β , la pendenza, indica il tipo di distribuzione del componente base della popolazione (*basic contagiousness*) (Baumgärtner *et al.* 1983).

Anche in questo caso, il parametro β rappresenta il grado di dipendenza tra le due variabili e come nel caso di Taylor assume diversi significati in funzione del suo valore:

- $\beta>1$ distribuzione aggregata.
- $\beta=1$ distribuzione randomizzata;
- $\beta<1$ distribuzione regolare;

Inoltre, in Iwao anche α assume un significato variabile con il suo valore, ossia:

- $\alpha>0$ l'unità base é la colonia;

Entomocenosi e piano di campionamento

- $\alpha=0$ l'unità base é l'individuo;
- $\alpha<0$ repulsione tra individui.

I parametri per l'eq.2 e 3 sono stati ottenuti col metodo della regressione lineare (Excel, Microsoft inc.)

Piano di campionamento enumerativo continuo

Grazie alle informazioni ottenute dai due precedenti metodi di regressione lineare per la descrizione della distribuzione spaziale, in particolare i valori dei coefficienti a e b dell'eq.1 e α e β dell'eq.2 sono stati utilizzati per il calcolo dell'*Optimum Sample Size* in un piano di campionamento enumerativo continuo (OSS; Karandinos, 1976). Il numero di campioni ottimale n per ogni specie e per ogni luogo di raccolta è stato scelto considerando il fine scientifico e non tecnico-operativo del campionamento, ossia accettando un livello di precisione medio-basso ma pretendendo una sensibilità tale da intercettare un'infestazione di anche un solo afide per campione.

L'affidabilità di un OSS può essere definita sulla base di un coefficiente di variabilità come ad esempio il rapporto tra l'errore standard e la media, o sulla base di dichiarazioni probabilistiche formali. In questo caso l'affidabilità risulta maggiore e la media e varianza della distribuzione di un campione sufficientemente ampio risultano definiti nella seguente dichiarazione probabilistica

$$P\left(\bar{x} - z_{\alpha/2} \frac{\sigma}{\sqrt{n}} < \mu < \bar{x} + z_{\alpha/2} \frac{\sigma}{\sqrt{n}}\right) \approx (1 - \alpha) \quad [4]$$

dove n é il numero di campioni, $(1 - \alpha)$ é il coefficiente di confidenza, $z_{\alpha/2}$ é il limite superiore dell'intervallo di confidenza e $\left(\bar{x} \pm z_{\alpha/2} \frac{\sigma}{\sqrt{n}}\right)$ é l'intervallo di confidenza per la media della popolazione (Karandinos 1976).

Generalmente, $(1 - \alpha) = 0.9$, di conseguenza $z_{\alpha/2} = 1.65$, mentre l'ampiezza D dell'intervallo di confidenza viene definita in diversi modi, o come percentuale della media $[D\mu]$ o come proporzione fissa del parametro. Nel nostro caso é stata scelta la prima possibilità, per cui

$$z_{\alpha/2} \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = D\mu \quad [5]$$

da cui si ricava il numero di campioni n corrispondenti,

$$n = \left(\frac{z_{\alpha/2}}{D} \right)^2 \frac{\sigma^2}{\mu^2} \quad [6]$$

La conoscenza della relazione tra media e varianza in seguito a Taylor (eq.1) ed a Iwao (eq.2), permette di sostituire la varianza nell'eq.6 e ottenere rispettivamente

$$n = \left(\frac{z_{\alpha/2}}{D} \right)^2 am^{(b-2)} \quad [7]$$

e

$$n = \left(\frac{z_{\alpha/2}}{D} \right)^2 \frac{(\alpha + 1)m + (\beta - 1)m^2}{m^2} \quad [8]$$

dove n rappresenta il numero di campioni da raccogliere per un livello di precisione prescelto D , in un campionamento enumerativo continuo (Karandinos 1976).

Piano di campionamento enumerativo sequenziale

Come nel caso precedente, i valori dei coefficienti a e b dell'eq.1 e α e β dell'eq.2 sono stati utilizzati per il calcolo delle 'stop-lines' in un piano di campionamento enumerativo sequenziale (Green 1970). Ancora una volta, il numero di campioni ottimale OSS per ogni specie e per ogni luogo di raccolta è stato scelto considerando il fine scientifico e non tecnico-operativo del campionamento, ossia accettando un livello di precisione medio-basso ma pretendendo una sensibilità tale da intercettare un'infestazione di anche un solo afide per campione.

Il calcolo delle 'stop-lines' è dato dal numero cumulativo di insetti trovato nei campioni successivi, per ogni data di raccolta. Quindi, utilizzando il metodo di Green (1970) e basandosi sulla legge di Taylor (1961), la media m è sostituita dal rapporto T_n/n e si ha

$$\ln(T_n) = \frac{\ln(C^2/a)}{[(b-2) + ((b-1)/(b-2))\ln(n)]} \quad [9]$$

dove T_n rappresenta il numero cumulativo di insetti trovato in successivi campioni, C è il rapporto tra errore standard e la media, mentre a e b sono i parametri ricavati direttamente da Taylor.

Relazione di Nachman (1984)

Infine, per completezza circa l'esposizione degli strumenti matematici a disposizione per l'ottimizzazione delle risorse economiche ed umane nella fase di campionamento in campo, é stata calcolata la relazione tra il numero di insetti medi per campione trovati in un campionamento enumerativo e la proporzione di campioni infestati di un campionamento binomiale (Nachman 1984).

Pertanto, per ogni valore di insetti medi per campione trovati in una giornata di campionamento, la proporzione dei campioni infestati nel medesimo campo é calcolabile con

$$p = 1 - \exp(-\delta m^\varepsilon) \quad [10]$$

dove p é la proporzione di campioni infestati, δ e ε sono due parametri, mentre m é la media di insetti per campione. I parametri sono stati ottenuti con il metodo dei minimi quadrati nell'ambito della regressione non-lineare (Spss, inc.).

12. Risultati

12.1 Comunità entomocenotica

Le specie più abbondanti sono state ritenute le principali componenti della comunità entomocenotica relativa all'agroecosistema studiato. Di seguito, in tab.1, sono riportate le principali specie rinvenute, corredate dalle date del loro primo ritrovamento stagionale nei due anni di campionamento.

Tab.1 Elenco delle specie rinvenute nei due campi sperimentali, nei due anni di campionamento. Le specie elencate sono quelle considerate più interessanti ai fini della ricerca e rappresentano la comunità entomocenotica legata ad *A. collina*.

Specie	Località	Primo rinvenimento 2007	Primo rinvenimento 2008
<i>Macrosiphoniella millefolii</i> Degeer (Hemiptera, Aphididae)	Poschiavo Dazio	28 aprile -	14 maggio
<i>Aphis spiraecola</i> Patch (Hemiptera, Aphididae)	Poschiavo Dazio	28 aprile -	3 giugno
<i>Colorodoa achilleae</i> Hille Ris Lambers (Hemiptera, Aphididae)	Poschiavo Dazio	5 settembre -	12 settembre 30 settembre
<i>Galeruca tanacetii</i> L. (Coleoptera, Chrysomelidae)	Poschiavo Dazio	24 aprile 9 maggio	24 giugno 3 giugno
<i>Chrysolina marginata marginata</i> L. (Coleoptera Chrysomelidae)	Poschiavo Dazio	9 maggio -	- -
<i>Cassida</i> sp. L. (Coleoptera, Chrysomelidae)	Poschiavo Dazio	- 25 maggio	- 3 giugno
Microimenotteri parassitoidi (adulti e mummie)	Poschiavo Dazio	24 aprile 9 maggio	14 maggio 3 giugno
Larve e pupe di Sirfidi	Poschiavo Dazio	25 maggio 9 maggio	24 giugno 12 settembre
Larve e pupe di coccinellidi (<i>Coccinella septempunctata</i> L. e altre specie)	Poschiavo Dazio	25 maggio 9 maggio	14 maggio 12 settembre

12.2 Dinamiche temporali

12.2.1 Fattori abiotici

L'andamento meteorologico rilevato dalle stazioni di Poschiavo – Robbia (fig.3) e di Morbegno - Dazio (fig.4) fornisce un quadro della situazione locale e fornisce elementi per una speculazione dell'effetto di determinati fattori abiotici sugli individui delle popolazioni prese in esame.

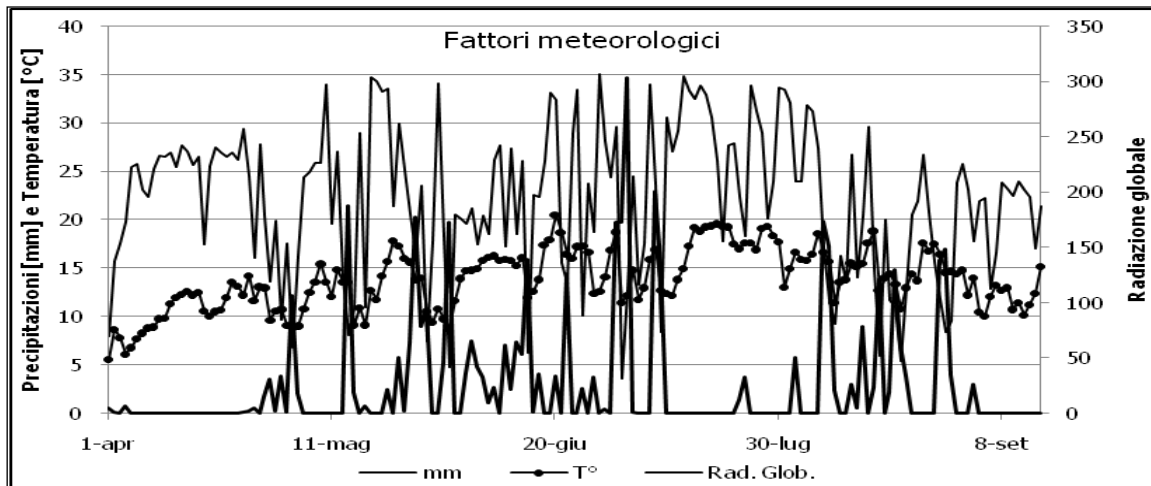


Fig.12 Andamento dei fattori meteorologici rilevati dalla stazione di Robbia; la temperatura é espressa come media settimanale.

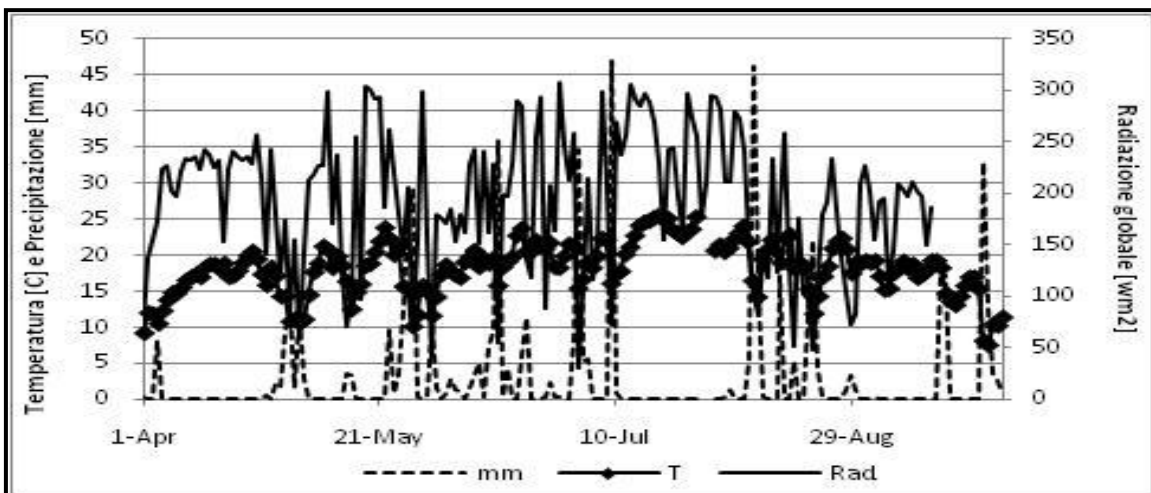


Fig.13 Andamento dei fattori meteorologici rilevati dalla stazione di Morbegno, vicino a Dazio; la temperatura é espressa come media settimanale.

Dai grafici si evince che entrambe le zone sono a carattere tipicamente alpino, con frequenti e consistenti precipitazioni e temperature estive mediamente attorno ai 17 °C per Poschiavo mentre attorno a 22°C per Dazio. La radiazione globale captata al suolo raggiunge picchi elevati in conseguenza di condizioni di cielo sereno.

12.2.2 Fattori biotici

Grazie a ripetute uscite, nel corso di due anni si è potuto delineare la comunità entomocenotica legata alla coltura di *A. collina* L..

Allo scopo di analizzare nel complesso il sistema multitrofico, si sono studiate più in dettaglio le popolazioni più interessanti appartenenti ad ognuno dei tre livelli trofici.

Livello 1: pianta

Nel corso delle due stagioni sono state effettuate diverse visite in campo, sia a Poschiavo sia a Dazio e sono stati rilevati i dati sulla biometria della pianta (numero e peso delle foglie, numero e peso dei culmi fioriferi comprensivi di fiori, peso del rizoma) e sulla fenologia (stadi di sviluppo). In seguito all'osservazione della struttura della pianta e del suo sviluppo nel corso della stagione, è stato possibile delineare un quadro preciso dello sviluppo e della crescita di *A. collina*.

La pianta, in modo non difforme dalle specie perennanti più note, presenta un apparato ipogeo strisciante, di carattere rizomatoso, utilizzato come sede di accumulo delle riserve; questo risulta molto importante soprattutto per poter sorpassare l'inverno in diapausa, quando l'apparato epigeo è completamente assente, ma anche durante la stagione vegetativa, per poter affrontare eventi avversi inconsueti.

Il rizoma, dal portamento strisciante, presenta, ad ogni estremità terminale, alcune gemme (probabilmente dormienti), da cui nascono alla ripresa vegetativa i cespi fogliari. Il numero di queste gemme varia da due a cinque per estremità del rizoma. Ogni cespo produce un numero variabile di foglie e, ad un momento preciso della stagione, il fusticino si allunga e distende, in una fase di levata, a produrre il culmo alla cui estremità sarà portato il fiore ad ombrella.

Nel corso della levata, le foglie basali del cespo si esauriscono; dopo un certo periodo di tempo, compaiono nuovamente delle foglie basali appartenenti a nuovi cespi prodotti da vecchie e nuove gemme del rizoma. Le vecchie gemme appartengono al segmento di rizoma che ha sorpassato l'inverno e si sviluppano in ritardo; le nuove invece appartengono a nuovi segmenti di rizoma, costruito nel corso della stagione parallelamente allo sviluppo della porzione epigea.

Entomocenosi e piano di campionamento

Alla fioritura segue la formazione dei semi, durante la cui senescenza si assiste al rinsecchimento di tutta la porzione fiorale e del culmo. I nuovi cespi cominciano a produrre nuovi culmi fioriferi, in numero minore e piú bassi.

All'approssimarsi dell'inverno la porzione epigea tende gradualmente a scomparire riversando i propri fotosintetati nell'apposito organo di accumulo, il rizoma.

Come anticipato ed in conseguenza delle osservazioni di campo, la pianta é stata suddivisa in 4 sub-popolazioni rappresentate da foglie basali, foglie del culmo, culmo (inteso come insieme di fusto, fiori e semi) e rizoma. Inoltre, l'unitá base considerata é stata il cespo, ossia l'insieme del prodotto vegetativo e riproduttivo delle gemme presenti sul rizoma formatosi nel corso degli anni da un singolo individuo trapiantato in fase di impianto iniziale della coltura. Questa scelta risulta concorde con l'attività pratica agricola, dove il cespo é quanto si sviluppa da ogni alveolo del telo di pacciamatura.

Si riportano di seguito i dati raccolti durante la stagione colturale 2008 a Poschiavo, dove la coltura viene sfruttata a fini commerciali e risulta pertanto soggetta all'intervento di raccolta dei cupolini, con il taglio delle sommitá fiorite.

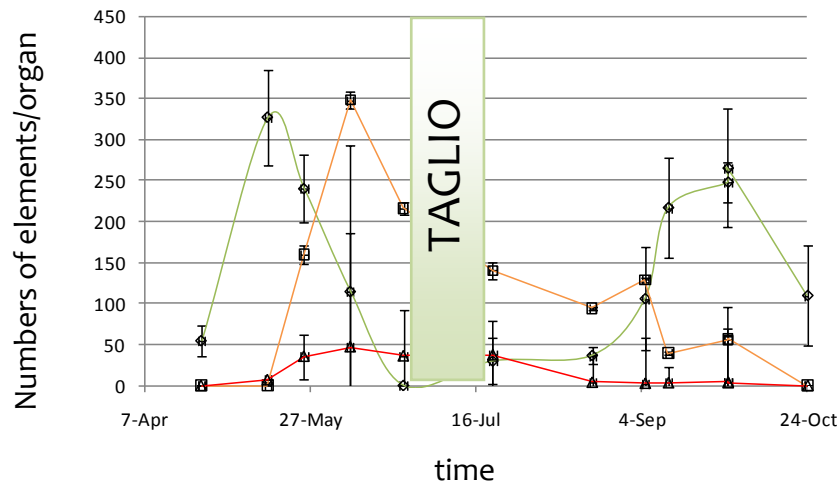


Fig.14 Andamento del numero degli organi della pianta nella stagione produttiva a Poschiavo: la linea verde rappresenta le foglie basali, la linea rossa rappresenta i culmi; la linea arancione rappresenta le foglie del culmo. I punti sono medie (\pm ES) per pianta.

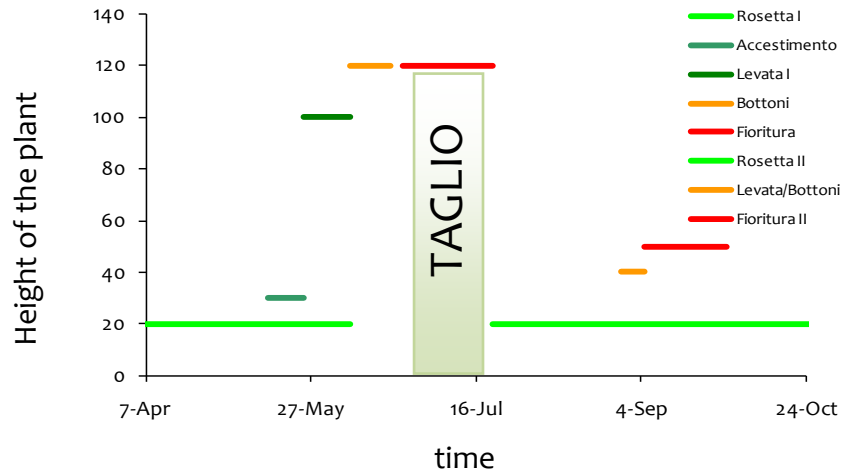


Fig.15 Rappresentazione degli stadi fenologici della pianta di *A. collina* a Poschiavo. In ordinata è riportata l'altezza della pianta e gli stadi sono rappresentati dalle linee colorate, distribuite secondo l'altezza della pianta nella fase fenologica corrispondente.

In fig.5 e 6 si nota come la pianta nel complesso è data da componenti in relazione tra loro, per lo più in modo competitivo per le risorse.

In particolare è interessante notare come la pianta esprima un alto tasso di produzione di foglie basali ad inizio stagione, per poi rallentare la produzione in concomitanza con la fase di levata e fioritura (fig.5).

Il naturale ciclo biologico della pianta viene drasticamente alterato dall'intervento umano costituito dal taglio delle sommità fiorite. Conseguentemente, la pianta tende a riformare un apparato fotosintetizzante basale, che gli permette di dare luogo ad una seconda fase di fioritura, molto più debole della precedente.

Per una descrizione della fenologia della pianta risulta quindi fondamentale considerare la destinazione della coltura e più precisamente l'effetto del taglio sulle dinamiche temporali delle componenti della pianta individuate(fig.6).

Le diverse parti della pianta sono responsabili in modo differente della capacità della pianta intera di accrescersi e svilupparsi nel corso della stagione, contribuendo in modo specifico alla formazione di rendimento (Gutierrez e Baumgärtner 2007).

In accordo con quanto desunto dalle precedenti osservazioni, l'andamento nel corso della stagione di ogni organo, o sub-popolazione del cespo, viene di seguito riportato in termini di numeri e biomassa per cespo. I dati si riferiscono alla stagione colturale 2009 a Dazio, dove la coltura non è stata sfruttata commercialmente e pertanto non ha subito il taglio dei capolini fioriti.

Entomocenosi e piano di campionamento

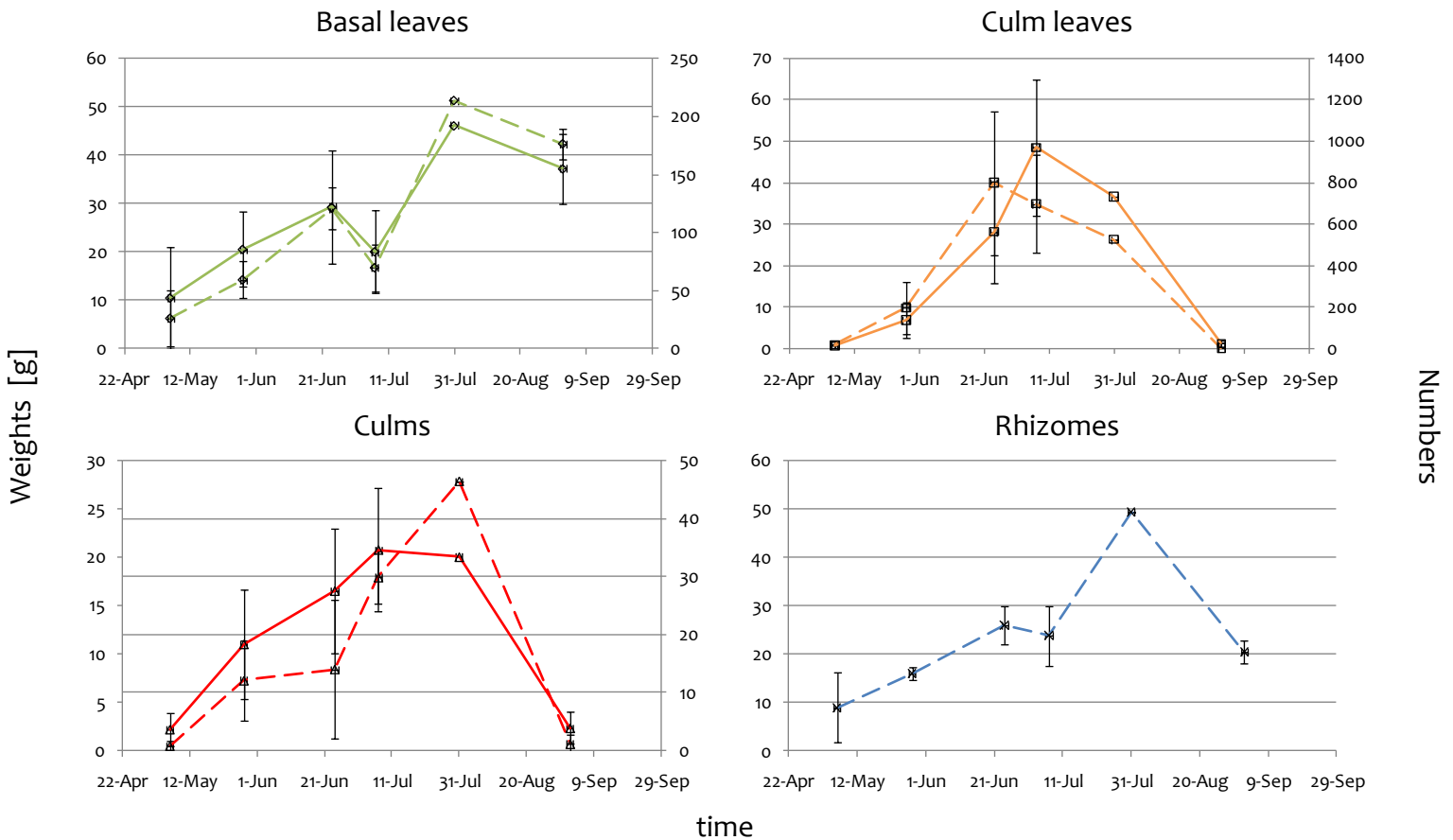


Fig.16 Andamento del peso (linea tratteggiata) e del numero (linea continua) delle sotto-popolazioni della pianta *A. collina* a Dazio. I punti sono medie (\pm ES) per pianta.

L'andamento della crescita in termini numerici e di biomassa degli organi della pianta descrive delle fluttuazioni legate alla fenologia stagionale; la piena fioritura infatti si é registrata attorno ai primi di luglio. Durante l'intervallo temporale indagato, le foglie basali confermano di esprimere un elevato tasso di crescita ad inizio stagione, per incontrare poi una fase di decrescita, in concomitanza con il continuo incremento nella crescita della porzione riproduttiva, rappresentata dai culmi e relative foglie.

É interessante notare come, osservando le foglie del culmo, queste presentino un discreto rallentamento nell'aumento del peso complessivo a fronte di un incremento nel numero. Probabilmente questo é dovuto alla produzione di foglie apicali di piccole dimensioni e alla fase di senescenza di quelle poste alla base e in posizione mediana lungo il fusto.

L'andamento dei culmi rivela una sostanziale concordanza tra aumento nel numero e nel peso complessivo dei culmi per cespo, fino alla fioritura durante la quale il peso totale incrementa maggiormente rispetto al numero di culmi proprio a causa della presenza dei fiori.

Il rizoma é stato considerato come organo di riserva dei fotosintetati e l'apparato radicale costituito dalle radici annuali non é stato preso in considerazione a causa di difficoltà pratiche. Il rizoma presenta un andamento in linea con gli altri organi, quando invece ci si sarebbe aspettato un profilo opposto, in cui durante la stagione l'organo di riserva avrebbe perso molto del suo peso a favore degli organi vegetativi e riproduttivi. Pertanto le misurazioni effettuate vengono poste in dubbio circa la loro rappresentatività della sub-popolazione.

Grazie ai dati sull'andamento della biomassa delle "popolazioni" della pianta durante i diversi stadi fenologici e a partire dalle suddette considerazioni, é possibile descrivere lo sviluppo della pianta su base fisiologica e in modo meccanicistico. Dal confronto tra gli andamenti stagionali delle sub-popolazioni di piante in colture in cui avviene la raccolta dei cupolini fioriti e in cui non avviene, risulta di fondamentale importanza la considerazione del fattore antropico nella descrizione di tali fluttuazioni.

Livello 2: fitofagi

Inizialmente si é scelto di focalizzare l'attenzione sulle specie fitofaghe-fitomizie, ossia sulle popolazioni di afidi riscontrate. Infatti, queste specie rispondono positivamente ai criteri posti per la definizione del sistema tri-trofico, ossia risultano abbondanti sulla coltura e ricoprono nella catena trofica il ruolo di connessione diretta tra la pianta e le principali specie di nemici naturali presenti in campo.

I monitoraggi hanno rilevato la presenza di tre principali popolazioni di afidi, *Macrosiphoniella millefolii* DeGeer, *Aphis spiraecola* Patch e *Coloradoa achilleae* Hille Ris Lambers. Queste tre specie risultano inoltre interessanti per la varietà di specializzazione trofica che rappresentano, in quanto la prima e l'ultima sono molto legata al genere *Achillea*, mentre la seconda é polifaga.

I campionamenti delle popolazioni di insetti sono avvenuti come indicato dal piano di campionamento preliminare, ossia per frappe di tre piante per ogni strata. I dati così ottenuti sono stati successivamente analizzati con un'analisi statistica delle varianze (ANOVA) per stabilire l'eventuale presenza di differenze significative tra gli strata campionati.

Inizialmente il test statistico di Levene (1960) ha rilevato l'assenza della condizione di omogeneità della varianza ($\alpha=0.05$; $f=4.509$; $p<0.001$) e pertanto i dati sono stati trasformati secondo la 'square-root transformation' (Zar 1974) con cui

$$x' = \sqrt{x + 0.5} \quad [11]$$

dove x' rappresenta il dato trasformato e x é il dato originale.

Entomocenosi e piano di campionamento

I dati così ottenuti sono stati sottoposti nuovamente allo stesso test, che ha dato esito positivo per il test di Levene (1960) e si è quindi potuto procedere con l'analisi delle varianze.

L'ANOVA ha portato ad accettare l'ipotesi nulla di assenza di differenze significative tra gli strati ($\alpha=0.05$; $f=1.561$; $p=0.138$). Questo ha permesso di trattare il campo come insieme omogeneo e le singole piante come repliche.

Di seguito vengono riportati i grafici relativi alle dinamiche temporali delle tre specie fitomizie, rilevate nei due campi sperimentali nelle due stagioni di raccolta 2007 e 2008.

Poschiavo

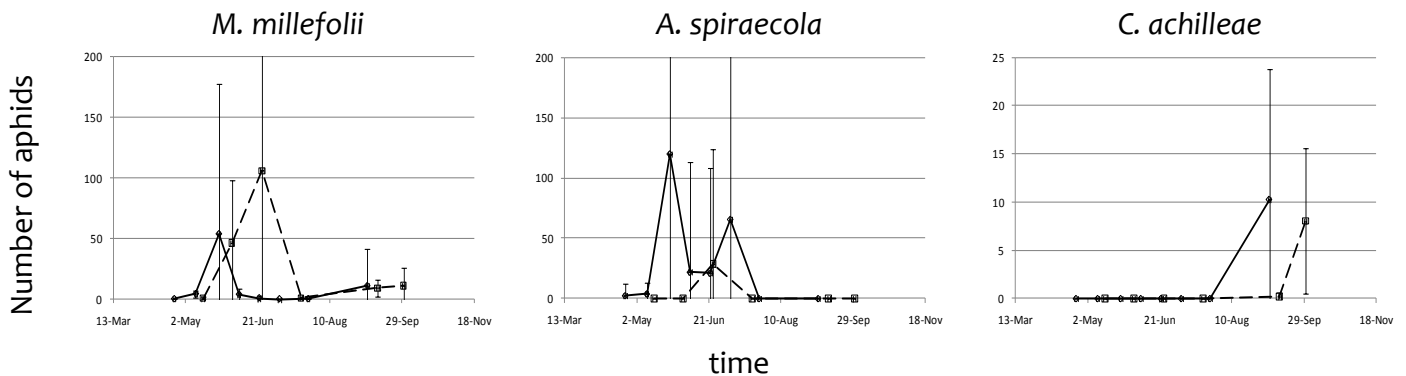


Fig.17 Andamento delle densità di popolazione delle tre specie di afidi, a Poschiavo, nel 2007 (linea continua) e nel 2008 (linea tratteggiata). I punti sono medie (\pm ES) per pianta.

Dazio

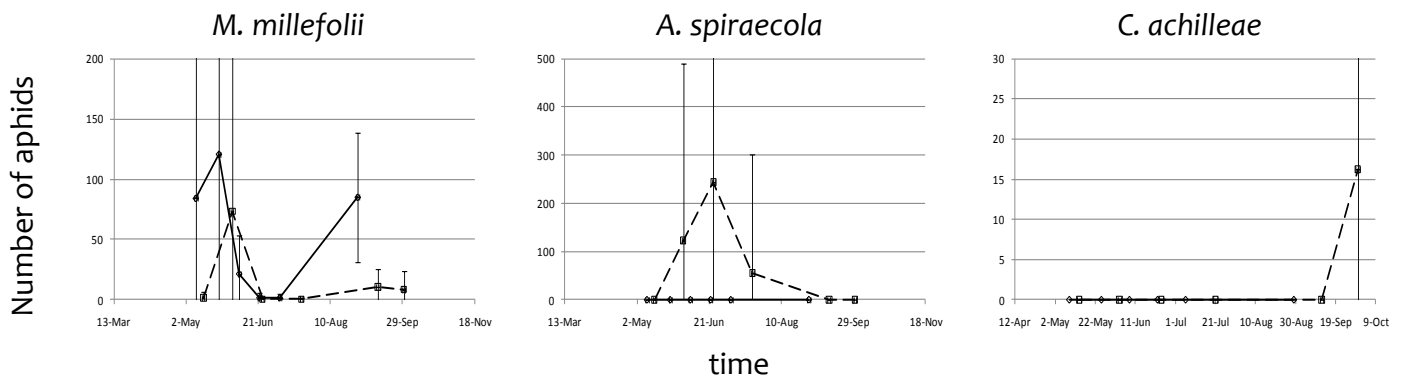


Fig.18 Andamento delle densità di popolazione delle tre specie di afidi, a Dazio, nel 2007 (linea continua) e nel 2008 (linea tratteggiata). I punti sono medie (\pm ES) per pianta.

È evidente la forte variabilità in campo delle densità di afidi per cespo; le barre dell'errore standard nei grafici sono state spesso interrotte nella loro ampiezza per poter fornire una rappresentazione grafica soddisfacente.

Innanzitutto, si nota una notevole variabilità negli anni e tra le due località nelle densità delle popolazioni; a Poschiavo e a Dazio *M. millefolii* é presente entrambi gli anni, mentre *A. spiraecola* non é stata rinvenuta il primo anno a Dazio.

La popolazione di *M. millefolii* presenta un forte accrescimento primaverile seguito da una pausa estiva, dove la densità tocca i picchi piú bassi; in autunno presenta un leggero incremento prima dell'interruzione invernale.

La specie *A. spiraecola* invece presenta un'accrescimento piú lento nella densità per pianta, raggiungendo un massimo estivo; manca generalmente un incremento autunnale.

Le differenti condizioni meteorologiche sembrano rappresentare una forte selezione; il fattore probabilmente piú importante in questo caso sembra essere la temperatura, maggiore nel corso della stagione a Dazio rispetto a Poschiavo.

Il taglio delle sommità fiorite per la raccolta dei fiori, non sembra invece esercitare di per sé un'elevata influenza sulla specie maggiormente presente sulla pianta, ossia *M. millefolii*. Infatti, si nota che la flessione nella densità di popolazione osservata a Poschiavo e legata alla raccolta dei fiori, é ripetuta anche a Dazio, dove la coltura segue il proprio corso naturale. Probabilmente un fattore importante nel determinare questa flessione risiede nella pressione dei nemici naturali, predatori e parassitoidi.

La specie *C. achilleae* è stata intercettata in campo solo nell'ultimo periodo della stagione vegetativa per entrambi gli anni e pertanto non viene considerata come elemento chiave per la dinamica del sistema multitrofico. Viceversa, si può affermare che le prime due specie ricoprono il ruolo di fitofagi chiave nella comunità osservata.

Livello 3 Nemici naturali

Al livello trofico superiore, è principale la presenza di coccinellidi (Coleoptera: Coccinellidae) e tra questi è stata individuata quasi esclusivamente la specie *C. septempunctata* L., ritenuta pertanto il predatore chiave della comunità. La presenza di sirfidi (Diptera: Syrphidae) non è stata rilevata dal campionamento, sebbene constatata durante le uscite in campo durante le quali é emerso una certa presenza di larve e pupe della famiglia.

Come per gli afidi, vengono di seguito presentati i risultati dei campionamenti nelle due località e nelle due stagioni di raccolta in campo per *C. septempunctata*.

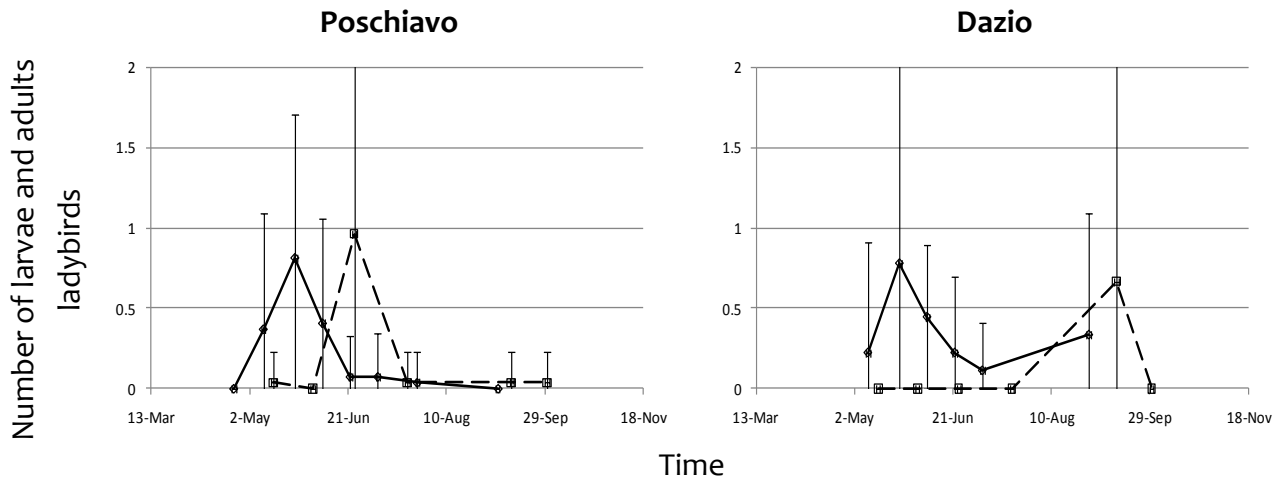


Fig.19 Andamento delle densità di larve e adulti di *C. septempunctata*, nelle due località nel 2007 (linea continua) e nel 2008 (linea tratteggiata). I punti sono medie (\pm ES) per pianta.

La presenza di *C. septempunctata* L. a Poschiavo è pressoché simile nell'arco dei due anni di campionamento. Da un confronto con l'andamento della popolazione di afidi, emerge che il picco di presenza del predatore segue quello delle sue prede. Pertanto, viene accertata definitivamente l'importanza di tale fattore nel controllo delle popolazioni afidiche, risultando un elemento essenziale nella dinamica tri-trofica.

A Dazio il campionamento non ha permesso di rilevare la presenza di *C. septempunctata* L., sebbene durante le uscite si siano osservati diversi esemplari.

Sono state individuate numerose mummie, indice della presenza di parassitoidi micro-imenotteri. La raccolta di mummie integre e la loro conservazione in piastre Petri in laboratorio, ha permesso lo sfarfallamento e la raccolta degli adulti, attualmente in corso di identificazione.

Inoltre, la raccolta di mummie all'interno di colonie mono-specifiche ha permesso di attribuire in modo certo la mummia alla specie di afide parassitizzato. Pertanto, vengono di seguito presentati i dati relativi alla cattura di mummie suddivisi per specie di afide parassitizzato.

Poschiavo

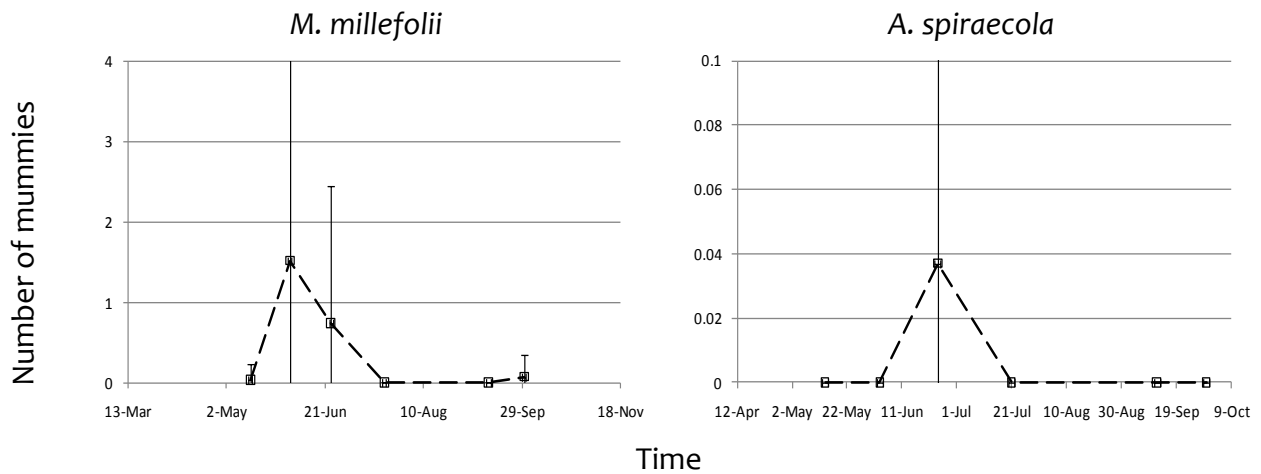


Fig.20 Andamento delle densità di mummie dei due afidi, a Poschiavo nel 2007 (linea continua) e nel 2008 (linea tratteggiata). I punti sono medie (\pm ES) per pianta.

Dazio

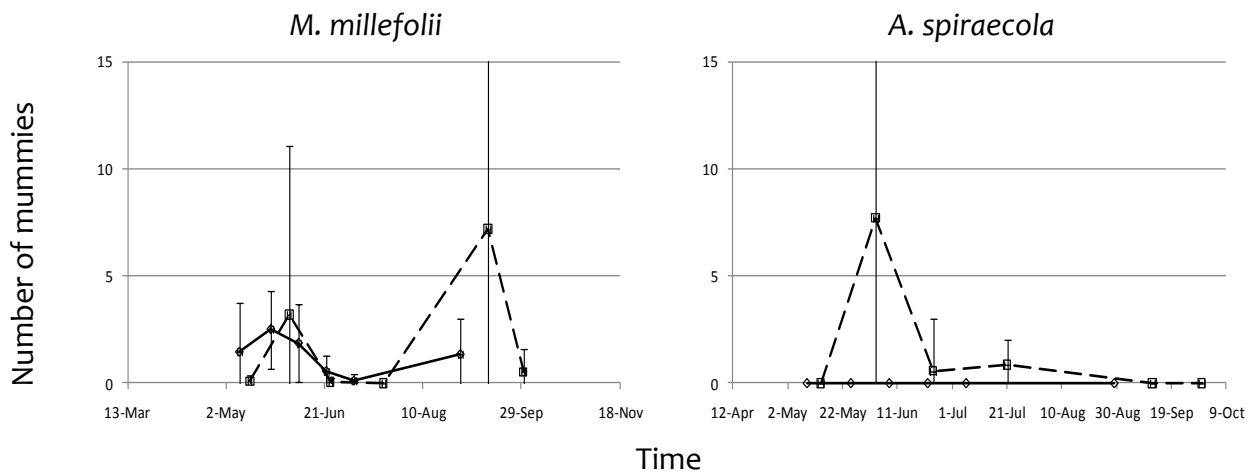


Fig.21 Andamento delle densità di mummie dei due afidi, a Dazio nel 2007 (linea continua) e nel 2008 (linea tratteggiata). I punti sono medie (\pm ES) per pianta.

Gli andamenti permettono di evidenziare un carattere di densità-dipendenza nell'attività di certi parassitoidi, poiché si nota anche in questo caso la corrispondenza temporale e quantitativa tra l'andamento delle popolazioni degli afidi e quello delle mummie. Tale corrispondenza viene messa in evidenza anche nella notevole variabilità tra gli anni, tra le località e all'interno del campo espressa quest'ultima come errore standard.

Si può concludere pertanto che il fattore 'parassitoidi' risulta fondamentale al pari di quello dei 'predatori nel determinare le fluttuazioni delle popolazioni afidiche.

Entomocenosi e piano di campionamento

In generale, si nota che a Dazio la parassitizzazione per entrambe le specie di afidi é nettamente maggiore rispetto a Poschiavo.

Dal riconoscimento sistematico delle specie di imenotteri sfarfallati dalle mummie raccolte nelle diverse date, sarà possibile effettuare ulteriori speculazioni in merito al grado di specializzazione delle specie parassitoidi.

12.3 Distribuzione spaziale

Tra i vari metodi per descrivere la distribuzione spaziale di una specie in un campo, si é scelto di affidarsi ai metodi di regressione lineare di Taylor (1961) e di Iwao (1968).

I calcoli sono stati fatti per le due specie di afidi, *M. millefolii* e *A. spiraecola* in quanto ritenute di primaria importanza nella comunità multitrofica legata ad *A. collina*.

12.3.1 Taylor's power law

Di seguito vengono riportate le regressioni lineari (Taylor 1961) dei dati circa le due specie di afidi *M. millefolii* e *A. spiraecola* per entrambi gli anni e i luoghi di raccolta.

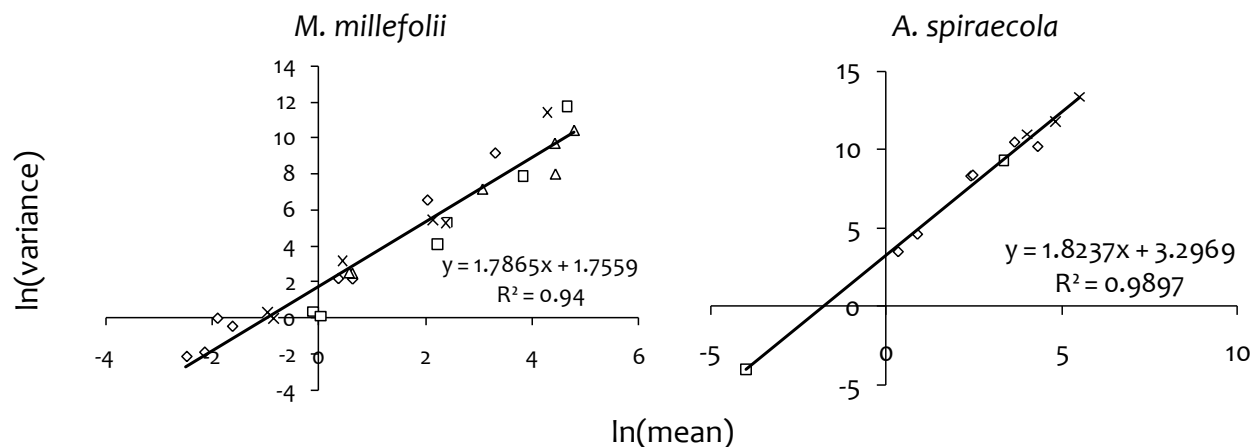


Fig.22 Regressioni lineari per le due specie di afidi. I simboli differenti rappresentano luoghi e anni diversi di campionamento; la relazione di Taylor é stata calcolata con un pool unico di dati. La linea rappresenta la retta di regressione lineare (eq.2).

Dall'equazione della retta di regressione si ottengono i valori dei due coefficienti per le due popolazioni:

Tab.2 Valori dei due parametri della retta di regressione di Taylor (1961) (eq.2).

	<i>M. millefolii</i>	<i>A. spiraecola</i>
<i>a</i>	$\exp(1.756) =$ 5.78	$\exp(3.29) =$ 27.03
<i>b</i>	1.78	1.82

Entomocenosi e piano di campionamento

Le popolazioni si comportano in modo simile, ossia risultano fortemente aggregate ($b > 1$).

Inoltre, l'elevato coefficiente di regressione lineare indica che le differenti serie di dati non sembrano differire tra loro negli anni e tra le località in modo rilevante.

La distribuzione aggregata è tipica di organismi come gli afidi, che seguono una strategia riproduttiva di tipo 'r' ossia tendono a sfruttare le condizioni ambientali favorevoli per riprodursi in modo esponenziale.

L'aggregazione riscontrata potrebbe giustificare l'elevata variabilità osservata nelle densità di popolazione medie per piante esposte in precedenza; infatti, nel campo non è stato raro passare da piante con infestazioni elevate, di centinaia di adulti, a piante senza afidi.

12.3.2 Iwao's patchiness

Si presentano le regressioni lineari (Iwao e Kuno 1968) dei dati circa le due specie di afidi, *M. millefolii* e *A. spiraecola*, per entrambi gli anni e i luoghi di raccolta.

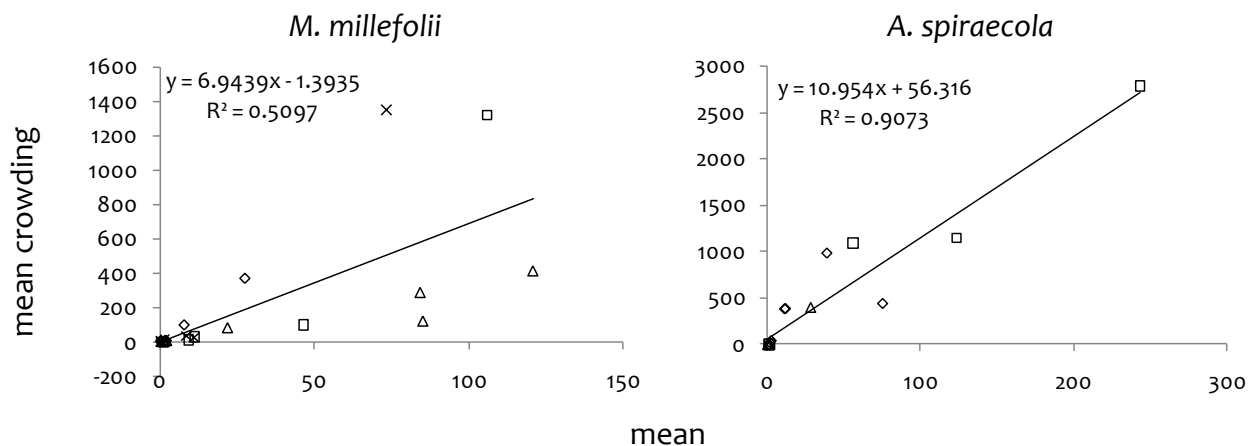


Fig.23 Regressioni lineari per le due specie di afidi. I simboli differenti rappresentano luoghi e anni diversi di campionamento; la relazione di Iwao è stata calcolata con un pool unico di dati. La linea rappresenta la retta di regressione lineare (eq.3).

Dall'equazione della retta di regressione si ottengono i valori dei due coefficienti per le due popolazioni:

Tab.1 Valori dei due parametri della retta di regressione di Iwao (1968) (eq.3).

	<i>M. millefolii</i>	<i>A. spiraecola</i>
α	- 1.39	56.32
β	6.95	10.95

Entrambe le specie si distribuiscono in modo aggregato ($\beta > 1$), confermando l'analisi di Taylor; da Iwao scaturisce inoltre che *A. spiraecola* é caratterizzata dalla colonia come unitá base dell'aggregazione ($\alpha >> 0$), mentre *M. millefolii* esprime in modo leggero una repulsione tra individui ($\alpha < 0$); probabilmente il dato non é da considerarsi attendibile poiché il grado di correlazione rileva una bassa attendibilitá della retta ($r^2 = 0.51$) a descrivere i dati osservati.

12.4 Piano di campionamento enumerativo continuo

Ai fini della ricerca e della sperimentazione, bisogna ottenere dal piano di campionamento un numero di campioni tale da garantire la presenza di un basso numero di afidi per campione, accettando un livello di precisione medio-basso.

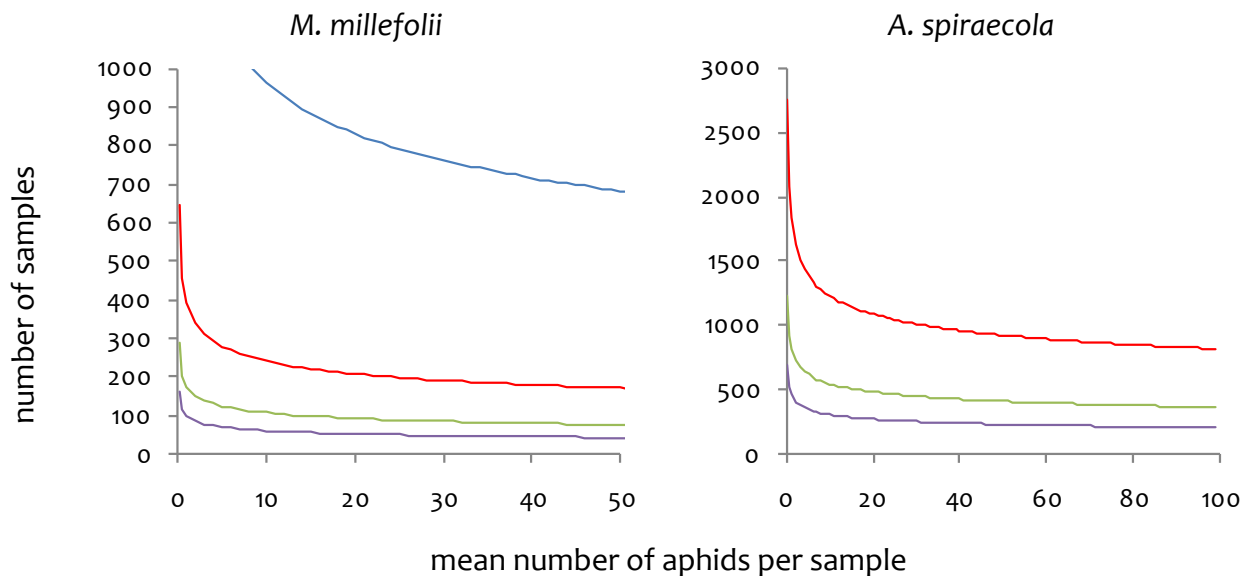


Fig.24 Curve con diverso livello di precisione D per il calcolo dell'OSS (eq.7). Linea blu = 0.1; linea rossa = 0.2; linea verde = 0.3; linea viola = 0.4.

Pertanto, dai risultati ottenuti, bisogna prelevare per ogni campo circa 100 campioni per *M. millefolii* e circa 400 per *A. spiraecola* per ottenere circa 1 o 2 afidi per campione (linea viola, $D=0.4$).

L'elevato numero di campioni che il modello indica di raccogliere é molto maggiore rispetto a quello usato per il campionamento preliminare e potrebbe essere giustificato dall'elevata variabilità osservata tra le piante per entrambe le specie campionate.

Comunque, l'OSS calcolato é da considerarsi valido per superfici sufficientemente ampie, ossia laddove non superi una certa percentuale delle piante presenti (20%) (Southwood 1978).

12.5 Piano di campionamento enumerativo sequenziale

L'OSS calcolato per un piano di campionamento enumerativo sequenziale é di seguito riportato.

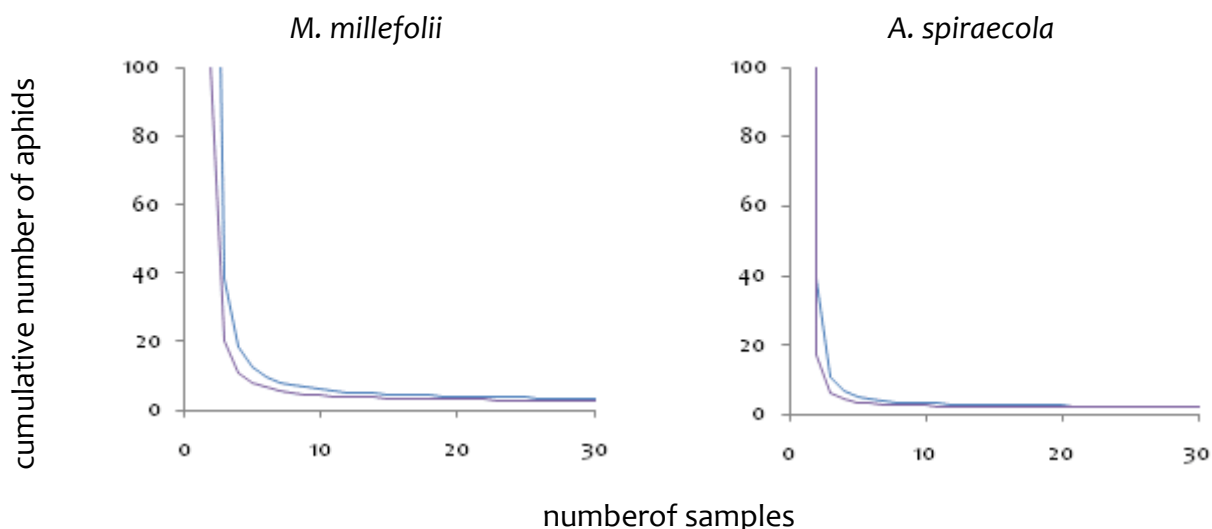


Fig.25 'Stop'lines' con diverso livello di precisione D per il calcolo dell'OSS sequenziale (eq.9). Linea blu = 0.1; linea viola = 0.4.

Da questo secondo piano di campionamento, basato su un conteggio di tipo sequenziale, risulta che il numero di campioni da raccogliere é molto minore per entrambe le specie, a paritá di livello di precisione. La discordanza rispetto al precedente piano di campionamento puó essere data dall'alto grado di aggregazione nella distribuzione spaziale degli afidi delle due specie campionate.

12.6 Relazione di Nachman (1984)

Di seguito si presenta la relazione tra numero di afidi medio per campione e proporzione di piante infestate nell'area di campionamento, così come calcolato con l'equazione proposta da Nachman (1984) (eq.10).

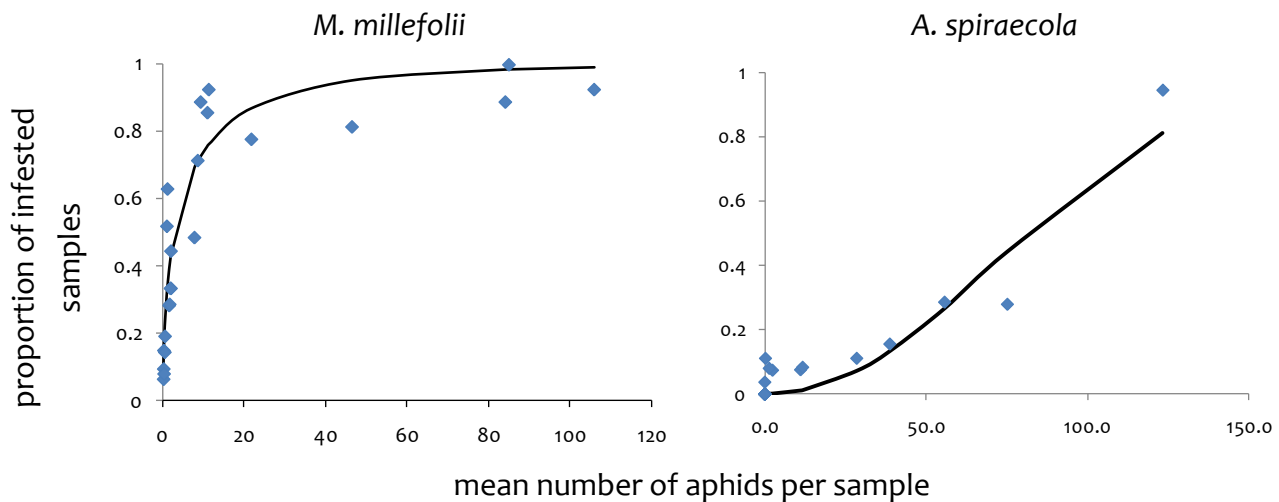


Fig.26 Relazione tra numero di afidi per campione e proporzione di campioni infestati (relazione di Nachman, eq.10). I punti rappresentano i dati osservati, mentre la linea è il dato calcolato.

In entrambi i casi, la curva calcolata rappresenta bene i dati osservati e delinea un andamento 'classico' per *M. millefolii*, in cui oltre una certa media di afidi per pianta la proporzione di piante infestate si assesta ad un livello massimo.

Per *A. spiraecola* invece l'andamento diventa quasi rettilineo.

Grazie a questa relazione, si può facilmente passare dall'operazione di conteggio a quella di osservazione delle piante infestate, ottenendo quindi un notevole risparmio di tempo e risorse e potendo comunque successivamente tornare a stime numeriche proprio grazie alla relazione trovata.

La regola di Nachman (1984) quindi risulta molto utile in casi di attività operative quali il controllo degli insetti infestanti in cui la fase di monitoraggio della densità della popolazione in campo e la determinazione del superamento della soglia diventano fondamentali per la protezione della coltura nell'ambito di una strategia di lotta integrata.

L'equazione di Nachman (1984) dà la possibilità eventualmente di calcolare i parametri a e b della regressione di Taylor; la relazione di Nachman qui presentata, è stata calcolata a fine espositivo ed in modo indipendente da Taylor.

Bibliografia

1. Campbell GS, Norman JM, 1998. An introduction to environmental biophysics. Springer, New York
2. Egerton FN, 1973. Changing concepts in the balance of nature. Q. Rev. Biol. 43: 322-350. Englewood Cliffs
3. Green RH, 1970. On fixed precision level sequential sampling. Res. Popul. Ecol. 12: 249-251.
4. Gutierrez AP, Baumgärtner J, 2007. Modeling the dynamics of tritrophic population interactions. In: Perspectives in ecological theory and integrated pest management. Kogan M, Jepson P. University Press, Cambridge.
5. Gutierrez AP, Falcon LA, Loew W, Leipzig PA, van den Bosch R, 1975. An analysis of cotton production in California: a model for Acala cotton and the effects of defoliators on its yields. Environ. Entomol. 4: 125-136.
6. Harper JL, White J, 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Sys. 5: 419-463.
7. Iwao S, 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations, Res. Popul. Ecol. 10:1-20.
8. Iwao S, 1977. The $m^* - m$ statistics as a comprehensive method for analyzing spatial patterns of biological populations and its application to sampling problems. In: Studies on methods of estimating population density, biomass and productivity in terrestrial animals. Morisata M. pp 21-46. JIBP Synthesis, vol 17, Univ. Tokyo press.
9. Iwao S, Kuno E, 1968. Use of the regression of mean crowding on mean density for estimating sample size and the transformation of data for the analysis of variance. Res. Popul. Ecol. 10:210-214.
10. Iwao S, Kuno E, 1971. An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. In: Spatial patterns and statistical distributions. Statistical ecology. Patil GP, Pielou EC & Waters WE. Vol. 1, pp. 461-513. Pennsylvania State Univ. Press, Univ. Park and London.
11. Karandinos MG, 1976. Optimum sample size and comments on some published formulae. Bull. Ent. Soc. Amer. 22:417-421.
12. Knapp M, Sarr I, Gilioli G, Baumgärtner J, 2003. Population models for threshold-based control of *Tetranychus urticae* (Koch) in small-scale Kenyan tomato fields and for evaluating weather and host plant species effects. Exp. and Appl. Acarology.

Entomocenosi e piano di campionamento

13. Kuno E, 1976. Multi-stage sampling for population estimation. *Res. Popul. Ecol.* 18:39-56.
14. Kuno E, 1977. Sequential estimation of population density by quadrat sampling. In: *Studies on methods of estimating population density, biomass and productivity in terrestrial animals.* Morisata M. pp 13-21. JIBP Synthesis, vol 17, Univ. Tokyo press.
15. Levene H, 1960. In: *Contributions to Probability and Statistics: Essays in Honor of Harold Hotelling*, I. Olkin et al. eds., Stanford University Press, Palo Alto.
16. Lloyd M, 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* 36:1-30.
17. Lövenstein H, Lantinga EA, Rabbinge R, van Keulen H, 1995. Les principes de la theorie de l'ecologie de la production - Traduction d'un cours du département de la théorie de l'ecologie de la production de l'Université Agricole de Wageningen (TPE-LUW).
18. Nachman G, 1984. Estimates of mean population density and spatial distribution of *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae) and *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae) based upon the proportion of empty sampling units. *J Appl Ecol* 21: 903-913
19. Pedigo LP, Buntin GD, 1993. *Handbook of sampling methods for arthropods in agriculture.* CRC Press. Boca Raton. Ann Arbor. London. Tokyo.
20. Penning de Vries F, van Laar H, 1982. *Simulation of plant growth and crop production.* Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
21. Southwood TRE, 1978. *Ecological methods.* 2^a ed. Chapman & Hall. London. Univ. Printing house, Cambridge.
22. Tamó M, Baumgärtner J, 1993. Analysis of the cow-pea agro-ecosystem in West Africa. I. A demographic model for carbon acquisition and allocation in cowpea, *Vigna unguiculata* L. Walp. *Ecol. Mod.* 65: 95-121.
23. Taylor LR, 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature.* 189: 731-735.
24. Zar JH, 1974: *Biostatistical analysis.* Prentice-Hall, Inc., New Jersey.

RELAZIONE PIANTA - INSETTO

13. INTRODUZIONE

Per fare chiarezza sull'importanza relativa dei fattori, in particolare circa l'interazione pianta-insetto nel sistema tri-trofico considerato, è fondamentale una fase sperimentale durante la quale si analizzano le risposte biochimiche del tessuto vegetale di piante sottoposte all'attacco entomatico, per uno studio della reazione della pianta (effetto *top-down*, approccio meccanicistico "fitocentrico") e le conseguenti reazioni degli insetti fitofagi, per lo studio dell'interazione tra popolazioni diverse (effetto *bottom-up*, approccio "entomocentrico") (Karban e Baldwin 1997).

Infatti, come è noto, la pianta è in grado di reagire a stress biotici come quello rappresentato da un'infestazione di afidi, attivando il proprio metabolismo e difendendosi in modo indotto con la produzione di metaboliti secondari quali i composti fenolici o altri composti (Moran and Thompson 2001; Chrzanowski and Leszczynski 2008). Di conseguenza, l'alterato livello qualitativo dell'ospite vegetale dovrebbe influire negativamente sulla fitness degli afidi, le cui esigenze nutrizionali non verranno soddisfatte, o che saranno decisamente danneggiati da specifiche molecole tossiche (Cresswell *et al.* 1992).

L'effetto di tali composti non è altresì scontato e univoco, in quanto talvolta le specie adattate traggono un vero e proprio beneficio da tali sostanze, come ad esempio *Bombyx mori* (Lepidoptera, Bombycidae) per il quale i composti fenolici acido Clorogenico e Gallico risultano elementi essenziali della dieta, oppure come il caso di *Anacridium melanorhodon* (Orthoptera, Acrididae) che si avvantaggia dalla presenza di altri fenoli (Bernays *et al.* 1983).

Parallelamente al sistema di campo, si presentano i risultati ottenuti da un sistema sperimentale di laboratorio costituito dal sistema di-trofico *M. persicae* - *A. collina* e *M. persicae* - *P. sativum*. I tre sistemi vengono posti a confronto allo scopo di chiarire l'effetto realtivo dell'ospite vegetale.

14. DIFESE DELLA PIANTA

Come accennato brevemente nel precedente paragrafo, é noto che la pianta attua delle difese per cercare di evitare o ridurre gli attacchi degli erbivori. Considerata l'origine co-evolutiva dei rapporti pianta-insetto, si comprende come non si possa dare una classificazione precisa ed esauriente di tali difese, in quanto si rischierebbe di chiudere in un quadro troppo rigido un insieme di fenomeni in mutazione continua. Pertanto si é scelto di fornire una descrizione sufficientemente ampia ma allo stesso tempo 'elastica'.

In generale, le difese della pianta si esplicano in fenomeni di: a) antibiosi, ossia con un'alterazione della biologia dell'insetto erbivoro; b) anticonosi, ossia con una reazione negativa, di non-preferenza o totale esclusione da parte dell'insetto erbivoro (Hopkins *et al* 2009).

La manifestazione delle difese puó avvenire per via strutturale o morfologica, oppure piú di sovente e in modo piú ricco avviene attraverso composti chimici, generalmente attribuibili al metabolismo 'secondario' della pianta. La produzione e l'accumulo di tali sostanze sono processi dispendiosi per la pianta, quindi si presume che tali composti siano stati inizialmente originati come prodotti secondari di alcune vie metaboliche e che siano risultati successivamente idonei anche alla difesa e da qui sintetizzati appositamente (Futuyama 1983).

In conseguenza del loro costo in termini energetici e metabolici, le sostanze di difesa sono generalmente presenti a concentrazioni basse, ma in seguito a sollecitazioni diverse come l'attacco di erbivori o ferite meccaniche, si ha un cambiamento nei livelli di tali composti chimici; questo tipo di reazione viene detta 'risposta indotta' (Wittstock e Halkier 2002).

In letteratura, tuttavia, viene spesso fatta una distinzione tra 'difesa costitutiva' e 'difesa indotta' (Smith e Smith 2001). Nella prima, anche detta 'difesa quantitativa', le sostanze sono presenti in concentrazioni variabili in tutte le parti della pianta che risultano soggette agli attacchi e necessitano, per un loro effetto significativo, che gli erbivori ingeriscano un gran quantità di tessuto vegetale (Karban e Myers 1989). Il secondo tipo di difesa, detta anche 'qualitativa', vede coinvolte sostanze altamente tossiche che si trovano in determinate parti della pianta, come i vacuoli, i peli epidermici e nelle resine; tali composti sono per lo piú glicosidi e alcaloidi, sintetizzati piú spesso in modo 'indotto', vengono trasportati velocemente e risultano efficaci anche a basse concentrazioni (Smith e Smith 2001).

Nel rapporto tra pianta e insetto, le risposte indotte della pianta possono avere diverse conseguenze generali: possono portare ad un peggioramento della biologia o delle performance dell'erbivoro che le ha causate, nel qual caso vengono definite 'resistenza

indotta; se in aggiunta le risposte indotte hanno come conseguenza un miglioramento delle condizioni del vegetale, allora vengono definite 'difesa indotta' (Karban e Baldwin 1997).

Le difese di tipo 'strutturale' o morfologico, rappresentano mezzi meno costosi per la piante e sono generalmente costituite da spine, setole sulle foglie, tegumenti, cortecce e protezioni molto dure di vario tipo. Tali modifiche strutturali nel vegetale rendono difficile, se non a volte impossibile la nutrizione da parte degli erbivori e agiscono quindi principalmente in modo anticonotico.

Le conseguenze sui fitofagi possono variare in funzione di diversi fattori, ma generalmente gli 'specialisti', ossia le specie mono-oligofaghe, sono le più avvantaggiate rispetto ai 'generalisti', ossia le specie polifaghe (Karban e Baldwin 1997). La possibilità di metabolizzare composti estranei e nuovi permette agli erbivori di spostare la propria attenzione verso fonti di cibo abbondanti e poco usate, potendo diventare specialisti in breve tempo.

Secondo Hopkins *et al.* (2009), le contro-difese degli erbivori verso le difese delle piante, sono attuate secondo quattro vie: a) detossificazione enzimatica; b) escrezione; c) sequestrazione; d) alterazione del comportamento.

Il meccanismo principale di detossificazione enzimatica negli insetti è l'ossidasi a funzione mista, che metabolizza le sostanze estranee e le trasforma da liposolubili a idrosolubili, consentendone l'eliminazione attraverso l'apparato escretore. Questo sistema di detossificazione è generico e non specifico, e ciò permette un rapido adattamento a nuove sostanze incontrate (Smith e Smith 2001). Una simile capacità risulta evidente negli insetti che ad esempio, in poche generazioni, sono in grado di sviluppare resistenze agli insetticidi.

Diversi casi di escrezione di sostanze tossiche, quali i glucosinolati, sono stati riportati in merito a specie come *M. persicae* (Hemiptera, Aphididae), *Pieris brassicae* e *P. rapae* (Lepidoptera, Pieridae); questa modalità di superamento delle difese della pianta implica la bassa o nulla tossicità dei composti che passano inalterati il canale digerente dell'insetto. Questo può accadere quando ad esempio l'effetto tossico maggiore è espresso da sottoprodotti delle sostanze tossiche ingerite e la cui formazione non avviene, oppure quando si tratti di specialisti su di cui l'effetto tossico non ha peso (Merritt 1996).

La sequestrazione è molto importante nello studio delle conseguenze della qualità della pianta in un contesto multi-trofico. Un classico esempio di sequestrazione e sfruttamento a proprio vantaggio delle difese delle piante è quello di alcuni insetti legati alle *Brassicaceae*, in particolare certe specie di lepidotteri e gli afidi del cavolo; l'afide delle *Brassicaceae* è noto anche come "walking mustard-oil bomb" proprio in conseguenza della sua capacità di incorporare le sostanze tossiche (Kazana *et al.* 2007).

Relazione pianta insetto

Infatti, il contenuto biochimico delle piante può portare alla presenza di erbivori tossici o poco nutrienti che a loro volta, utilizzati come prede, possono aumentare la mortalità, diminuire la velocità di sviluppo e ridurre la fecondità dei predatori (Giles *et al.* 2002).

L'alterazione del comportamento dell'erbivoro é conseguenza principalmente dell'effetto sostanze molto volatili, sintetizzate e accumulate da ghiandole collegate a estroflessioni epidermiche o cuticolari, come peli e tricomi, e rilasciati nell'aria esterna in seguito ad una sollecitazione meccanica, come un movimento dell'insetto o il danno da attività trofica (morso o puntura) (Vet 1999).

Nel nostro caso, la pianta influisce sull'afide per la qualità della sua linfa, cioè la composizione chimica, per cui una diversa pianta influisce in modo specifico sui parametri vitali del fitomizio. Infatti queste difese chimiche delle piante riducono l'efficienza di assimilazione degli afidi, e per i predatori aumentano i costi in termini di risorse energetiche per assimilare le prede (Schowalter 2006).

15. Tavole di Sopravvivenza (Life Table)

Il miglior metodo per comprendere la dinamica di una popolazione è l'analisi di tavole di sopravvivenza appositamente costruite (Dempster 1975); queste contengono le informazioni basilari per poter studiare incrementi e cambiamenti di densità della popolazione (Pool 1974). Le tavole di sopravvivenza

Gutierrez (1996) identifica tre tipi fondamentali di Tavole di Sopravvivenza:

- età-specifiche condotte in laboratorio, permettono di stimare i tasso intrinseci di nascita e decesso di individui di una coorte posta in determinate e controllate condizioni ambientali;
- età-specifiche condotte in campo, consentono di stimare gli effetti di diversi fattori ambientali di campo sulla sopravvivenza e sulla riproduzione di una popolazione. Fornisce una sorta di "fotografia istantanea" dei tassi di natalità e mortalità in determinate condizioni naturali;
- età-specifiche condotte in campo, variabili nel tempo, che permettono di stimare i tassi di nascita e di morte di una popolazione nel tempo. Forniscono, rispetto alle precedenti, un "filmato" dei suddetti tassi in condizioni di campo.

In questo lavoro è stata utilizzata la prima tipologia di Life Table, che meglio si adattava alle esigenze e agli obiettivi da raggiungere. Infatti, questa tipologia di tavole permette agevolmente di studiare l'effetto di uno o più fattori sui parametri vitali degli organismi, quali fecondità e sopravvivenza. Ad esempio, è così possibile testare l'effetto di temperature diverse, costanti ma anche fluttuanti e della qualità o quantità di cibo (Gutierrez 1996).

Per poter compilare una Tavola di Sopravvivenza condotta in laboratorio è necessario creare una coorte, ossia un gruppo di individui nati nello stesso momento, e seguirne lo sviluppo fino alla morte dell'ultimo individuo, annotando per ogni singolo individuo la durata di sviluppo dei singoli stadi, la fecondità e la data di decesso.

Generalmente, si possono distinguere due tipi di tavole, uno legato al budget di sopravvivenza grazie alla quale è possibile stimare l'aspettativa di vita di un individuo della coorte ad una determinata età; un altro tipo è noto come Tavole di sopravvivenza e fertilità, con la quale si stimano parametri interessanti per descrivere la popolazione quali il tasso di riproduzione netto R_0 (numero di neonati femmine per femmina) e il tasso intrinseco di accrescimento r_m (Birch 1948).

Alla conclusione della coorte, dai dati registrati si ottengono i valori dei seguenti parametri vitali:

Relazione pianta insetto

- l_x , proporzione di individui della coorte iniziale vivi all'età x . È un parametro in continua modifica e lo si può calcolare solo per intervalli discreti di tempo;
- m_x , somma di neanidi generate dalle femmine di età x della coorte nell'intervallo compreso tra x e $x+1$. Generalmente l'esatto valore di m_x non può essere determinato, quindi si assume che tutte le nascite siano avvenute simultaneamente nel punto medio dell'intervallo di tempo.
- R_0 , tasso riproduttivo netto, che è il rapporto tra le nascite totali di femmine di due generazioni successive;
- T , durata media di una generazione;
- λ , tasso finito di accrescimento, che rappresenta l'incremento reale della popolazione nell'intervallo considerato. Quando λ è inferiore all'unità, la popolazione si estingue per il prevalere delle morti sulle nascite, se invece si attesta sul valore unitario, significa che la popolazione ha trovato un equilibrio tra nascite e decessi;
- r_m , tasso intrinseco di accrescimento (chiamato anche capacità teorica di incremento infinitesimale). Questo indice viene solitamente utilizzato per confrontare tra di loro le innate prestazioni di specie o, all'interno di una stessa specie, biotipi e razze diverse. Può essere inoltre utilizzato come indice bioclimatico per trovare le condizioni di laboratorio che più si avvicinano a quelle ideali (Gutierrez 1996).

Questi parametri delineano le prestazioni di una popolazione con struttura di età stabile, allevata in un ambiente costante e non limitante (Birch, 1948). A causa di queste condizioni, questa tipologia di studio non può essere applicata alle popolazioni reali, ma può permettere di conoscere l'importanza relativa dei fattori biotici e confrontare la crescita di diverse specie allevate nello stesso ambiente.

Eventualmente, potrebbe essere utile verificare la robustezza dei parametri stimati, calcolando media ed errore standard di ogni coorte con metodi di 'sub-sampling'. In tali metodi, gli individui della coorte vengono selezionati casualmente ('bootstrap') o in modo sistematico ('jackknife') più volte in modo da ottenere dei 'sotto-campioni' e poter calcolare gli stimatori di media ed errore standard della popolazione.

16. Materiali e Metodi

16.1 Analisi top-down

L'obiettivo di questa parte del lavoro é stato la conoscenza della risposta della pianta *A. collina* a infestazioni controllate di afidi, a temperatura costante in serra.

In particolare, si é approfondita la conoscenza dell'effetto di attacchi entomatici sul metabolismo secondario della pianta relativamente all'induzione della sintesi di composti fenolici.

La fase sperimentale si é articolata attraverso fasi successive:

- Allevamenti di base delle specie vegetali e delle relative specie di fitofagi (a: *A. collina* e *M. millefolii*; b: *P. sativum* e *M. persicae*);
- Allestimento delle infestazioni controllate;
- Raccolta dei dati.
- Analisi biochimiche;

16.1.1 Allevamenti di base

Coltivazione di *A. collina* e allevamento *M. millefolii*

I semi di *Achillea collina* usati per gli esperimenti sono stati ottenuti dal consorzio Valplantos Bio di Saillon (CH) e appartengono alla stessa varietà coltivata in campo a Poschiavo e Dazio. La cultivar della specie é 'Spark', selezionata in funzione del contenuto in camazulene, per scopi commerciali.

La semina é stata effettuata in terriccio da giardinaggio (nome commerciale Vitaflor, della ditta PROFI ZWEI, composto da miscela di torbe di sfagno, con carbonio organico di origine biologica al 43.7%, N totale al 1.13%, sostanza organica al 75.3% e pH compreso tra 5.3 e 6.0) all'interno di alveoli di polistirolo e la germinazione é avvenuta in una serra in condizioni costanti (26 ± 1 °C, con 70 ± 5 % U.R. e fotoperiodo 16:8 L:D).

Dopo circa tre settimane dalla semina, le piantine sono state trapiantate in vasi (\emptyset 12,5 cm; h 11 cm) per essere usate come substrato di alimentazione negli allevamenti massali di *M. millefolii*, e mantenute in camere di crescita a condizioni costanti (21 °C, 65 ± 5 % U.R, 16:8 L:D).

Gli individui di *M. millefolii* necessari per iniziare gli allevamenti massali, sono stati raccolti direttamente in campo e allevati sulle piante di achillea appositamente seminate come

Relazione pianta insetto

descritto in precedenza. Sopra i vasi di queste piante, per impedire la fuga degli insetti, sono stati posti dei cilindri in plastica trasparente (\varnothing 11,5 cm, h 30 cm) e chiusi all'estremità superiore da una garza, lungo le cui pareti sono state praticate due aperture per consentire la circolazione dell'aria. Queste piante sono state periodicamente sostituite per ovviare a situazioni di sovrappopolamento degli afidi, infestazione di acari o tripidi e deperimento della pianta a causa della suzione degli insetti.

Coltivazione di *P. sativum* e allevamento di *M. persicae*

Gli afidi della specie *M. persicae*, provenienti dagli allevamenti dell'Istituto di Entomologia di Piacenza, sono stati allevati in vaschette circolari (\varnothing 20 cm), coperte da una garza, all'interno di una cella climatica, mantenuta a condizioni costanti ($21 \pm 1^\circ\text{C}$, $65 \pm 5\%$ R.U., 16:8 L:D).

Per approntare le suddette vaschette si è proceduto nella maniera seguente.

Sul fondo del contenitore è stato steso uno strato di Perlite, un substrato chimicamente inerte adatto al trapianto e al taleaggio; quindi sono stati disposti dei semi di pisello nano (*Pisum sativum*, cv Progress n° 9), provenienti dal Consorzio Agrario di Parma, e si è provveduto ad un'adeguata irrigazione. Dopo sette giorni, le giovani piantine di pisello sono state infestate utilizzando germogli precedentemente infestati, ottenuti da un ciclo di allevamento precedente. Durante l'esecuzione di questa procedura è stato necessario assicurarsi che tra i germogli introdotti e quelli emergenti dai semi vi fosse la possibilità di spostamento da parte degli insetti: infatti, nel caso in cui il posizionamento dei germogli non fosse stato accurato, si sarebbe andati incontro ad una scarsa, se non nulla, infestazione e moltiplicazione degli afidi. L'allevamento di base di *M. persicae* è consistito mediamente in 10 vaschette infestate per ogni ciclo.

Allo scadere di ogni settimana, il procedimento veniva ripetuto, preparando ed infestando un nuovo set di vaschette; con un tale ritmo di ricambio dell'infestazione si riesce a garantire una continuità nella densità di afidi nelle infestazioni, ovviando a problemi causati dal sovrappopolamento degli afidi e dal deterioramento dei tessuti delle piantine di pisello, che altrimenti determinerebbero un grave spopolamento.

Questa procedura di allevamento ha consentito una costante presenza di insetti sia per gli esperimenti che per l'alimentazione di Coccinellidi allevati per altri lavori.

16.1.2 Allestimento delle infestazioni controllate

Preparazione delle piante per le prove di infestazione controllata

Tre settimane dopo la semina, le plantule di *A. collina* sono state trapiantate individualmente in vasetti di plastica trasparente (\varnothing 6.3 cm, h 8 cm) e lasciate a stabilizzarsi nella serra per circa una settimana per permettere alle piantine di riprendersi dallo stress subito con il trapianto.

Allo scadere della quarta settimana dal giorno della semina, le piante sono state usate per la sperimentazione, ossia per le infestazioni controllate con le due specie di afidi *M. millefolii* e *M. persicae*.

Infestazioni controllate

Il giorno di inizio della prova (t_0) gli afidi venivano prelevati direttamente dai contenitori degli allevamenti con l'ausilio di un pennello o mediante scrollamento delle piantine.

Le quantità necessarie di individui venivano misurate su una bilancia professionale di precisione ($d=0.1$ mg) e travasate direttamente nel vaso contenente la piantina di achillea. In dettaglio, le colonie erano costituite da circa 12 ± 2 mg di afidi, indipendentemente dall'età ma badando a costituire gruppi misti di giovani e adulti; tale quantità di afidi corrisponde a circa 10 *M. millefolii* e a 30 *M. persicae*.

La piantina veniva quindi isolata mediante l'apposizione di un tubo cilindrico in pvc costruito appositamente (\varnothing 6,3 cm; h 25 cm), chiuso alla sommità con un pezzo di tessuto per agevolare il passaggio d'aria.

Per ogni tempo di rilevamento, sono state previste 10 piante infestate associate ad altrettante 10 piante non infestate di controllo. Le prove sono state condotte in serre condizionate a $26\pm 1^\circ\text{C}$ ($65\pm 5\%$ UR; 16:8 L:B).

Per ognispecie di afidi si sono adottati tempi di infestazione specifici:

t_0 : controllo, inizio infestazione

t_1 : 10 giorni di infestazione per *M. millefolii* e 7 giorni per *M. persicae*

t_2 : 20 giorni di infestazione per *M. millefolii* e 14 giorni per *M. persicae*

t_3 : 21 giorni per *M. persicae*



Fig.27 Prova sperimentale allestita con piantine infestate e controllo, ognuna isolata, ma distribuite in modo randomizzato sul piano di lavoro in serra.

Raccolta dei dati

Ad ogni determinato intervallo di tempo, i gruppi venivano prelevati e le piantine venivano ripulite accuratamente dalle colonie di afidi con un pennello, pesate con una bilancia di precisione ($d=0.1$ mg), catalogate e chiuse in appositi contenitori in plastica per poi essere congelate immediatamente mediante immersione in azoto liquido ed infine conservate in congelatore a -80°C in attesa della successiva fase di analisi biochimica.

Analisi biochimiche

Estrazione delle sostanze fenoliche

La quantità di 0.1 g di ciascun campione di *A. collina*, proveniente dalle tesi 'infestato e 'controllato, precedentemente crio-macinato, sono stati miscelati con 1 ml di alcool metilico MeOH e posti a macerare con sonicatore a temperatura ambiente, per 30 min, in modo tale da eliminare eventuali bolle d'aria. Dopo centrifugazione, il surnatante è stato conservato. Il rimanente pellet è stato risospeso in MeOH, sonicato e centrifugato come descritto precedentemente. Le estrazioni sono state ripetute analogamente per tutti i tempi sperimentali e per ogni replica.

Per assicurarsi la completa estrazione dei composti fenolici solubili in metanolo, il metodo colorimetrico che vede l'impiego del reattivo Folin-Ciocalteu, è stato effettuato sui surnatanti ottenuti dalle successive estrazioni, fino ad ottenere un valore nullo di assorbanza, indicante una completa estrazione dei composti.

Infine, tutti i surnatanti previa filtrazione (0.45 μm MILLEX® HV, Millipore, Milan, Italy) sono stati uniti e concentrati con evaporatore rotativo ad un volume pari a 0,5 ml. Sono stati quindi conservati a -20°C fino al momento delle analisi.

Analisi della frazione fenolica mediante RP-HPLC (Reversed Phase-High Pressure Liquid Chromatography)

Gli estratti opportunamente diluiti sono stati analizzati con la cromatografia liquida ad alta pressione mediante l'impiego dello strumento Waters 515 pump munito di detector UV dual band (Waters, Vimodrone, MI, Italy) e della colonna C18 Hypersil ODS (Supelco, diametro particelle 5 μm , 250 mm x 4,6 mm).

Il gradiente di eluizione è stato generato con acido formico 0,05% in H_2O (solvente A) e alcool metilico (solvente B).

Le condizioni di analisi sono state le seguenti: per i primi 3 min è stato mantenuto il 25% di B, poi incrementato al 70% in 24 min, all'85% in 30 min, al 100% in 31 min e infine eluizione isocratica fino a 36 min. Dopo 2 minuti il gradiente è stato riportato nelle condizioni di partenza, il volume di iniezione era pari a 20 μl e il flusso di 1 ml/min. Il detector è stato impostato alle lunghezze d'onda di 290 e 340 nm.

I picchi evidenziati dai profili cromatografici sono stati confrontati con standard di riferimento comparando il tempo di ritenzione e lo spettro UV alle lunghezze d'onda selezionate. Gli standard impiegati (acido caffeico, acido clorogenico, acidi dicaffeoilchinici) sono stati scelti sulla base dei dati riportati in letteratura per la specie indagata (Giorgi *et al.*, 2009).

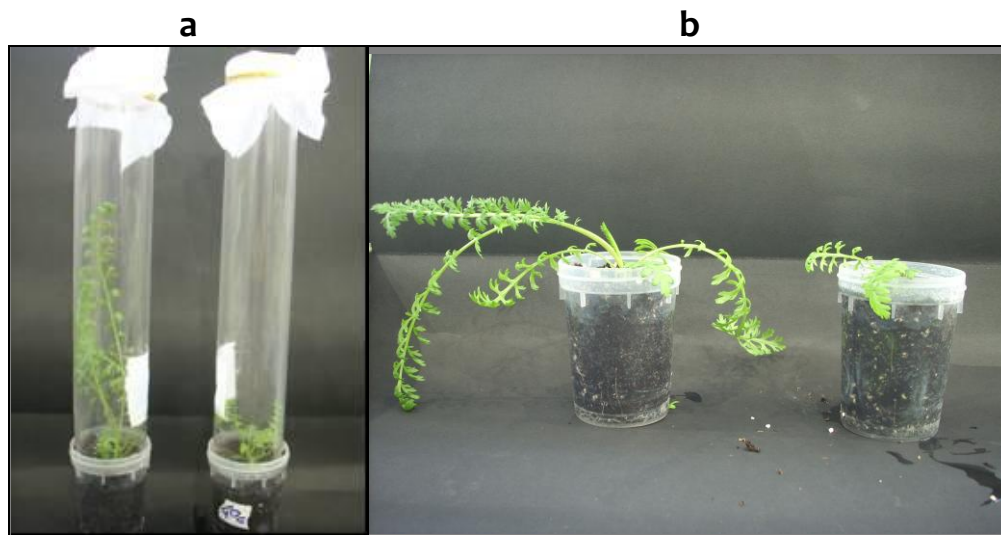


Fig.28 a) Vasetti con piante controllo, a destra, e infestate, a sinistra; b) l'infestazione causa un netto calo nell'accrescimento della pianta.

16.2 Analisi bottom-up

In questa fase sperimentale si é voluto approfondire la conoscenza dell'effetto della pianta officinale su due categorie di afidi diverse, uno specialista e un generalista attraverso la conoscenza delle performances di *M. millefolii* su *A. collina* e di *M. persicae* su *A. collina* e su *P. sativum* a temperature diverse.

Inoltre, si sono volute indagare le reazioni delle due specie di afidi al metabolismo di piante di *A. collina* indotte da precedenti infestazioni sempre di afidi, ad una temperatura costante ottimale.

La sperimentazione si é articolata attraverso diverse fasi successive:

- Allevamenti di base delle specie vegetali e delle relative specie di fitofagi (a: *P. sativum* e *M. persicae*; b: *A. collina* e *M. millefolii*);
- Allestimento delle coorti di sviluppo a temperature diverse e costruzione delle life tables;
- Allestimento delle infestazioni controllate e delle coorti di reazione ad una temperatura ottimale; costruzione delle relative life tables;
- Analisi delle life tables;
- Descrizione dei parametri vitali, mediante idonei modelli matematici

Per procedere con tale sperimentazione si è operato nel modo illustrato di seguito.

16.2.1 Allevamenti di base

Le colture di *P. sativum* e *A. collina*, cosí come gli allevamenti massali delle due specie di afidi sono avvenute come già descritto in precedenza.

16.2.2 Allestimento delle coorti di sviluppo a temperature diverse e costruzione delle life table

Per definizione, una coorte è composta da un gruppo di individui nati nello stesso momento (Bureau of Labor Statistics 2008). Nello specifico, in questo lavoro il 'momentó, ossia l'intervallo temporale utile per definire gli individui di una coorte è stato di un giorno, ossia il tempo necessario per ottenere un gruppo di individui rilevante con cui costituire la coorte.

Preparazione delle piante per le coorti

Tre settimane dopo la semina, le plantule di *A. collina* sono state trapiantate individualmente in vasetti di plastica trasparente (\varnothing 6,3 cm, h 8 cm) e lasciate a stabilizzarsi nella serra per circa una settimana per permettere alle piantine di riprendersi dallo stress subito con il trapianto.

Allo scadere della quarta settimana dal giorno della semina, le piante sono state usate per la sperimentazione, ossia per la costituzione delle coorti con *M. persicae* e *M. millefolii* e per l'allestimento delle infestazioni controllate con *M. persicae*.

Dopo circa tre giorni dalla semina di *P. sativum*, avvenuta in perlite all'interno di vasconi identici a quelli usati per l'allevamento massale, i semi neo-germinati sono stati trapiantati singolarmente in vasetti di plastica trasparente (\varnothing 6,3 cm, h 8 cm) e lasciate a stabilizzarsi nella camera climatizzata fino allo scadere di una settimana dalla semina.

A questo punto le piante sono state usate per lo studio delle coorti di sviluppo con *M. persicae*.

Preparazione degli insetti per le coorti di sviluppo

Gli esperimenti condotti sono stati 3 e sono stati distinti sulla base della coppia di pianta-fitofago saggiata, ossia:

MC	<i>M. millefolii</i> su <i>A. collina</i> ;
AC	<i>M. persicae</i> su <i>A. collina</i> ;
PC	<i>M. persicae</i> su <i>P. sativum</i>

Per ogni esperimento sono state costituite 4 coorti destinate a 4 diverse temperature: 15°, 21°, 25° e 28° C; ogni coorte di afidi utilizzata negli esperimenti prestabiliti era composta da 10 neanidi.

Per la creazione di ogni coorte e l'ottenimento di neanidi coetanee, si è reso necessario isolare, il giorno precedente all'inizio dell'esperimento, un adulto della specie di fitofago considerata su una piantina (di pisello o di achillea, in funzione dell'allevamento di provenienza) trasferita singolarmente all'interno di un vasetto isolato e sigillato, in modo tale da prevenire fughe o intromissioni di altri individui.

Il giorno successivo, mediante un pennellino con punta fine, si provvedeva a trasferire singolarmente ogni neanide neonata su una piantina preparata appositamente per ospitare l'afide durante tutta la sua vita.

Dopo il posizionamento della neanide, il sistema pianta-insetto veniva isolato mediante l'apposizione di un vasetto di dimensioni identiche ma girato al contrario; al vasetto era

Relazione pianta insetto

stato precedentemente asportato il fondo e sostituito con un pezzo di retina molto fine, in modo tale da permettere il passaggio dell'aria ed evitare la fuoriuscita dell'afide.



Fig.29 Vasetti contenenti *A.collina* e *M.persicae* o *M. millefolii*, usati per lo studio delle coorti.

Sviluppo di tavole di sopravvivenza specifiche all'età: raccolta e organizzazione dei dati

Le osservazioni delle coorti sono state effettuate ad intervalli giornalieri (tranne durante i fine settimana e durante le festività), scopercchiando la gabbietta e verificando la presenza dell'insetto e di eventuali neanidi. Nel maneggiare la gabbietta si è posta particolare attenzione a non far cadere gli insetti dalle piante. La presenza dell'adulto e delle neanidi è stata verificata, a seconda dei casi, direttamente ad occhio nudo o attraverso l'ausilio di uno stereoscopio. In particolare lo stereoscopio è risultato indispensabile nell'osservazione delle coorti di *M. persicae* su *A. collina*, a causa delle ridotte dimensioni delle neanidi di questo afide e della conformazione fogliare della pianta. Generalmente gli afidi si posizionano nella pagina inferiore delle foglie, rendendo, a volte, difficoltoso il ritrovamento immediato.

Per poter spostare le foglie ed individuare gli afidi senza procurare danni alla pianta sono stati usati dei pennelli a punta fine.

Per effettuare le osservazioni sono stati utilizzati uno stereoscopio con 4.5 ingrandimenti e dei pennelli con punta 'o'.

I dati sono stati trascritti su un quaderno nel momento in cui venivano osservati. Quando sono stati conclusi gli esperimenti, i dati presenti sul quaderno sono stati trascritti in un foglio di lavoro di MS Office Excel.

Gli avvenimenti di cui è stata presa nota sono stati:

- la presenza o l'assenza dell'individuo, dato utilizzato per calcolare la sopravvivenza preimmaginale della coorte e anche per calcolare la durata di ogni età e del complessivo stadio giovanile degli individui, da cui poi si è ottenuto il tasso di sviluppo preimmaginale;

- la presenza della muta, indice del passaggio della neanide ad un'età successiva (al raggiungimento della quarta muta l'individuo è stato considerato adulto);
- la presenza di eventuali neanidi, per poter determinare la fecondità totale dell'adulto nel corso della sua esistenza;
- la morte dell'adulto, dato utilizzato per calcolare la lunghezza di vita dell'adulto (life span) e la sopravvivenza dello stadio di adulto nella coorte.

Quando è stata riscontrata la presenza di neanidi, ne è stato annotato il numero e, in seguito, si è provveduto alla loro rimozione ed al loro inserimento negli allevamenti massali. Nei casi in cui non è stato possibile osservare giornalmente le coorti e si sono in seguito ritrovate delle neanidi, il loro numero è stato suddiviso equamente tra i giorni trascorsi dall'ultima osservazione.

16.2.3 Allestimento delle infestazioni controllate e delle coorti di reazione ad una temperatura ottimale; costruzione delle tavole di sopravvivenza

Lo studio degli effetti "bottom-up" di una pianta indotta da uno stress biotico è stato effettuato per mezzo di osservazioni sullo sviluppo di coorti di reazione diverse di individui di *M. millefolii* e *M. persicae* posti su piante precedentemente infestate sempre da afidi della stessa specie, nell'ipotesi che la pianta reagisca allo stress reattivamente al grado di infestazione subito (Karban e Baldwin 1997).

Le infestazioni e le successive coorti di reazione sono state mantenute a temperature costanti ottimali per la specie considerata; nel dettaglio, l'esperimento con *M. millefolii* è stato condotto a 21°C mentre quello con *M. persicae* è avvenuto a 26°C.

Pertanto si è messo a punto un protocollo sperimentale in cui le piantine di circa tre settimane preparate come descritto in precedenza sono state sottoposte allo stress biotico determinato da un'infestazione di afidi di durata diversa in modo tale da creare diversi gradi di infestazione.

Le colonie poste sulle piantine "pulite" per l'infestazione iniziale erano costituite da una determinata quantità di individui; in particolare sono stati usati circa 10 mg di *M. millefolii*, pari a circa 10 individui e altrettanti 10 mg di *M. persicae*, pari a circa 30 individui. Non è stata fatta distinzione di età nella scelta degli afidi per l'infestazione.

La durata dei periodi di infestazione è stata scelta sulla base dei rilievi effettuati per l'analisi biochimica del tessuto vegetale e in conseguenza del profilo fenolico osservato.

Nello specifico, si sono usati i seguenti tempi di infestazione:

- t₀: controllo
- t₁: 4 giorni di infestazione
- t₂: 10 giorni di infestazione

t_3 : 14 giorni di infestazione

Dopo questi intervalli di tempo, i relativi gruppi di vasetti sono stati prelevati e le piantine sono state accuratamente disinfestate con l'ausilio di un piccolo pennello a punta fine; di seguito, su ognuna di esse è stata posta una neanide neonata della stessa specie della colonia iniziale, in modo tale da poter studiare lo sviluppo di una coorte di individui.

I risultati dello studio dello sviluppo delle coorti sono stati riassunti in tavole di sopravvivenza, da cui è stato calcolato il tasso intrinseco di accrescimento attraverso l'elaborazione dei parametri vitali relativi alle diverse performances.

16.2.4 Analisi delle Life Table

I dati raccolti e ordinati in life table, come precedentemente descritto, sono stati usati per ottenere il valore osservato dei principali parametri vitali, ossia:

- sopravvivenza età-specifica e sopravvivenza temperatura-specifica $s_i(T)$ degli stadi preimmaginali;
- durata degli stadi preimmaginali in funzione della temperatura, e di conseguenza il tasso di sviluppo preimmaginale $r(T)$;
- sopravvivenza età specifica $s_2(a)$, durata di vita e fecondità età specifica $m(a)$ e temperatura specifica $M(T)$ degli adulti;
- tasso intrinseco di accrescimento $r_m(T)$.

Hulting (1990) propone un metodo per il calcolo del tasso intrinseco di accrescimento che si basa su un algoritmo di calcolo scritto in linguaggio informatico PASCAL. Vista la necessità di verificare l'attendibilità della stima dei parametri delle tavole di sopravvivenza, con la relativa variabilità, nel codice proposto da Hulting, si calcolano r_m medio ed errore standard e l'intervallo di confidenza utilizzando il metodo di sub-sampling denominato 'Jackknife'.

Con questa procedura si calcolano iterativamente degli pseudo-valori del parametro da stimare, eliminando in successione un valore osservato dai dati usati per il calcolo. Quindi si fa la media degli pseudo-valori così ottenuti. Ad esempio, la formula usata per il calcolo del tasso intrinseco di accrescimento r_m è la seguente:

$$r_j = r_m \left(\frac{n-1}{n} \right) r_{m-j} \quad [1]$$

In cui r_j = pseudo-valore di r_m relativo all'individuo j ; j = individuo della coorte; n = numero di individui della coorte; r_{m-j} = tasso intrinseco di accrescimento calcolato per la coorte utilizzando la formula apposita ed avendo estromesso l'individuo j .

Tale programma costituisce nel contempo anche un valido strumento per l'organizzazione sintetica dei dati ottenuti dalle life tables.

Infatti, per utilizzare il programma è stato necessario preparare dei file di testo adeguatamente formattati (input), che sono stati poi elaborati dal programma.

Nello specifico, questi file di input sono formati da cinque colonne:

- numero della coorte
- numero dell'individuo adulto
- età dell'adulto
- numero medio di neanidi femminili prodotte nell'intervallo di tempo
- numero di neanidi maschili prodotte nell'intervallo di tempo; nel nostro caso tale parametro è sempre uguale a zero poiché gli afidi sono tutti femmine partenogenetiche (Gutierrez 1996).

16.2.5 Descrizione dei parametri vitali: modelli matematici

I dati osservati, forniti dal programma sotto forma di output, suddivisi per tipologia di parametro, sono stati successivamente oggetto di tentativi di descrizione mediante funzioni matematiche scelte sulla base di un'accurata ricerca bibliografica, indirizzata verso l'individuazione di un modello con alta capacità descrittiva e idoneo al fenomeno osservato.

La scelta dei modelli da utilizzare ha confluito verso funzioni non-lineari, in grado di descrivere adeguatamente l'andamento dei fenomeni osservati senza peraltro assumere valenza esplicativa (come invece accade in modelli meccanicistici), ma mantenendo una elevata applicabilità grazie alla loro semplicità d'uso e il ridotto numero di parametri.

Tasso di sviluppo e sopravvivenza preimmaginale

In letteratura vengono proposte numerose funzioni in grado di descrivere il tasso di sviluppo degli insetti in relazione a temperature costanti $r(T)$ (Kontodimas 2004).

Come anticipato, qui si è preferito adottare una funzione che comprendesse pochi parametri, ma caratterizzata da notevoli capacità predittive, anziché un complesso di funzioni dotate di maggiori qualità esplicative ma minori in termini di previsione (Limonta *et al.* 2007). Il modello di Brière *et al.* (1999) è apparso appropriato per il nostro scopo.

$$r(T) = \frac{a_r}{(T - T_l)(T_u - T)}$$

[2]

dove a_r = costante empirica, T = temperatura, T_l = soglia inferiore di sviluppo e T_u = soglia superiore di sviluppo.

Relazione pianta insetto

I parametri α , T_l , T_u sono stati ottenuti utilizzando la tecnica di minimizzazione dei minimi quadrati nell'ambito di una regressione non lineare (SPSS, Inc.).

La sopravvivenza specifica alla temperature $s_1(T)$ degli stadi preimmaginali è stata rappresentata da una funzione BETA, scelta per le sue capacità e flessibilità nella rappresentazione di dati unimodali

$$s_1(T) = \frac{\kappa_l (T - T_l)^{\lambda_l}}{\kappa_l (T - T_l)^{\lambda_l} + \gamma_l (T_u - T)^{\lambda_l}} \quad [3]$$

dove κ_l = parametro di scala, λ_l e γ_l = parametri della funzione BETA, T = temperatura, T_l = soglia inferiore di sviluppo e T_u = soglia superiore di sviluppo.

I parametri T_l e T_u sono stati ottenuti dall'eq. 2, mentre κ_l , λ_l e γ_l sono stati stimati utilizzando la tecnica di regressione non-lineare dei minimi quadrati (SPSS, Inc.).

La stima dei parametri delle equazioni [2] e [3] è avvenuta a partire dai valori osservati e raccolti come spiegato in precedenza.

Fecondità e sopravvivenza degli adulti, in relazione all'età

La fecondità età-specifica $m(a)$ e i tassi di sopravvivenza $s_2(a)$ sono stati osservati ad ogni temperatura. L'andamento di $m(a)$ è stato descritto utilizzando una funzione applicata da Bieri *et al* (1983)

$$m(a) = \phi_1 \frac{(a - \phi_2)}{\phi_3^{(a - \phi_2)}} \quad [4]$$

dove a = età cronologica dell'individuo, in giorni; ϕ_1 , ϕ_2 e ϕ_3 = parametri del modello, stimati con il metodo dei minimi quadrati, nell'ambito di una regressione non lineare (SPSS Inc.), sulla base dei dati osservati.

Per rappresentare $s_2(a)$ è stata usata la diffusa equazione di Gompertz (Strehler 1977)

$$s_2(a) = a \omega_1 \omega_2 \omega_3^{[a \omega_2^{\omega_3}]} \quad [5]$$

dove a = età cronologica dell'individuo, in giorni; ω_1 , ω_2 , ω_3 = parametri del modello, stimati col metodo dei minimi quadrati, nell'ambito di una regressione non lineare (SPSS Inc.), sulla base dei dati osservati.

Fecondità degli adulti in funzione della temperatura

La fecondità totale $M(T)$, in relazione alla temperatura, viene rappresentata con la funzione BETA.

$$M(T) = \kappa_2 (T - T_l)^{\lambda_2} (T_u - T)^{\gamma_2} \quad [6]$$

dove κ_2 = parametro di scala, λ_2 e γ_2 = parametri della funzione BETA, T = temperatura, T_l = soglia inferiore di sviluppo e T_u = soglia superiore di sviluppo.

I parametri T_l e T_u sono stati ottenuti dall'eq.8 del tasso intrinseco di accrescimento, mentre κ_2 , λ_2 e γ_2 sono stati stimati utilizzando la tecnica di regressione non-lineare dei minimi quadrati (SPSS, Inc.), sulla base dei dati osservati.

Tasso di senescenza degli individui di *M. millefolii* in funzione della temperatura

Il tasso di senescenza degli afidi di *M. millefolii*, ossia l'inverso della durata della vita degli adulti, in funzione della temperatura, è stato descritto il modello di Brière *et al.* (1999)

$$rs(T) = \phi T (T - T_l) \sqrt{T_u - T} \quad [7]$$

dove ϕ = parametro di scala, T = temperatura, T_l = soglia inferiore di sviluppo e T_u = soglia superiore di sviluppo.

Tali parametri, comprese le temperature soglia inferiore e superiore, sono stati stimati utilizzando la tecnica di regressione non-lineare dei minimi quadrati (SPSS, Inc.), sulla base dei dati osservati.

Tasso intrinseco di accrescimento

Per ottenere questo parametro si è fatto ricorso al già menzionato programma di Hulting, che permette di calcolare i principali parametri che compongono una Life Table: lx , mx , R_0 , T , λ .

Il tasso intrinseco di accrescimento r_m è stato così ottenuto per ogni coorte, alle diverse temperature.

Quindi, la distribuzione degli r_m osservati in funzione della temperatura è stata descritta con il modello di Brière *et al.* (1999), usato in precedenza per la descrizione del tasso di sviluppo preimmaginale e ritenuto idoneo anche per questo scopo

$$r_m(T) = a_2 T (T - T_l) \sqrt{T_u - T} \quad [8]$$

dove a_2 = parametro del modello, T = temperatura, T_l = soglia inferiore di sviluppo e T_u = soglia superiore di sviluppo.

Il modello è stato parametrizzato alla tecnica di minimizzazione dei minimi quadrati nell'ambito di una regressione non lineare (SPSS, Inc.).

17. Risultati e discussione

17.1 Analisi top-down

Coorti di piantine di *A. collina* debitamente allevate, sono state infestate con quantità note di afidi della specie *M. millefolii* o *M. persicae*. Secondo un protocollo sperimentale testato, dopo determinati intervalli di tempo (giorni di infestazione) le piantine infestate sono state liberate dagli afidi e sottoposte ad analisi spettrofotometrica HPLC per l'individuazione di variazioni significative nei livelli di composti fenolici solubili, noti per il loro coinvolgimento nel metabolismo secondario di difesa della pianta.

I risultati, di seguito esposti, si riferiscono alle prove effettuate infestando *A. collina* con *M. millefolii* (a) e con *M. persicae* (b).

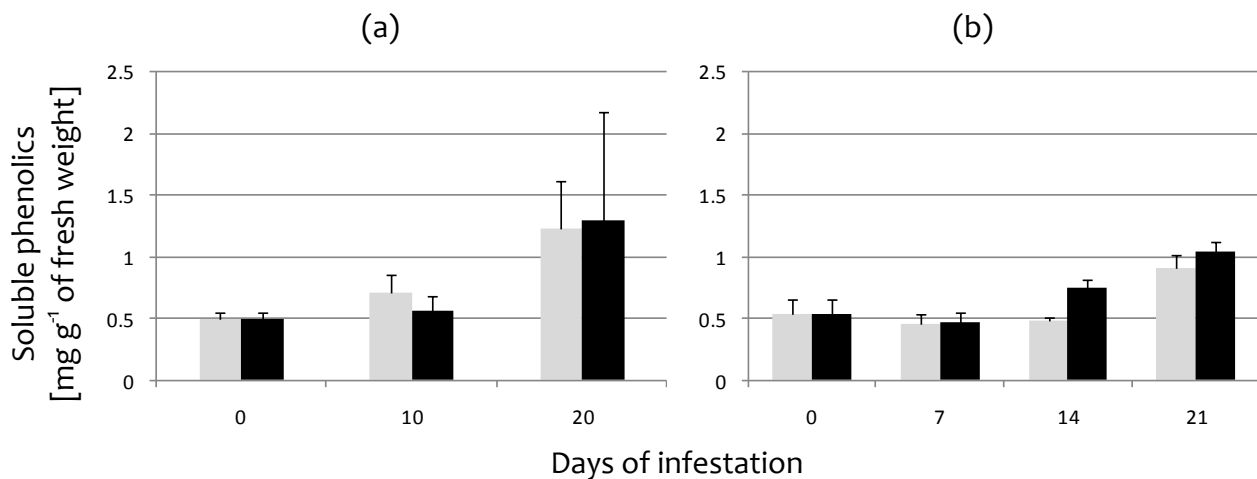


Fig.30 Concentrazione dei fenoli solubili nei tessuti vegetali di piantine di *A. collina* sottoposte a diversi tempi di infestazione con *M. millefolii* (a) e *M. persicae* (b). Le colonne grigie rappresentano i controlli non infestati, quelle nere i campioni infestati.

Le analisi biochimiche delle piantine infestate hanno rilevato un' incremento della concentrazione di composti fenolici solubili totali soprattutto in relazione al tempo trascorso e a quello dell'infestazione precedente. I grafici mostrano che l'infestazione determina una concentrazione leggermente maggiore di tali composti seppur solo in un caso significativa ($t=14$ giorni, *M.persicae*), ma ciò che é piú evidente é che questi composti incrementano soprattutto dopo lunghi periodi di infestazione e con l'età della pianta: $t>10$ e 14 giorni.

Dal confronto tra i due sistemi sperimentali, risulta che le infestazione da afidi della specie generalista *M. persicae* equivale a quella da afidi specialisti della specie *M. millefolii* in termini di induzione della pianta ad attivare il proprio metabolismo secondario.

Discussione

L'analisi biochimica del tessuto vegetale di piantine infestate e piantine controllo non infestate, poste nelle medesime condizioni sperimentali, non ha rilevato un effetto evidente di induzione della pianta da parte di un attacco entomatico. Tuttavia, il risultato riassunto nei grafici proposti evidenzia un contenuto di sostanze fenoliche solubili totali in costante incremento con la crescita della pianta ed é perciò presumibile che le piantine usate siano già naturalmente ricche di tali metaboliti, al punto che l'infestazione, nei tempi e nelle condizioni sperimentali adottate, non abbia costituito un fattore induttivo così rilevante per l'ospite vegetale da incrementare la propria produzione di tali sostanze in modo significativo.

Tuttavia, la presenza di un attivo metabolismo secondario é stata accertata e rappresenta un aspetto focale della qualità dell'ospite vegetale su cui si sviluppa la popolazione di afidi, e da cui non si può prescindere. L'esclusione dell'assunzione dei metaboliti secondari della pianta come fattore influente sulle performance degli afidi non é anzi raccomandabile, poiché é stata appunto qui accertato questo ruolo e ne é stata verificata la presenza costante anche in piante controllo.

Un ulteriore fattore fondamentale é risultato essere l'età della pianta in quanto ad esso sembra essere correlata la concentrazione di composti fenolici solubili totali. Nella modellizzazione del rapporto tra pianta e insetto fitofago sarà pertanto non trascurabile la considerazione della pianta come popolazione strutturata per età, che cresce ed invecchia in funzione dei fattori ambientali e biotici che la influenzano.

Il prodotto tra i giorni trascorsi dall'inizio dell'infestazione e l'analisi del tessuto e il numero medio di afidi presenti, dá un valore di 'carico' di infestazione, esprimibile anche come numero di 'afidi-giorno' ed indica il peso dell'infestazione. Così, assumendo una crescita di tipo esponenziale per cui il numero di afidi al tempo t $N_t = N_0 e^{rm t}$, avremo la seguente corrispondenza:

t_0 : 0 giorni=0 afidi-giorno;

t_1 : 10 giorni=816.6 afidi-giorno per *M. millefolii*,

7 giorni=1'208.47 afidi-giorno per *M. persicae*;

t_2 : 20 giorni=13'337.3 afidi-giorno di infestazione per *M. millefolii*,

14 giorni=13'908.5 afidi-giorno per *M. persicae*;

t_3 : 21 giorni=120'057 afidi-giorno per *M. persicae*.

17.2 Analisi bottom-up

17.2.1 Performance di *M. millefolii* su *A. collina*

Tasso di sviluppo e sopravvivenza preimmaginale: *M. millefolii* su *A. collina*

Nel paragrafo seguente sono presentati i risultati delle osservazioni e dei calcoli riguardanti tasso di sviluppo $r(T)$ e la sopravvivenza $s_i(T)$ degli stadi preimmaginali delle coorte.

In tab.1 sono riportati i valori osservati di r e s_i per le coorti alle diverse temperature testate.

Tab.2 Tasso di sviluppo r (media \pm ES) e sopravvivenza (%) s_i preimmaginali delle coorti di *M. millefolii*.

	10°C	15°C	21°C	25°C	28°C
r	0,018 $\pm 0,002$	0,067 $\pm 0,005$	0,12 $\pm 0,019$	0,1133 $\pm 0,024$	0,113 $\pm 0,029$
s_i	82	100	83,7	93,7	56,1

In fig.5 vengono mostrati due grafici che illustrano i risultati ottenuti per il tasso di sviluppo $r(T)$ (eq.2) e per la sopravvivenza preimmaginale $s_i(T)$ (eq.3).

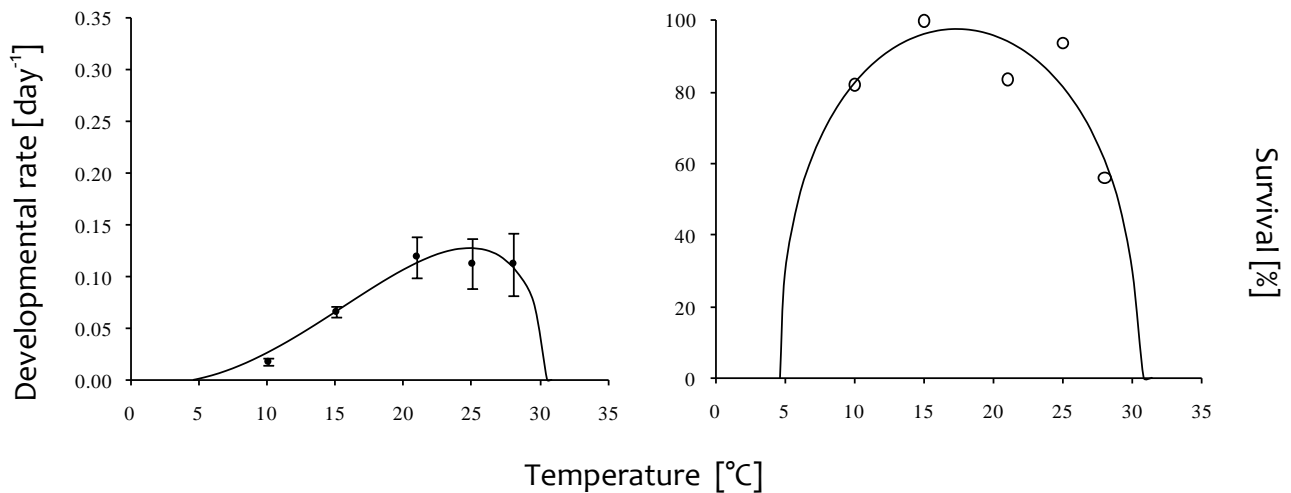


Fig.31 Tasso di sviluppo e sopravvivenza preimmaginale di *M. millefolii*. I punti rappresentano i dati osservati (media \pm ES) mentre le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.2 (tasso di sviluppo) e l'eq.3 (sopravvivenza).

Dal grafico del tasso di sviluppo si nota che il valore massimo viene raggiunto in corrispondenza di 21 °C e che il valore alle temperature di 25 e 28 °C si scosta di poco da quello massimo. Alle basse temperature si registra una diminuzione di r .

Riguardo al grafico della sopravvivenza, invece, si nota come il valore massimo venga raggiunto a 15 °C e come la sopravvivenza sia ridotta alle temperature elevate (28 °C).

Discussione

Osservando il grafico del tasso di sviluppo in fig.5, si notano la buona descrizione dei dati osservati da parte del modello adottato. Viene evidenziata la dipendenza di r dalla temperatura: il valore di questo parametro viene influenzato negativamente dalle temperature più basse.

Il grafico della sopravvivenza presenta una buona compatibilità tra osservazioni e modello, ed evidenzia l'effetto negativo che le alte temperature esercitano sull'afide.

Considerando ambedue i grafici, si rileva come le basse temperature abbiano effetto simile su tasso di sviluppo e sopravvivenza.

Fecondità e sopravvivenza degli adulti, in relazione all'età: *M. millefolii* su *A. collina*

Come già detto in precedenza, la fecondità qui intesa è il numero di neanidi totali prodotte da tutte le femmine della coorte, in relazione all'età cronologica.

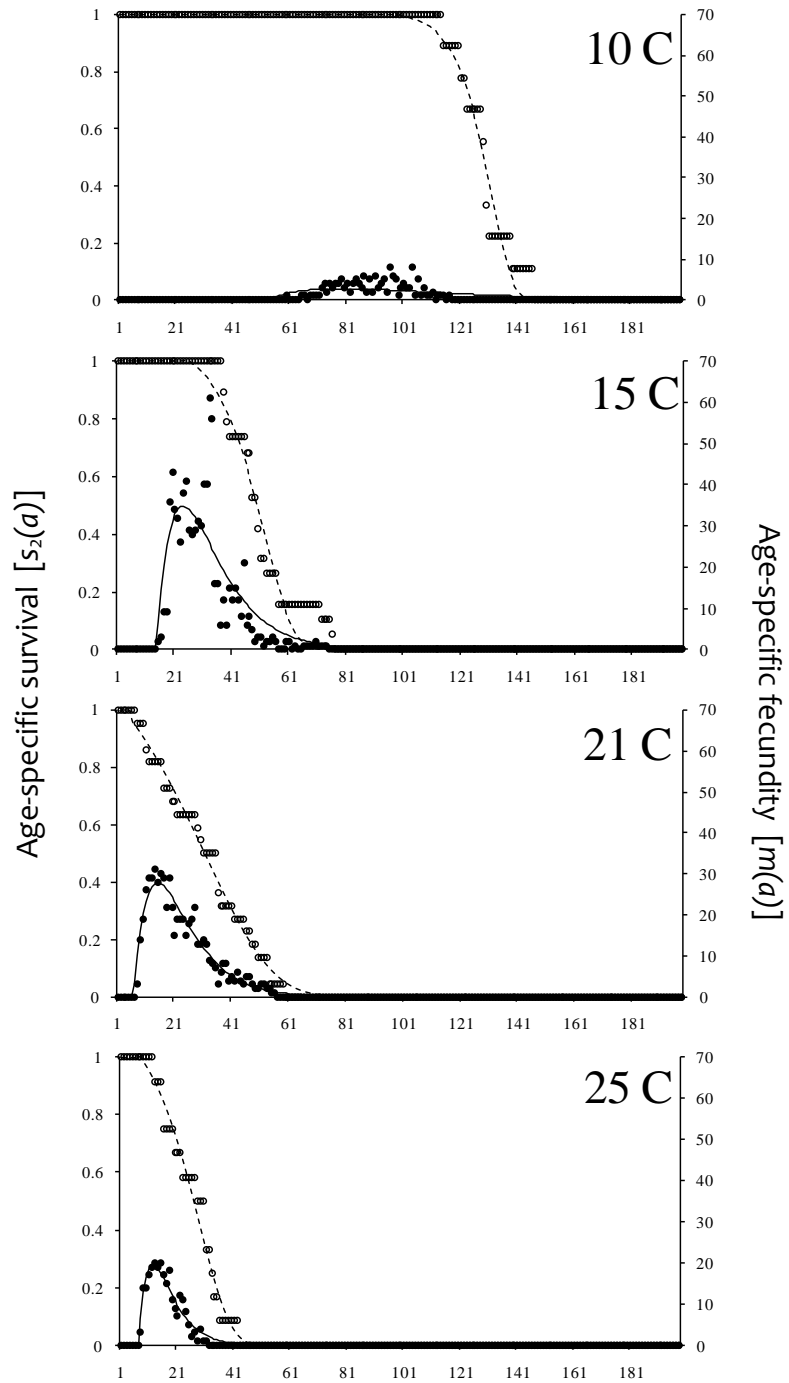
In tab.2 vengono riportati i valori di fecondità massima osservata e le età, osservate, in cui la sopravvivenza degli individui nelle coorti è pari al 50 %.

Tab.3 Fecondità massima osservata degli adulti e valore mediano (giorni) della sopravvivenza delle coorti di *M. millefolii*.

	MC				
	10°C	15°	21°	25°	28°
Fecondità massima	4	61	31	20	2
Sopravvivenza = 0.5	129	48	31	23	17

La fig.6 contiene i grafici relativi alla distribuzione della fecondità (eq.4) e della sopravvivenza (eq.5) in funzione dell'età degli adulti delle coorti MC.

Relazione pianta insetto



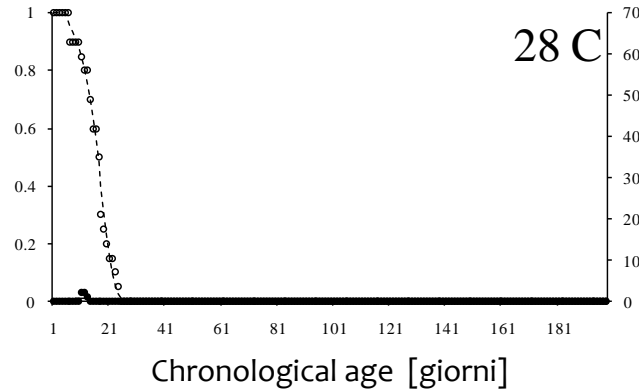


Fig.32 Fecondità e sopravvivenza degli adulti di *M. millefolii* in relazione all'età. I punti neri rappresentano la fecondità osservata (media \pm ES) e i punti vuoti la sopravvivenza (media \pm ES); le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.4 (fecondità) e le linee tratteggiate rappresentano i dati calcolati con l'eq.5 (sopravvivenza).

L'effetto della temperatura di 10°C si estrinseca soprattutto nel rallentamento dello sviluppo che porta gli individui a raggiungere durate di vita di oltre 150 giorni, nettamente maggiori rispetto alle altre temperature. É evidente inoltre l'abbattimento della fecondità che raggiunge valori massimi di 4 neanidi per capita.

A 15 °C si nota soprattutto come la sopravvivenza si mantenga pari al 100% per 37 giorni. A 48 giorni si registra il 50 % di individui vivi. Il numero massimo di neanidi prodotte da tutte le femmine è pari a 61 unità.

A 21 °C, si osserva una durata della vita di 64 giorni, mentre la metà di individui vivi si riscontra al 31° giorno. Il valore massimo della fecondità è pari a 31 neanidi.

A 25 °C, il 50% di individui vivi viene raggiunto a 23 giorni dall'inizio della coorte, mentre la fecondità massima è di 20 neanidi.

Infine, a 28 °C si nota una durata della vita di soli 28 giorni e l'età in cui il numero di individui è il 50% del totale corrisponde al 17° giorno. La fecondità raggiunge valori molto bassi e il valore massimo risulta essere di 2 neanidi generate da tutte le femmine.

Discussione

Dai grafici precedenti traspare la relazione che lega la temperatura ai parametri vitali di fecondità e durata della vita. In particolare, si nota come la fecondità raggiunga valori più elevati per la temperature di 15 °C. Tale fenomeno può essere spiegato grazie al già accennato aumento della durata della vita per gli insetti posti a basse temperature. Il fatto che la fecondità raggiunga valori elevati a 15 °C rispetto alle altre temperature, può essere chiarito ricordando che *A. collina* è una pianta adattata ai rigidi climi alpini, quindi trae beneficio dalle temperature più basse.

Tale ipotesi concorda con i risultati ottenuti per le altre temperature: i valori della sopravvivenza e della fecondità si abbassano notevolmente avvicinandosi ai 28 °C.

Fecondità e tasso di senescenza degli adulti, in funzione della temperatura: *M. millefolii* su *A. collina*

I dati osservati sulla fecondità relativa alla temperatura rappresentano il numero di neanidi medie prodotte da ogni singola femmina della coorte.

Segue la tab.3, in cui vengono mostrati i valori di fecondità e Life Span relativi alla coorte interessata.

Tab.4 Fecondità totale (media \pm ES) e tasso di senescenza (media \pm ES) degli adulti delle coorti di *M. millefolii*.

		<i>M. millefolii</i> - <i>A. collina</i>				
		10°C	15°C	21°C	25°C	28°C
M		17.6	42.5	29.2	20.91	0.29
		± 3.34	± 11.6	± 19.05	± 16.44	± 0.9
LS		0.0132	0.03	0.1	0.0936	0.1824
		± 0.0025	± 0.009	0.114	± 0.0836	± 0.1382

Nella fig.7 sono riportati i grafici della fecondità e del tasso di senescenza degli adulti. In questo caso, è stato possibile descrivere l'andamento dei dati osservati circa il tasso di senescenza $rs(T)$ degli adulti con la funzione di Brière *et al.* (1999) (eq.7).

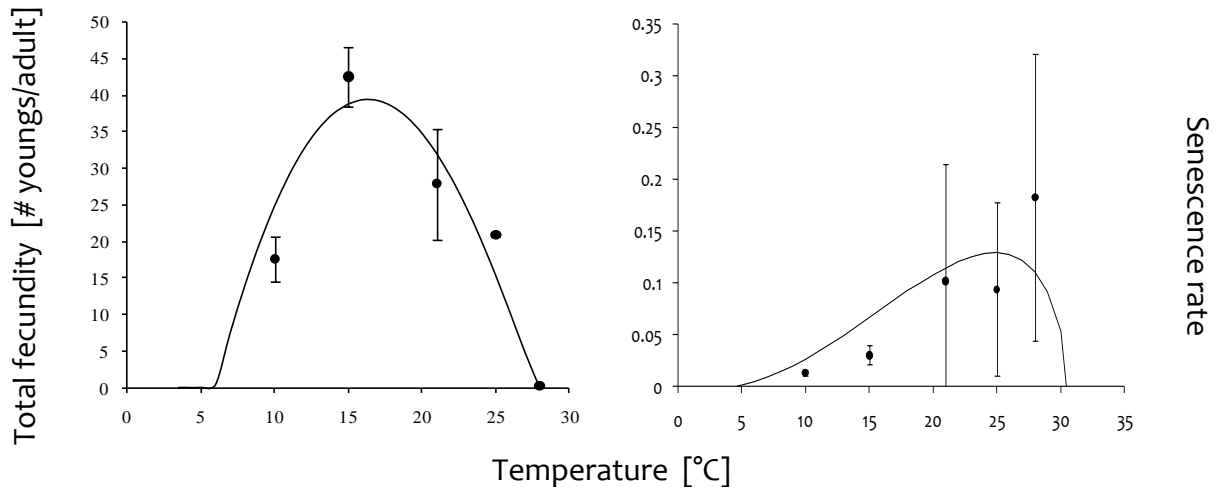


Fig.33 Fecondità e durata della vita degli adulti di *M. millefolii*. I punti rappresentano i dati osservati (media \pm ES) mentre le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.6 (fecondità) e 7 (tasso di senescenza).

Nel grafico della fecondità, il valore massimo, corrispondente a 42.5 neanidi per femmina, viene raggiunto a 15 °C. Per le temperature di 21 e 25 °C vengono raggiunti valori simili e minori rispetto a 15 °C. A 28 °C si registra una fecondità quasi nulla.

Riguardo al grafico del tasso di senescenza, si nota che il valore massimo, di circa 0.2, viene raggiunto a 28°C e spostandosi alle temperature più basse si osserva una riduzione dei valori osservati.

Discussione

Dal grafico della fecondità risulta che vengono raggiunti valori maggior alle temperature più basse. Da questo traspare una relazione tra temperatura e fecondità. Si nota come vi sia una scarsa, ma tutto sommato accettabile descrizione dei dati osservati da parte del modello usato.

Esaminando il grafico del tasso di senescenza si rileva ancora una dipendenza del parametro dalla temperatura, poiché i valori più alti vengono raggiunti alle temperature più alte. La curva approssima bene i dati osservati.

Dall'esame dei due grafici si può affermare, ancora una volta, che la fitness su *A. collina* sia favorita dalle temperature più basse e che tale situazione influenza i due parametri vitali dell'afide presi in esame.

17.2.2 Performance di *M. persicae* su *A. collina* e *P. sativum*

Tasso di sviluppo e sopravvivenza preimmaginale: confronto tra le coorti di *M. persicae* su *P. sativum* (PC) e di *M. persicae* su *A. collina* (AC)

Di seguito sono presentati i risultati delle osservazioni e dei calcoli sul tasso di sviluppo $r(T)$ e sulla sopravvivenza $s_i(T)$ degli stadi preimmaginali delle due diverse tipologie di coorti (PC e AC).

In tab.4 sono riportati i valori osservati del tasso di sviluppo e della sopravvivenza per PC e AC alle diverse temperature testate.

Tab.5 Tasso di sviluppo r (media \pm ES) e sopravvivenza s_i (%) preimmaginali delle due coorti.

		10°C	15°C	21°C	25°C	28°C
PC	r	0.03 ± 0.0014	0.08 ± 0.006	0.135 ± 0.007	0.21 ± 0.039	0.189 ± 0.015
	s_i	41.7	65	73.13	60.46	35
AC	r	0.023 ± 0.0013	0.062 ± 0.0071	0.3 ± 0.0	0.23 ± 0.059	0.169 ± 0.05
	s_i	62.5	75	57.1	66.3	41.7

In fig.8 vengono mostrati due grafici che illustrano i risultati ottenuti per la descrizione del tasso di sviluppo.

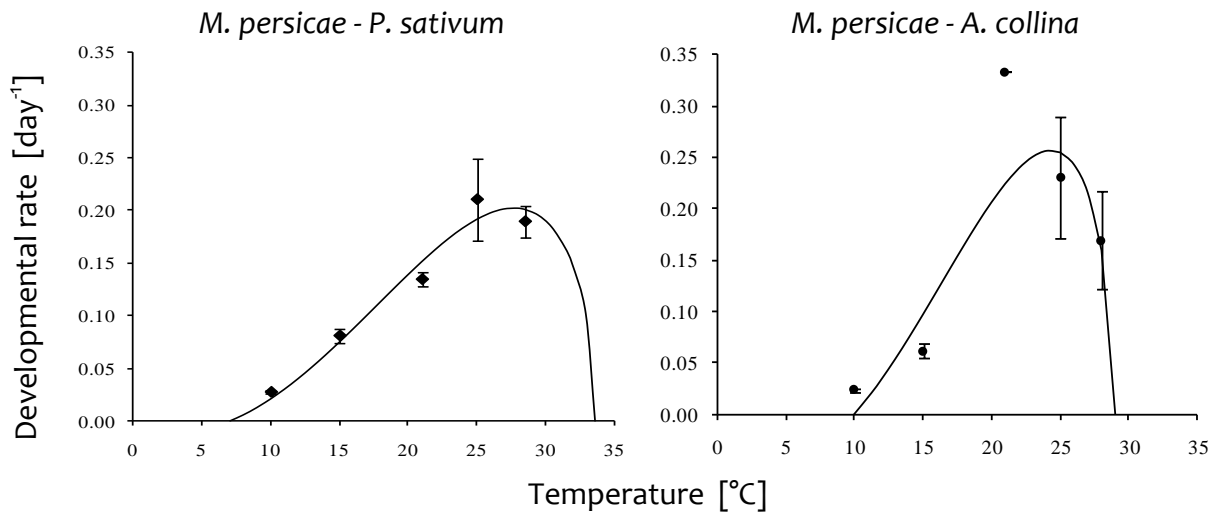


Fig.34 Tasso di sviluppo preimmaginale delle due coorti messi a confronto. I punti rappresentano i dati osservati (media \pm ES) mentre le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.2.

Dai grafici si nota che il valore massimo del tasso di sviluppo osservato è raggiunto a 25 °C per PC e a 21 °C per AC. In generale, i tassi di sviluppo di PC risultano inferiori a quelli di AC.

Il modello di Brière *et al.* (1999), stima un intervallo di temperatura idoneo per lo sviluppo, più ampio per PC che per AC. Infatti, il limite termico inferiore calcolato per PC è di 7.06°C e quello superiore di 33.67°C, mentre i corrispettivi per AC sono 10.03 e 28.8.

In fig.9 sono riportati due grafici che illustrano i risultati ottenuti per la sopravvivenza preimmaginale.

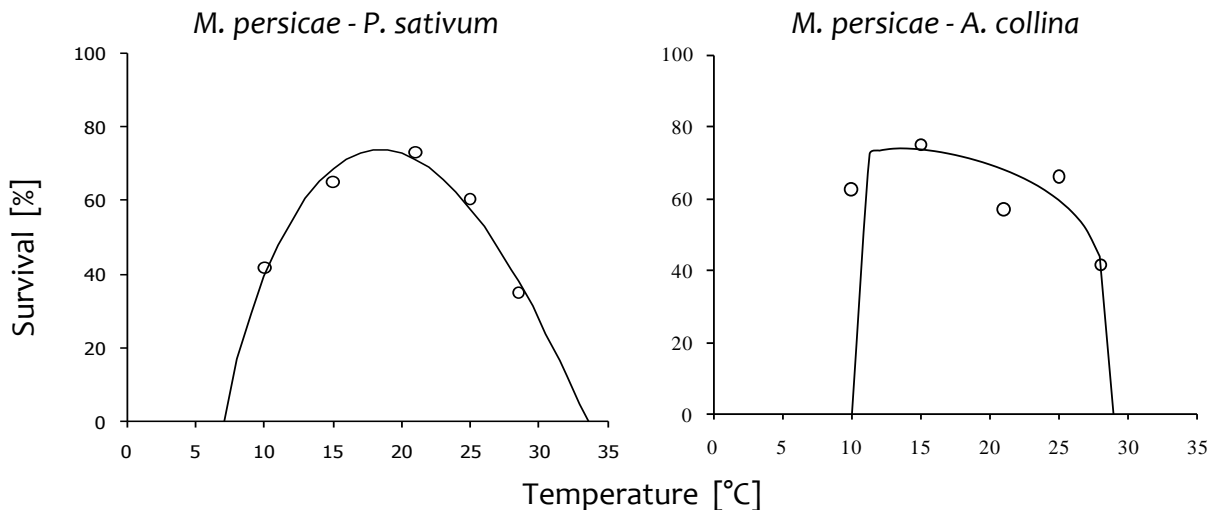


Fig.35 Sopravvivenza preimmaginale delle due coorti messi a confronto. I punti rappresentano i dati osservati (media \pm ES) mentre le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.3.

Dalla figura 9 si vede che l'andamento della sopravvivenza nella temperatura risulta simile nei due casi; in particolare, si ha una diminuzione forte all'aumentare della temperatura, passando da 73.13% e 75 % a 35% e 41,7% rispettivamente per PC e AC.

Discussione

In fig.8 si può notare come il modello di Brière rappresenti bene i dati osservati per la coorte PC, mentre si rileva una corrispondenza leggermente inferiore per la coorte AC.

Nella fig.9 si presenta una buona corrispondenza tra dati osservati e del modello BETA nel grafico della coorte PC, mentre si ha rappresentazione un pó meno precisa nel grafico della coorte AC. Osservando i due grafici si nota come la sopravvivenza delle neanidi di *M. persicae* sia legata alla temperatura e alla pianta ospite: su *A. collina* la sopravvivenza sembra essere favorita dalle temperature basse fino a 15 °C, mentre su *P. sativum* le temperature ottimali si attestano intorno ai 20 °C, valore corrispondente ai dati bibliografici (Davis *et al.*, 1980).

Considerando complessivamente le informazioni ottenute dall'analisi dei grafici, si può affermare che *A. collina* influenza positivamente il tasso di sviluppo delle neanidi di *M.*

Relazione pianta insetto

persicae, diminuendone però la sopravvivenza alle temperature maggiori. Sulla pianta di *P. sativum* l'afide risponde nel modo concorde con quanto espresso in bibliografia.

Fecondità e sopravvivenza degli adulti, in relazione all'età: confronto tra le coorti di *M. persicae* su *P. sativum* (PC) e di *M. persicae* su *A. collina* (AC)

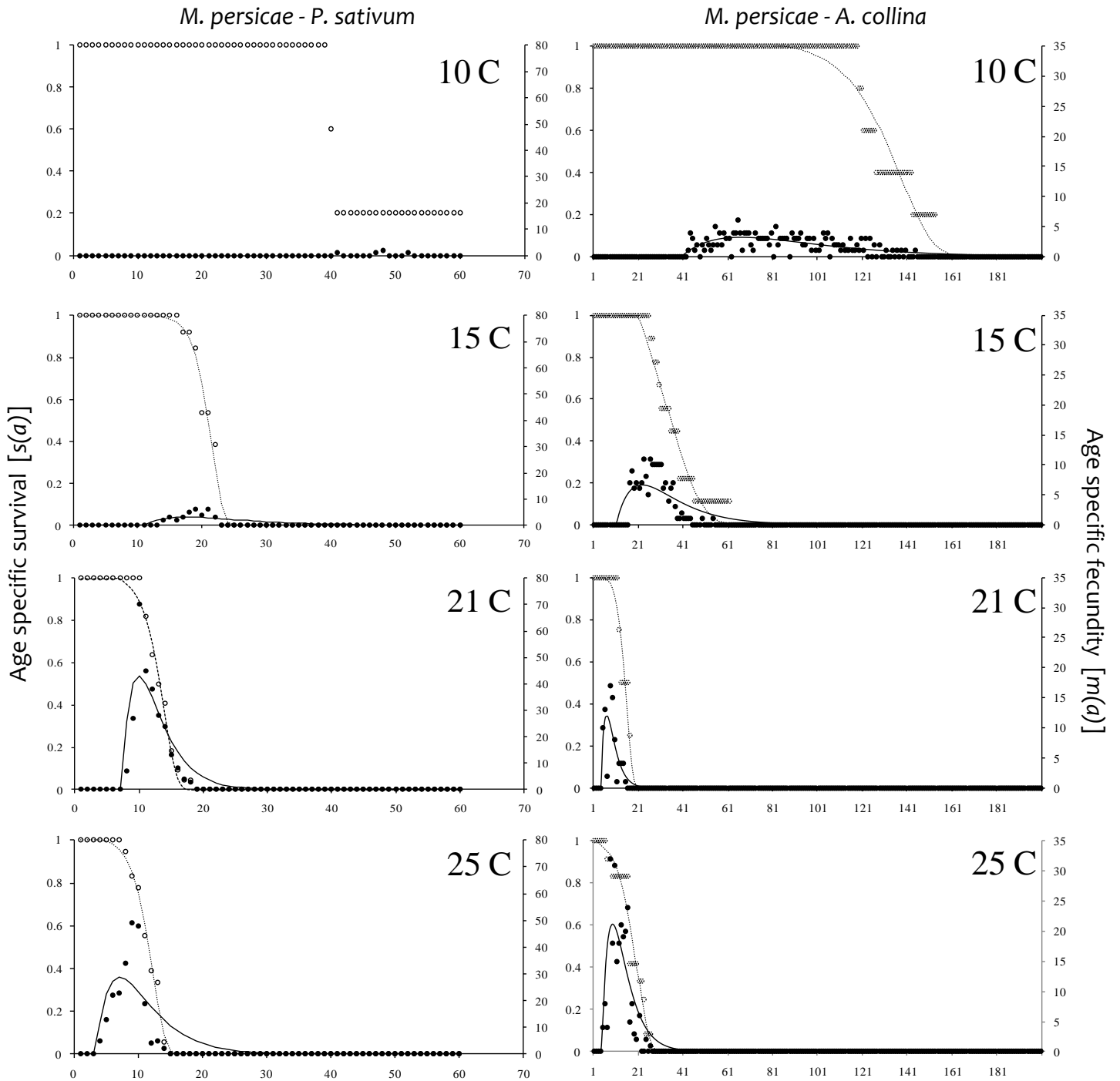
La fecondità di seguito presentata è il numero di neanidi totali prodotte da tutte le femmine della coorte, in relazione all'età cronologica.

In tab.5 vengono riportati i valori di fecondità massima osservata e le età, osservate, in cui la sopravvivenza degli individui nelle coorti è pari al 50 %.

Tab.6 Fecondità massima osservata degli adulti e valore mediano (giorni) della sopravvivenza delle due coorti.

	PC					AC				
	10°	15°	21°	25°	28°	10°	15°	21°	25°	28°
Fecondità	2	6	70	49	10	6	11	17	32	4
Sopravvivenza = 0.5	40	21	13	12	10	126	34	13	17	12

La Fig. 10 contiene i grafici relativi alla distribuzione della fecondità e della sopravvivenza in funzione dell'età degli adulti delle due coorti PC e AC.



Relazione pianta insetto

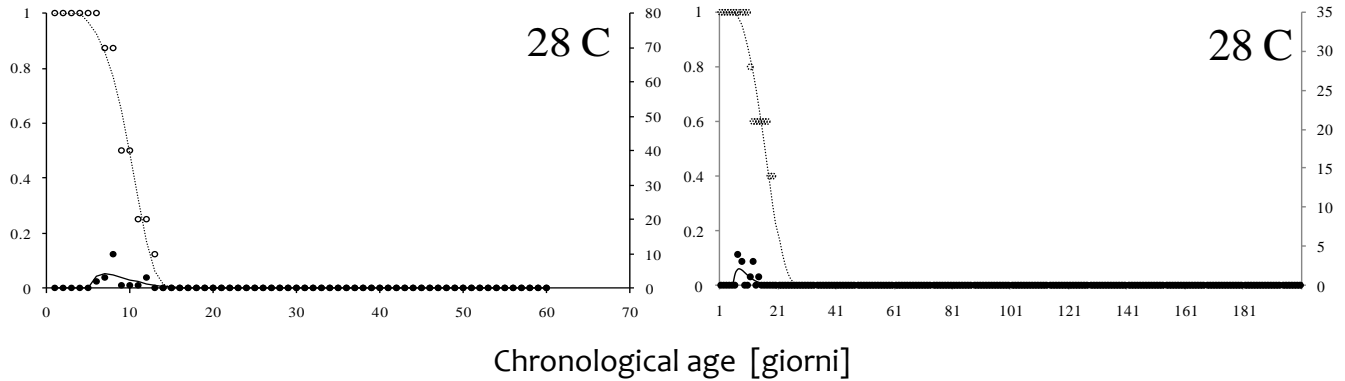


Fig.36 Fecondità e sopravvivenza degli adulti, legate all'età, delle due coorti confrontate. I punti pieni rappresentano la fecondità osservata (media \pm ES) e i punti vuoti la sopravvivenza (media \pm ES); le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.4 (fecondità) e le linee tratteggiate rappresentano i dati calcolati con l'eq.5 (sopravvivenza).

A 10°C, per la coorte PC, non è stato possibile stimare i parametri dei modelli per la rappresentazione dei dati osservati. Si può altresì notare come a questa temperatura la sopravvivenza si mantenga ad alti livelli per molto più tempo rispetto alle temperature più alte, ma anche come nel contempo la riproduzione sia praticamente nulla (max=2 neanidi per adulto). Il confronto tra le due coorti evidenzia una maggiore lunghezza della vita e una maggiore riproduzione per la coorte AC.

Osservando i grafici relativi alla temperatura di 15 °C, si rilevano nuovamente una maggiore durata della vita degli adulti e valori di fecondità maggiori per la coorte AC.

Riguardo alla temperatura di 21 °C, si nota una durata della vita simile per le due coorti, mentre la fecondità per la coorte PC raggiunge valori molto più elevati.

A 25 °C, si rileva una durata della vita maggiore per la coorte AC e, nonostante alcuni valori anomali, una fecondità abbastanza simile per le due coorti.

Infine, a 28 °C si nota una durata della vita minore per la coorte PC, che possiede, però, una fecondità leggermente superiore ad AC.

Discussione

Dalla serie di grafici precedenti traspare la relazione che lega la temperatura ai parametri vitali di fecondità e durata della vita. In generale lo sviluppo e la durata di vita degli afidi (e degli insetti ancora più in generale) risulta maggiore a temperature più basse, in conseguenza di un rallentamento complessivo del metabolismo.

Nel confronto tra le due coorti, per quanto riguarda la fecondità, risulta un effetto specifico della pianta su tale parametro; infatti la fecondità di *M. persicae* posto su *P. sativum*, sembra essere favorita alle temperature comprese tra 21°C e 25°C, mentre su *A. collina*, è favorita dalle basse temperature (10°-15°C).

Questo risultato potrebbe essere spiegato sulla base delle specifiche reazioni delle due piante alla temperatura. Infatti, *A. collina* è una specie alpina.

Fecondità e tasso di senescenza degli adulti, in funzione della temperatura: confronto tra le coorti di *M. persicae* su *P. sativum* (PC) e di *M. persicae* su *A. collina* (AC)

Di seguito sono presentati i risultati delle osservazioni e dei calcoli riguardanti la fecondità e il tasso di senescenza degli adulti, in funzione alla temperatura, per le due diverse tipologie di coorti (PC e AC). I dati osservati su tale fecondità rappresentano il numero di neanidi medie prodotte da ogni singola femmina della coorte.

I valori osservati di fecondità e senescenza per PC e AC alle diverse temperature testate e i relativi errori standard sono stati ottenuti dal programma di Hulting, come descritto in precedenza (tab.6).

Tab.7 Fecondità *M* (media±ES) e tasso di senescenza (media±ES) degli adulti delle due coorti.

		10°C	15°C	21°C	25°C	28°C
PC	<i>M</i>	0.42 ±0.42	1,7 ±0,334	8,08 ±1,266	7,23 ±1,468	1,84 ±0,634
	<i>Sen.</i>	0.28 ±0.06	0.15 ±0.04	0.223 ±0.08	0.21 ±0.09	0.46 ±0.35
AC	<i>M</i>	25.7 ±2.83	14,17 ± 3,285	12,13 ± 0,884	13,4 ± 2,243	1,01 ± 0,285
	<i>Sen.</i>	0.01 ±0.002	0.066 ±0.026	0.11 ±0.04	0.19 ±0.24	0.06 ±0.08

La Fig. 11 riporta due grafici che illustrano i risultati ottenuti per la fecondità degli adulti $M(T)$ (eq.6).

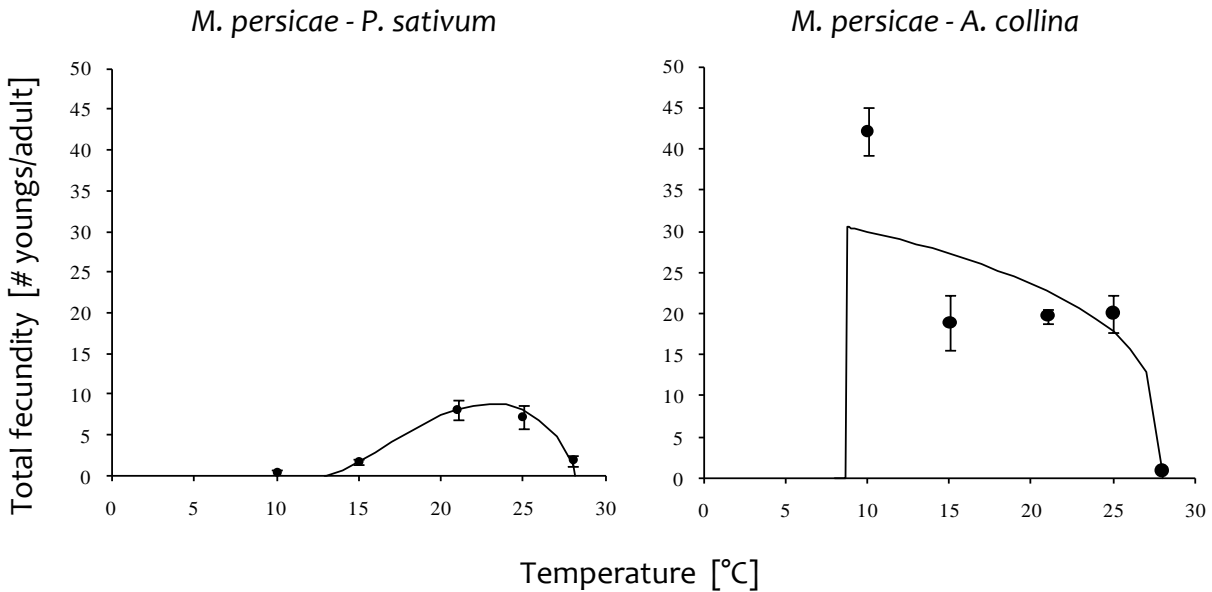


Fig.37 Fecondità delle due coorti messi a confronto. I punti rappresentano i dati osservati (media \pm ES) mentre le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.6.

Confrontando i due grafici si osserva immediatamente come i valori della fecondità in AC, compresi tra 44 e 20 neanidi per femmina, risultino nettamente superiori rispetto a quelli di PC.

In Fig. 12 si trovano i grafici del tasso di senescenza degli adulti delle due coorti PC e AC (eq.7).

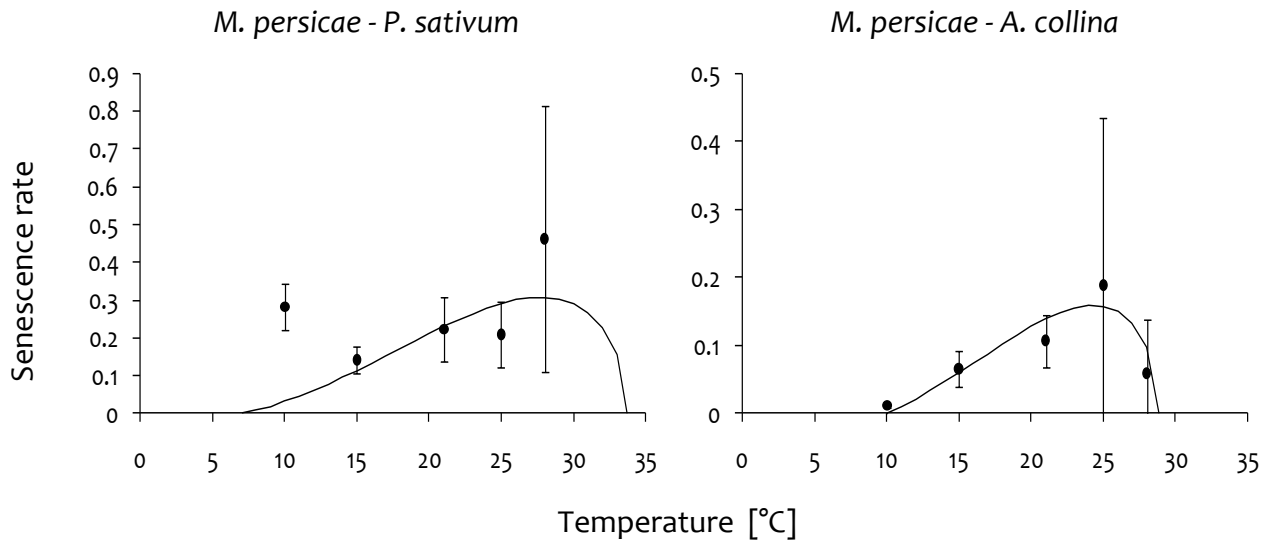


Fig.38 Tasso di senescenza degli adulti della due coorti confrontate. I punti rappresentano i dati osservati (media \pm ES) mentre la linea rappresenta il dato calcolato con l'eq.7.

Osservando i due grafici proposti si nota il maggior tasso di senescenza degli adulti della coorte PC, rispetto a AC (l'asse delle ordinate riporta due scale differenti). In particolare, risalta il valore della senescenza della coorte AC a 10 °C che si avvicina a 0 il massimo a 25°C che non raggiunge 0.2. I valori di PC rimangono tutti sotto la soglia di 0.1, con picco a 25°C.

Discussione

Osservando i due grafici in fig.11 si nota come *A. collina* sembri avere un effetto positivo sulla fecondità media delle femmine di *M. persicae*, in particolare alle basse temperature (10°C), in confronto con PC. La funzione di BETA rappresenta meglio i dati osservati per la coorte PC, mentre per AC presenta una corrispondenza minore.

Analizzando la Fig. 12, invece, si rileva come *A. collina* influisca in modo leggermente positivo sulla durata della vita dell'adulto, inverso del tasso di senescenza, rispetto a *P. sativum*. Ancora una volta, si riscontra una performance maggiore di *M. persicae* su *A. collina* alle temperature basse e un effetto opposto nel caso delle temperature elevate.

17.2.3 Confronto tra i tassi intrinseci di accrescimento dello specialista e del generalista sulle due specie ospiti

In tab.7 sono raccolti, per le quattro temperature, i valori di r_m delle tre coorti, con i relativi errori standard calcolati col metodo Jackknife attraverso il programma di Hulting.

Tab.8 Tassi intrinseci di accrescimento r_m (\pm ES) delle tre coorti.

	10°C	15°C	21°C	25°C	28°C
MC	0.03 ± 0.002	0.14 ± 0.01	0.182 ± 0.021	0.209 ± 0.032	0
AC	0.044 ± 0.002	0,106 $\pm 0,012$	0.321 (± 0.023)	0.247 ± 0.037	0
PC	0	0,03 $\pm 0,014$	0.182 ± 0.028	0.238 ± 0.049	0.069 ± 0.037

La Fig. 13 rappresenta il tasso intrinseco di accrescimento delle coorti MC, AC, PC (eq.8).

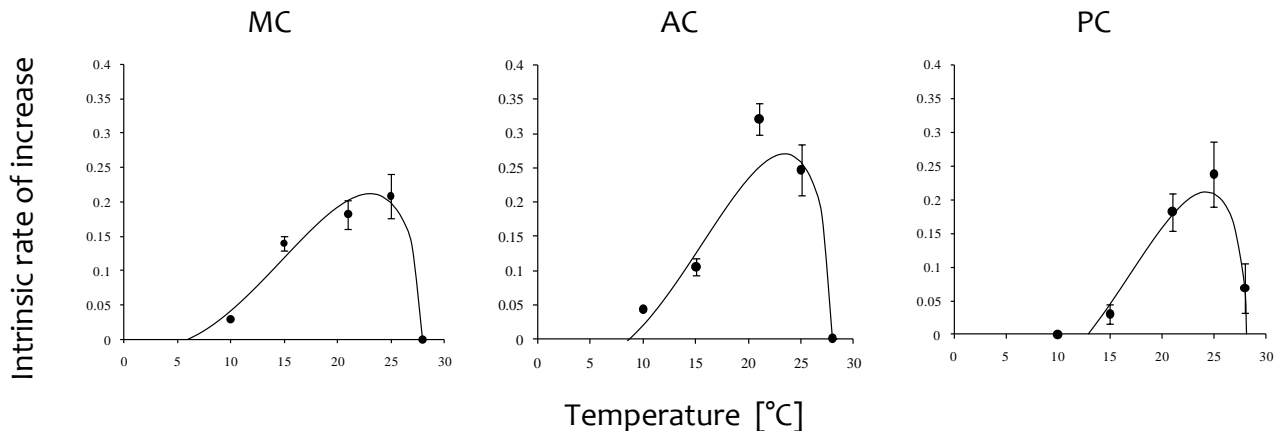


Fig.39 Tasso intrinseco di accrescimento delle coorti. I punti rappresentano i dati osservati (media \pm ES) mentre le linee continue rappresentano i dati calcolati con l'eq.8.

Dai risultati ottenuti risulta che la combinazione pianta-afide migliore sembra essere *M. persicae* su *A. collina* dove viene rilevato il valore di r_m maggiore (21°C: 0.35).

Le differenze rispetto ai valori del tasso intrinseco di accrescimento ottenute dalle due specie di afidi sui due ospiti vegetali sono contenute, e probabilmente solo in un caso risultano significativamente differenti (25°: AC vs MC).

Discussione

Riguardo al modello adottato (eq.8, Brière *et al.*1999), si nota un'accettabile descrizione dei dati osservati per le coorti. Per la coorte *M. millefolii* su *A. collina*, il modello individua un intervallo di temperature più ampio, ossia una temperatura soglia inferiore più bassa. Il parametro r_m rispecchia l'andamento dei parametri vitali utili per il suo calcolo osservati in precedenza. Infatti, è interessante notare come i valori del parametro considerato varino nell'intervallo di temperature scelte. Uno studio limitato ad una sola temperatura risulta pertanto insufficiente per approfondire le conoscenze circa la relazione pianta-fitofago.

L'andamento del tasso intrinseco di accrescimento, considerato il parametro sintetico rappresentativo delle performance degli afidi nei tre sistemi adottati, risulta pressoché omogeneo tra questi. Il risultato quindi porterebbe al rigetto dell'ipotesi iniziale, ossia di un effetto specifico dell'ospite vegetale all'infestazione di afidi diversi.

In realtà, i risultati conseguiti portano alla considerazione che organismi come gli insetti fitofagi reagiscono in modo differente a differenti qualità del cibo, così come all'eventuale presenza di sostanze tossiche nell'alimento. Le reazioni infatti, come accennato nel capitolo introduttivo, possono essere di: detossificazione enzimatica; escrezione; sequestrazione (Hopkins *et al.* 2009).

Gli esperimenti effettuati non ci permettono di approfondire questo argomento, ma si è tentato di effettuare una misurazione indiretta di un eventuale alterazione del metabolismo dei fitofagi, come ad esempio un incremento dell'attività di detossificazione che porterebbe ad un consumo delle riserve corporee ed in ultima analisi ad un calo del peso.

Sono stati quindi pesati diversi campioni di afidi provenienti dai tre sistemi e sono risultati differenti in modo significativo: 5.7 ± 0.4 mg (MC; n=30); 0.105 ± 0.002 mg (AC; n=52); 0.356 ± 0.04 (PC; n=80).

Tralasciando un confronto tra i pesi degli afidi di specie diversa, risulta evidente che *A. collina* comporti un incremento di peso significativamente inferiore per gli afidi che vi si nutrono.

Questo risultato, in aggiunta a quelli sui tassi di accrescimento, porta alla considerazione della possibilità che *M. persicae* induca una reazione specifica nella pianta officinale e che subisca tale risposta in termini di accrescimento piuttosto che in termini di performance.

L'afide, quindi, potrebbe risultare una preda poco appetibile o poco nutriente per l'accrescimento e lo sviluppo del predatore, così come sarà approfondito nel prossimo capitolo.

17.3 Reazione di afidi al metabolismo di piante indotte: valutazione dei tassi intrinseci di accrescimento

Coorte di reazione: *M. millefolii* e *M. persicae*

L'approccio bottom-up nello studio dell'interazione tra il primo e il secondo livello del sistema tri-trofico in oggetto, è stato ulteriormente percorso con l'analisi delle tavole di sopravvivenza di coorti di afidi delle due specie posti su piante indotte a reagire metabolicamente da infestazioni specie-specifiche precedenti. Per ogni specie di afide, si è voluto testare l'effetto di durate diverse dell'infestazione specifica.

I risultati vengono di seguito esposti, relativamente al tasso intrinseco di accrescimento di coorti di *M. millefolii* (21°C) e *M. persicae* (26°C); i risultati ottenuti sono posti a confronto con i valori di r_m di ciascuna specie, ricavati da coorti sviluppatesi su piantine non indotte.

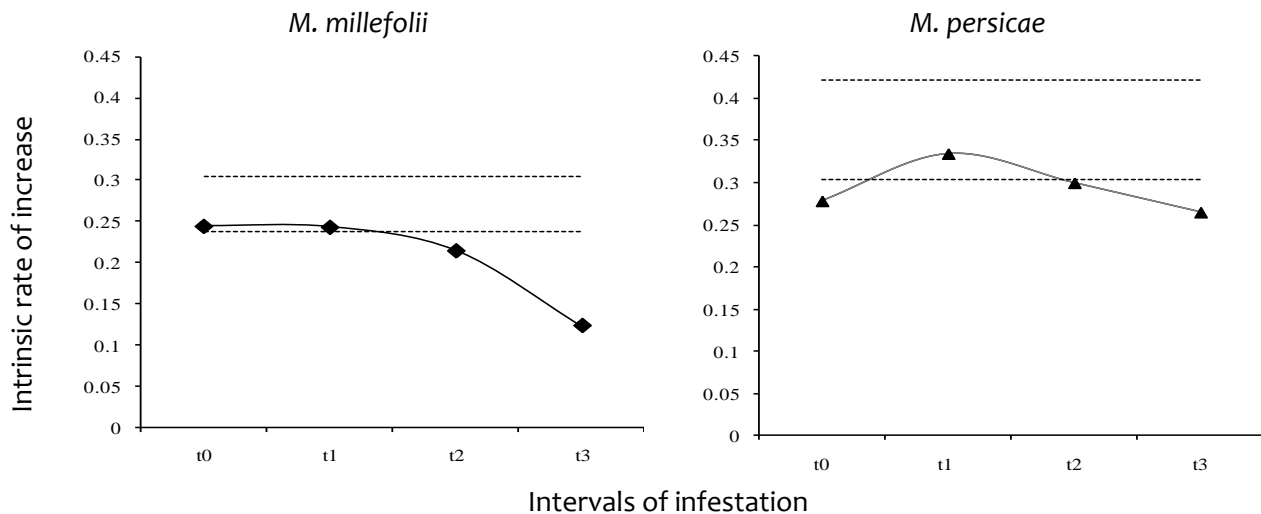


Fig.40 Tasso intrinseco di accrescimento di coorti di reazione di *M. millefolii* e *M. persicae* su *A. collina* infestata da colonie della stessa specie di afidi, per intervalli di infestazione diversi: $t_0=0$ giorni di infestazione, $t_1=7$ giorni, $t_2=14$ giorni, $t_3=21$ giorni di infestazione. Le linee tratteggiate rappresentano l'intervallo dei valori di r_m di coorti controllo (SE); i punti uniti dalla linea continua sono i valori medi (\pm SE) osservati nelle coorti di reazione. I valori sono stati calcolati con l'eq.8.

Discussione

Data la differenza nelle temperature sperimentali (*M. millefolii* = 21°C; *M. persicae* = 26°C), si evita un confronto diretto tra i valori dei tassi intrinseci ottenuti.

L'effetto dell'infestazione precedente all'inizio dello sviluppo delle neanidi delle nuove coorti di reazione (t_0, t_1, t_2, t_3), appare evidente in termini di valore del tasso intrinseco di

accrescimento raggiunto da queste coorti in confronto ai valori dello stesso parametro ottenuti in coorti di sviluppo di controllo, espressi nel grafico dalle linee tratteggiate come intervallo di r_m .

Sembra inoltre che ad un maggiore periodo di infestazione (t_2 , t_3) corrisponda una maggiore e continua diminuzione del tasso intrinseco di accrescimento delle coorti di reazione, come se la risposta della pianta fosse proporzionale allo stress subito.

Dall'analisi biochimica nello studio della reazione top-down é emerso che *A. collina* sintetizza un maggior quantitativo di sostanze secondarie, come i fenoli, in risposta ad infestazioni di afidi. Pertanto é ragionevole pensare che l'infestazione induca la pianta ad attivare maggiormente il proprio metabolismo secondario e che di conseguenza questo vada ad influire sullo sviluppo successivo di nuovi afidi, risultando in un meccanismo di difesa indotta.

Coorte di reazione: *M. persicae* L. ed età della pianta

L'effetto dell'età della pianta é stato analizzato solo per l'afide generalista *M. persicae*. In tale prova, il tasso d'accrescimento delle coorti dopo l'infestazione, é stato messo a confronto con l'andamento del tasso di coorti controllo sviluppatasi su piantine di età corrispondente.

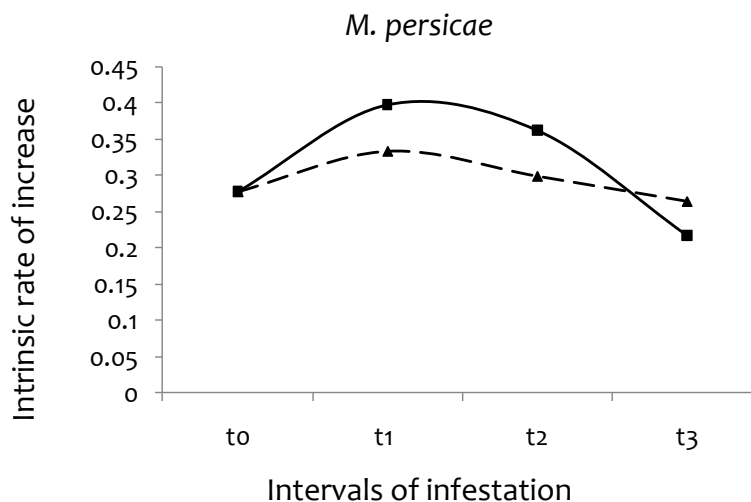


Fig.41 Tasso intrinseco di accrescimento di coorti di reazione di *M. persicae* su *A. collina* infestata da colonie della stessa specie di afidi, per intervalli di infestazione corrispondenti ai precedenti. La linea tratteggiata che unisce i triangoli rappresenta il risultato di smoothing dei valori medi osservati del testimone trattato, mentre la linea continua che unisce i quadrati rappresenta lo smoothing dei valori delle coorti controllo.

Relazione pianta insetto

Dal grafico si può notare come il tasso delle coorti post-infestazione sia inferiore al controllo nei tempi t_1 e t_2 ; successivamente la situazione si inverte.

Discussione

Dall'analisi del grafico risulta evidente che l'andamento del tasso intrinseco di accrescimento dell'afide generalista in coorti sviluppatesi dopo un'infestazione iniziale, si attesta su valori medio bassi, come risulta anche dall'esperimento precedente, ma che soprattutto tale parametro è influenzato dall'età della pianta. Questa infatti sembra essere il fattore predominante nel determinare la performance dell'afide nelle coorti controllo a partire dal tempo t_3 ; le coorti post-infestazione riportano infatti valori di r_m maggiori al tempo corrispondente.

Bibliografia

1. Bernays EA, Chamberlain DJ, Woodhead S, 1983. Phenols as nutrients for a phytophagous insect: *Anacridium melanorhodon*. *J. Insect Physiol.* 29:535-539.
2. Birch LC, 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* 17: 15-26.
3. Brière JF, Pracros P, Le Roux AY, Pierre JS, 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* 28, 22-29.
4. Chrzanowski G, Leszczynski B, 2008. Induced accumulation of phenolics acids in winter triticale (*Triticosecale* Wittm.) under insect feeding. *Herba Polonica.* 54, 33-40.
5. Creswell JE, Merritt SZ, Martin MM, 1992. The effect of dietary nicotine on the allocation of assimilated food to energy metabolism and growth in fourth-instar larvae of the southern armyworm, *Spodoptera erdania* (Lepidoptera: Noctuidae). *Oecologia* 89: 449-453.
6. Dempster JP, 1975. *Animal Population Ecology*. Academic Press, London.
7. Futuyma DJ, 1983. *Science on Trial: the Case for Evolution*. 1a ed. Pantheon Books, New York
8. Giles KL, 2002. Host plants affect predator fitness via the nutritional value of herbivore prey: Investigation of a plant-aphid-ladybeetle system. *BioControl* 47: 1-21.
9. Giorgi A, Mingozzi M, Madeo M, Speranza G, Cocucci M, 2009. Effect of nitrogen starvation on the phenolic metabolism and antioxidant properties of yarrow (*Achillea collina* Becker ex Rchb.). *Food Chemistry* 14: 204–211.
10. Glossary. U.S. Bureau of Labor Statistics Division of Information Services. February 28, 2008. Consultato il 2009-05-05
11. Gutierrez AP, 1996. *Applied population ecology: a supply-demand approach*. Wiley, New York.
12. Hopkins RJ, van Dam NM, van Loon JJA, 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 54: 57-83.
13. Hulting, FL, Orr DB, Obrycki JJ, 1990. A computer program for calculation and statistical comparison of intrinsic rates of increase and associated life parameters. *Fla. Entomol.* 73, 601–612.
14. Karban R, Myers JH, 1989. Induced Plant Responses to Herbivory. *Annu. Rev. Ecol. System.* 20, 331-348.
15. Karban R, Baldwin IT, 1997. *Induced responses to herbivory*. Chicago University Press, Chicago.
16. Kazana E, Pope TW, Tibbles L, Bridges M, Pickett JA, Bones AM, Powell G, Rossiter JT, 2007. The cabbage aphid: a walking mustard oil bomb. *Proc Biol Sci.* 274: 2271–2277.

Relazione pianta insetto

17. Kontodimas DC, Panagiotis AE, Stathas GJ, Economou LP, 2004. Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): evaluation of a linear and various nonlinear models using specific criteria. *Environ. Entomol.* 33, 1-11.
18. Limonta L, Morlacchi P, Baumgärtner J, 2009. Modello stocastico-biofisico per lo sviluppo di una coorte di larve di *Oulema duftschmidi* a temperature costanti. In: *Modelli per la difesa delle piante _ Monografie e Articoli Scientifici presentati alle Quarte Giornate di Studio su Metodi Numerici, Statistici e Informatici nella Difesa delle Colture Agrarie e Forestali: Ricerca e Applicazioni*. Severini M and Pesolillo S, Aracne, Viterbo.
19. Merrit SZ, 1996. Within-plant variation in concentrations of amino acids, sugar, and sinigrin in phloem sap of black mustard, *Brassica nigra* L. Koch (Cruciferae). *J. Chem. Ecol.* 22: 1133-1145.
20. Moran PJ, Thompson GA, 2001. Molecular response to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol.* 125, 1074-1085.
21. Pool RW, 1974. *An introduction to quantitative ecology*. McGraw-Hill.
22. Schowalter TD, 2006. *Insect ecology – An ecosystem approach*. Academic Press, Elsevier, London
23. Smith RL, Smith TM, 2001. *Ecology and Field Biology*. Longman, San Francisco.
24. Strehler BL, 1977. Time, cells and aging. VI. Ultimate effects of cellular aging. In: VI. *Ultimate effects of cellular aging—mortality—a review of theories of mortality*, 2nd edition. Academic, New York, pp. 103–125.
25. Vet LEM, 1999. From chemical to population ecology: infochemical use in an evolutionary context. *J. Chem. Ecol.* 25: 31-49.
26. Wittstock U, Halkier BA, 2002. Glucosinolate research in the *Arabidopsis* era. *Trends Plant Sci.* 7: 263-270.

RELAZIONE PREDATA – PREDATORE

18. Introduzione

L'obiettivo di questo capitolo é l'approfondimento della conoscenza della relazione preda-predatore nel sistema tri-trofico considerato; in particolare, ci si riferisce allo studio del rapporto trofico tra larve di *C. septempunctata* e afidi della specie di campo *M. millefolii* a diverse temperature costanti. Si vuole focalizzare l'attenzione sul ruolo dei processi fisiologici e comportamentali che determinano l'interazione tra questi due livelli trofici, ossia sulla reazione numerica e funzionale.

In questo capitolo, viene incluso anche l'effetto della pianta sulla catena tri-trofica ad essa collegata mediante il confronto tra i risultati ottenuti con il sistema di specie di campo e quello di laboratorio, costituito dalla pianta *P. sativum* e dall'afide generalista *M. persicae*. I sistemi considerati sono pertanto i seguenti:

- larve di *C. septempunctata* su *M. millefolii* (pianta: *A. collina*);
- larve di *C. septempunctata* su *M. persicae* (pianta: *A. collina*);
- larve di *C. septempunctata* su *M. persicae* (pianta: *P. sativum*).

Nel contesto di un approccio bottom-up infatti, i predatori sono influenzati sia direttamente, dalla disponibilità di prede e quindi dalla loro abbondanza, sia indirettamente dalla qualità della pianta che influenza la loro preda.

Gli effetti diretti sono stati ampiamente analizzati con gli studi classici sulle reazioni funzionali e numeriche (Huffacker e Gutierrez 1999); inoltre, anche gli effetti indiretti sono stati oggetto di numerosi studi (Karban e Baldwin 1997, Hopkins et al. 2009).

Tuttavia, solo in pochi casi lo studio degli effetti del metabolismo secondario della pianta é stato esteso al terzo livello trofico (Francis et al. 2001, Harvey et al. 2003) e inoltre solo di rado é stato incluso anche l'effetto della temperatura in queste relazioni trofiche.

I risultati dello studio dettagliato di questo sistema di-trofico saranno poi molto utili nel tentativo di affrontare il sistema tri-trofico nel suo complesso, passo fondamentale per un'analisi completa dei fattori determinanti nelle dinamiche delle popolazioni in interazione (Price et al. 1980, Gutierrez et al. 1994).

18.1 Interazioni trofiche: quadro concettuale per il rapporto preda-predatore

Com'è noto, in una catena tri-trofica la popolazione al secondo livello, quindi gli erbivori o fitofagi, svolgono un ruolo centrale essendo i regolatori della densità di popolazione del livello più basso, ma allo stesso tempo regolati da quella al livello superiore.

Esistono tre principali approcci per descrivere questi rapporti: la prospettiva 'azione di massa', che prende spunto dalle leggi della fisica elementare descrivendo le popolazioni di individui come molecole di gas diversi la cui interazione ossia il contatto è proporzionale al prodotto delle loro masse (Lotka 1925, Volterra 1926); la prospettiva 'fisiologica' ossia il 'Metabolic Pool Model' che origina dalla considerazione dei processi di acquisizione e allocazione nel consumo delle risorse tra un livello e l'altro (Gutierrez e Baumgärtner 1984); la prospettiva della 'sopravvivenza', ossia il modo più tradizionale di intendere i cambiamenti di densità delle popolazioni, basandosi sullo studio delle tavole di sopravvivenza e quindi sull'analisi di riproduzione e sopravvivenza dei singoli individui in condizioni differenti (Morris 1963, Varley et al. 1973).

Quest'ultimo approccio non viene qui preso in considerazione, ma si dà un breve quadro generale dei primi due, poiché maggiormente inerenti con il presente lavoro.

18.1.1 Approccio 'azione di massa'

Seppur lontano dalla realtà dei fatti, Lotka e Volterra (1926, 1926) proposero una forma molto semplice ed elegante del rapporto tra popolazioni, che, arricchita da importanti modifiche successive, può essere adottata ancora oggi per una rappresentazione semplicistica dell'interazione

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= \alpha H - \nu HC \\ \frac{dC}{dt} &= \theta \nu HC - \mu C \end{aligned} \quad [1]$$

dove H rappresenta la popolazione 'risorsa', C la popolazione 'consumatrice', α è il tasso di sviluppo di H in assenza di C , ν è invece il tasso di consumo per capita del consumatore, μ è il tasso di mortalità della popolazione C .

Questa relazione presenta in realtà due rilevanti limitazioni, ossia che il consumo individuale non è limitato ma risulta costante per tutta la durata della vita del consumatore; inoltre, la crescita di entrambe le popolazioni risulta infinita.

Questi problemi sono stati risolti in seguito con rispettive soluzioni, come l'aggiunta di una 'reazione funzionalé, ossia la regolazione del consumo in funzione della densità di prede, in cui il tempo di manipolazione della preda da parte del predatore risulta il fattore limitante il consumo (Holling 1959a e 1959b).

La crescita indeterminata delle popolazioni é stata corretta con una funzione di tipo logistico, e il consumo del predatore ' stato messo in relazione alla densità della preda con una risposta funzionale dipendente dal rapporto preda-predatore (DeAngelis et al 1975).

La relazione di Lotka e Volterra, cosí modificata, é in grado di rappresentare bene il sistema trofico in cui ora le interazioni tra le componenti determinano situazioni verosimili di crescita. Nonostante ciò, é evidente la mancanza di basi fisiologiche per la descrizione dei cambiamenti demografici delle popolazioni.

18.1.2 Approccio 'fisiologico'

Il flusso di materia lungo la catena trofica é un aspetto cardine dell'interazione tra popolazioni e si esplica attraverso il processo del consumo. Questo viene considerato nel suo complesso come composto da due fasi, ossia l'acquisizione delle risorse e l'allocazione interna di quanto acquisito dal livello trofico inferiore. Nella cosiddetta prospettiva del 'consumó la crescita e l'interazione tra popolazioni viene descritta sulla base di questi processi.

L'organismo infatti necessita di una certa quantità di risorse f per compensare i propri costi metabolici di base μ e il surplus $(f - \mu)$ viene destinato alla crescita e riproduzione. Pertanto la variazione nel tempo della densità della popolazione H attaccata dai consumatori C può essere descritta come segue

$$\frac{dH}{dt} = H\theta_h(f_h - \mu_h) - Cf_c \quad [2]$$

dove $\theta(f_h - \mu_h)$ rappresenta l'effettiva riproduzione della popolazione H , mentre f é la reazione funzionale del consumatore C . Il consumo varia con la densità delle risorse ed é soprattutto determinato dalla necessità del consumatore di soddisfare il proprio bisogno fisiologico, il proprio appetito, ossia la propria domanda di cibo o 'demand' (Ivlev 1955).

Pertanto, la reazione funzionale viene modificata da Watt (1959) in modo tale da considerare la variazione del consumo in funzione del raggiungimento del livello di sazietà imposto dal demand, ma anche in funzione della densità del consumatore

$$f_h = \delta_h(1 - e^{-\alpha_h P / \delta_h H}) \quad [3]$$

dove δ é il demand specifico, α é una costante (vedi ‘coefficiente di apparazione’ in eq.5 proposta oltre, e confronta Gutierrez et al. 1996).

Inserendo la reazione funzionale nell’eq.2, si ottiene il tasso istantaneo di cambiamento della popolazione H in interazione con i predatori P

$$\frac{dH}{dt} = H\theta_h \left[\delta_h \left(1 - e^{\left(\frac{-\alpha_h P}{\delta_h H} \right)} \right) - \mu_h \right] - C\delta_c \left(1 - e^{\left(\frac{\alpha_c H}{\delta_c C} \right)} \right) \quad [4]$$

Questa relazione é nota come ‘Metabolic Pool Model’ ed é stata proposta da Gutierrez e Baumgärtner (1984).

In definitiva questo approccio permette di delineare un vero e proprio modello energetico che descrive i flussi di materia lungo la catena trofica, rappresentando l’acquisizione delle risorse dal livello trofico inferiore con una ‘reazione funzionale’ e i processi fisiologici relativi alla allocazione e conversione delle risorse acquisite con una ‘reazione numerica’, ossia il ‘metabolic pool’ (Berryman e Gutierrez 1999).

Reazione funzionale

Come già accennato, la reazione funzionale si può definire come l’insieme dei processi fisiologici e comportamentali che determinano l’interazione tra popolazioni (Solomon 1949). In dettaglio, essa riguarda l’acquisizione di cibo da parte di individui di una popolazione (consumatori) che si nutrono degli individui di un’altra popolazione (risorsa).

‘Supply – Demand approach’ (Gutierrez 1996)

Il principio su cui si basa l’approccio del supply-demand è che il tasso di attacco del predatore viene regolato dal demand e dal rapporto tra il numero di prede disponibili e la richiesta massima di cibo (demand) (Gutierrez 1996; Gutierrez et al. 1994).

I fattori biotici ed abiotici possono influenzare le componenti del rapporto supply-demand modificando le dinamiche di crescita e sviluppo dell’insetto e della popolazione nel complesso (Gutierrez e Baumgärtner 1984). Il consumo di cibo del predatore é ad esempio correlato positivamente alla densità di popolazione della preda e la domanda di cibo risulta incrementare linearmente in funzione dell’aumento di temperatura sopra la soglia inferiore di sviluppo (Gilioli et al. 2005).

Nel modello proposto da Gutierrez-Baumgärtner nel ‘supply-demand approach’ (Gutierrez 1996), la porzione di cibo offerto N_o che viene consumato viene definito “supply” N_a , mentre il limite superiore di prede consumate rappresenta il demand δ della specie predatrice C , in quelle condizioni ambientali

$$N_a = \delta C \left[1 - e^{\frac{-\alpha N_o}{\delta C}} \right] \quad [5]$$

dove α é un coefficiente per descrivere il grado di apparenza della preda o ‘apparency parameter’; questo termine é originale e riferibile ad un insieme di fattori che concorrono a rendere la preda accessibile al predatore, anche se vengono presi in considerazione anche stimoli diversi dalla vista come l’olfatto e il tatto. Questo parametro può essere considerato come la probabilità che un predatore affamato possa trovare una preda presente in bassa densità sul territorio di ricerca, ossia la sua capacità di ricerca del cibo. α è stato definito anche come “apparency parameter”, ossia “parametro di evidenza” della preda (Gutierrez 1996).

Nel modello supply-demand di Gutierrez e Baumgärtner (1984), a differenza di altri simili (Ivlev 1955, e Watt 1959), la ricerca del predatore è casuale ed è guidata dalla necessità fisiologica di ottenere delle risorse (demand). Il rifugio delle prede è una componente del modello, e tutti i parametri hanno un significato fisico o comportamentale misurabile.

Questo approccio si inserisce perfettamente nel quadro concettuale dettato dal Metabolic Pool Model accennato in precedenza.

Reazione numerica

La reazione numerica può essere definita come l’insieme dei processi fisiologici che determinano la crescita di un individuo. Il ‘metabolic pool model’ fornisce un contesto ideale per la rappresentazione di tali processi e per il loro uso come processi cardine per la crescita dell’individuo (Gutierrez e Baumgärtner 1984).

Il cibo ingerito viene in parte assimilato e in parte escreto, in proporzioni dipendenti dalla composizione del cibo, cioè a seconda della facilità con cui può venire digerito e in funzione delle caratteristiche della specie consumatrice. Quindi, la porzione assimilata viene in parte spesa per la respirazione (μ) ed in parte allocata per i processi di crescita e riproduzione attraverso un fattore di conversione (θ), funzione delle esigenze metaboliche dell’insetto (Schowalter 2006). La parte di risorse assimilate che sono utilizzate per crescita e riproduzione contribuiscono a determinare il grado di benessere della specie.

Tasso di sviluppo (Hilbert 1995)

Un momento molto importante nella rappresentazione del tasso di sviluppo di insetti é avvenuto con l’inclusione dell’effetto della temperatura sulla cinetica enzimatica, la quale fornisce un grado di spiegazione nettamente maggiore della variazione del tasso di sviluppo in relazione appunto alla temperatura (Sharpe e De Michele 1977). I modelli che, come quello

citato, prendono spunto da processi biologici e fisici vengono comunemente detti di tipo 'biofisico'.

In quest'ambito, un passo ulteriore verso l'esplicazione dei fenomeni naturali si é avuto con la considerazione dell'alimentazione, oltre alla temperatura, come fattore influente sul tasso di sviluppo. La crescita degli individui puó essere vista come determinata dai processi di assimilazione e conversione degli alimenti (Hilbert 1995).

Il modello biofisico proposto da Hilbert (1995) prevede che il tempo di sviluppo sia influenzato, oltre che dalla temperatura, anche dalla differenza di peso accumulato tra il peso iniziale ed il peso finale di uno stadio dell'insetto. Questo tipo di approccio è basato sull'assunto che ogni specie raggiunge un determinato peso alla fine degli stadi preimmaginali, dovuto a caratteristiche genetiche, e che il peso finale da raggiungere partendo da un peso iniziale determini il tasso di sviluppo (Hilbert 1995). I pesi possono essere costanti o variabili (Hilbert 1995).

Nell'insetto parte del cibo ingerito, a seconda dell'efficienza di digestione, non riesce ad essere assimilato e viene escreto sotto forma di feci β ; mentre ciò che viene assimilato viene in parte speso per i costi metabolici legati al processo di digestione δ . Di conseguenza, le porzioni di cibo acquisito che effettivamente confluiscono nell'intestino dell'insetto sono date dal prodotto $\alpha = (1 - \beta)(1 - \delta)$.

Il tasso di consumo tende a diminuire ad alte temperature (Lactin et al. 1995), ed é pertanto necessario utilizzare delle soglie di temperatura minima e massima per il suo calcolo; la funzione di beta (Austin 1976) per descrivere la risposta degli organismi ai gradienti ambientali risulta adatta, per la sua flessibilità e semplicità:

$$c = k(T - T_b)^\lambda (T_{max} - T)^\gamma \quad [6]$$

dove c è il tasso di consumo relativo, T_b la soglia minima necessaria per l'alimentazione, T_{max} la soglia massima; κ, λ, γ sono parametri che definiscono la forma della curva.

La respirazione $R(T)$ di organismi pecilotermi viene comunemente descritta con la legge del Q_{10} di van't Hoff che indica un incremento dell'attività metabolica pari ad un fattore b comunemente pari a 2, per ogni 10 °C di incremento della temperatura ambientale

$$R(T) = z_0 b^{\left(\frac{T-T_b}{10}\right)} \quad [7]$$

dove z_0 rappresenta la respirazione basale ad una temperatura base T_0 scelta arbitrariamente e b é il fattore di incremento della respirazione.

A questo punto avremo che il tasso di accrescimento $g(T,N)$ risulta espresso come

$$g(T, N) = \alpha \cdot k(T - T_b)^\lambda (T_{\max} - T)^\gamma - r_0 Q_{10}^{\left(\frac{T - T_0}{10}\right)} \quad [8]$$

Il tasso di accrescimento è quindi funzione del consumo e dell'efficienza di assimilazione, ed è influenzato tanto dalla qualità del cibo quanto dalla conversione degli alimenti in biomassa.

Assumendo una crescita di tipo esponenziale, l'equazione completa del modello di Hilbert per il tasso di sviluppo $r(T, N)$ risulta essere la seguente

$$r(T, N) = \frac{\alpha \cdot k(T - T_b)^\lambda (T_{\max} - T)^\gamma - r_0 Q_{10}^{\left(\frac{T - T_0}{10}\right)}}{\ln\left(\frac{W_f}{W_0}\right)} \quad [9]$$

dove W_0 e W_f rappresentano rispettivamente il peso iniziale e finale del periodo di sviluppo considerato.

I parametri di questa equazione hanno un chiaro significato biologico e possono essere stimati direttamente da prove sperimentali idonee.

19. Materiali e metodi

Per procedere con la fase sperimentale, sono stati allestiti gli allevamenti necessari per avere a disposizione piante, predatori e prede.

19.1 Allevamento degli afidi

19.1.1 *M. millefolii* su *A. collina*

I semi di *Achillea collina* usati per gli esperimenti sono stati ottenuti dal consorzio Valplantos Bio di Saillon (CH) e appartengono alla stessa varietà coltivata in campo a Poschiavo e Dazio. La cultivar della specie è 'Spark', selezionata in funzione del contenuto in camazulene, per scopi commerciali. Per maggiori dettagli sul metodo di coltivazione, consultare il rispettivo paragrafo nel cap.2.

19.1.2 *M. persicae* su *P. sativum*

La gestione dell'allevamento massale è consolidata presso l'Istituto di Entomologia, dove *M. persicae* viene allevato da circa tre anni.

Il ciclo di allevamento consiste fondamentalmente in due fasi: semina di *P. sativum* e infestazione dei rispettivi germogli neonati.

Per maggiori dettagli circa l'allevamento massale di *M. persicae* su *P. sativum* si rimanda al rispettivo paragrafo nel cap.2.

19.1.3 *M. persicae* su *A. collina*

I semi di *A. collina* sono stati ottenuti dal consorzio Valplantos Bio di Saillon (CH) e appartengono alla stessa varietà coltivata in campo a Poschiavo e Dazio. La cultivar della specie è 'Spark', selezionata in funzione del contenuto in camazulene, per scopi commerciali.

Per maggiori dettagli sul metodo di coltivazione, consultare il rispettivo paragrafo nel cap.2.

Dopo circa tre settimane dalla semina, le piantine di *A. collina* sono state trapiantate in vasetti identici a quelli usati per *M. persicae* su *P. sativum*; è stato usato terriccio miscelato con agriperlite (2:1 terriccio:agriperlite) come substrato.

Una parte delle piantine sono state lasciate così a dimora per una settimana, in modo da consentirne l'attecchimento, e successivamente sono state impiegate per gli esperimenti

volti allo studio della durata di sviluppo di *C. septempunctata* nutrita con *M. persicae*, allevato a sua volta su *A. collina*.

Alcuni vasetti di *A. collina* sono stati infestati con *M. persicae* proveniente dall'allevamento massale su *P. sativum*; questi costituivano così “batterie” di afidi per la reinfestazione delle piantine nei vasetti usati per lo studio dello sviluppo di *C. septempunctata*, e per la reinfestazione dell'allevamento massale di *M. persicae* su *A. collina*, costituito come di seguito riportato. Tali “batterie” venivano considerate utili per la reinfestazione dopo almeno una settimana dalla loro infestazione. Tale intervallo di tempo è stato considerato necessario per permettere un adeguato adattamento dell'afide nei confronti della pianta.

Un'ulteriore parte delle piantine in vasetto sono state usate per costituire l'allevamento massale di *M. persicae* su *A. collina*. Queste piante sono state lasciate crescere per circa un mese in più in vasetto e quindi sono state trapiantate in un contenitore più ampio, in grado di contenere circa venti piante. L'infestazione è avvenuta inizialmente più volte con una grande quantità di *M. persicae*, per scuotimento dei germogli di pisello dove si erano sviluppati.

19.2 Allevamento di *C. septempunctata*

C. septempunctata è stata allevata con differenti qualità di cibo: *M. persicae* allevato su *A. collina* e *M. persicae* allevato su *P. sativum*.

Il predatore è stato allevato a partire dalle uova ricevute dalla ditta Katz Biotech, di Baruth (Germania), che alleva e vende insetti.

Le uova ricevute erano state deposte su fogli da imballaggio a bolle d'aria, che riproducono abbastanza verosimilmente l'irregolarità di un terreno e risultano ideali per proteggere le uova durante il trasporto.

La procedura adottata per la schiusa delle uova è stata comune per tutte le uova ad eccezione di sei cluster. Ogni cluster è stato posto in piccoli contenitori del diametro di 10 cm a gruppi di tre, nei quali sono stati posti uno o due germogli di *P. sativum* infestato di *M. persicae*. Sui germogli di *P. sativum* sono stati posti alcuni granuli di perlite umida sulle radici, per evitare un disseccamento rapido e la morte degli afidi che vi si stavano alimentando.

I contenitori contenenti i cluster di uova sono state lasciate in camera di crescita alla temperatura di 21 ± 1 °C, con 65 ± 5 % U.R. e fotoperiodo 16-8h (L-D) fino alla schiusa.

Unica eccezione hanno fatto 6 cluster di uova, che sono state poste, prima di seguire la procedura sopra descritta, in cella frigorifera alla temperatura di 15 ± 1 °C, con 65 ± 5 % U.R. e fotoperiodo 16-8h (L-D) per 60 h circa. Questo è stato un accorgimento che è stato adottato

per consentire di avere una schiusa scalare delle uova e permettere così un'esecuzione delle prove, riguardanti la reazione funzionale, dilazionata in più giorni.

Una volta schiuse le uova e fuoriuscite le larve di I età, queste venivano di volta in volta trasferite singolarmente sulle piantine.

Le larve sono poi state destinate alle diverse prove, con *M. millefolii*, con *M. persicae* alimentato su *A. collina* e con *M. persicae* alimentato su *P. sativum*.

19.2.1 Allevamento *C. septempunctata* con *M. millefolii*

Alcune larve di I età sono state trasferite nel contenitore con l'allevamento di *M. millefolii*, dove sono state lasciate a cibarsi sino al raggiungimento della III età, raggiunta la quale sono state utilizzate nelle prove per la reazione funzionale.

Le restanti larve, in numero di 3 o 4 per piantina, sono state usate per lo studio delle tavole di sopravvivenza di *C. septempunctata*.

19.2.2 Allevamento *C. septempunctata* con *M. persicae* su *P. sativum*

Parte delle larve di I età sono state trasferite nel contenitore con l'allevamento di *M. persicae* su *P. sativum*, dove sono state lasciate a cibarsi sino al raggiungimento della III età, raggiunta la quale sono state utilizzate nelle prove per la reazione funzionale.

Le restanti larve, in numero di 3 o 4 per piantina, sono state usate per lo studio delle tavole di sopravvivenza di *C. septempunctata*.

19.2.3 Allevamento *C. septempunctata* con *M. persicae* su *A. collina*

Delle larve a disposizione per queste prove, come per l'allevamento di *C. septempunctata* con *M. persicae* su *P. sativum*, parte delle larve sono state poste nelle vaschette con l'allevamento di *M. persicae* su *A. collina* sino alla III età, per le prove riguardanti la reazione funzionale.

Le restanti larve di I età, invece, sono state trasferite sulle piantine di *A. collina* infestate da *M. persicae*, in numero di 3 per piantina presente in ogni vasetto. In pochi casi sono state inserite 4 larve di *C. septempunctata*.

Queste larve sono state utilizzate per la costruzione delle tavole di sopravvivenza di *C. septempunctata*.

19.3 Esperimenti

Il tasso di sviluppo degli insetti viene descritto da diversi autori con una moltitudine di modelli. In questa tesi si è posta l'attenzione su una funzione in grado di rappresentare in modo soddisfacente il tasso di sviluppo degli insetti e che fosse dotata allo stesso tempo di una congrua capacità esplicativa del fenomeno osservato.

Pertanto, è stato adottato il modello meccanicistico proposto da Hilbert (1995), che poggia le sue basi sulla fisiologia dell'insetto, legando in particolare il tasso alla nutrizione e all'accrescimento ponderale delle larve.

Lo studio dello sviluppo dell'insetto è stato ulteriormente approfondito con l'uso di un modello meccanicistico per la descrizione della sopravvivenza dello stadio larvale di *C. septempunctata*.

Il modello adottato in questo caso è stato quello proposto da Limonta et al. (2009), sviluppato su una base concettuale comune a quella del modello di Hilbert (1995) e di cui utilizza le componenti fisiologiche utili per la descrizione del fenomeno.

Entrambi i modelli possono essere inseriti nel contesto delineato dalla Teoria Metabolica dell'Ecologia (Brown et al. 2002). Sostanzialmente, questa teoria lega il tasso metabolico degli organismi viventi alle condizioni ambientali esterne, tracciando così un contesto concettuale innovativo che pone il metabolismo nel suo complesso alla base dei meccanismi che regolano i fenomeni ecologici.

Infatti, secondo il modello proposto da Hilbert (1995), la velocità di sviluppo dell'organismo pecilotermico (i.e. l'insetto) risulta funzione delle risorse di cibo a lui disponibili. Tali risorse vengono attaccate e pertanto ingerite, dando luogo all'assimilazione; all'interno dell'organismo il cibo ingerito e assimilato viene allocato in funzione delle diverse esigenze fisiologiche, ossia la respirazione, l'incremento ponderale e la riproduzione, quest'ultima non considerata nel presente lavoro poichè viene trattato solo lo stadio larvale.

Le prove effettuate in laboratorio, pertanto, sono focalizzate sull'analisi delle suddette componenti, indicate come 'processi elementari', con cui è possibile rappresentare i fenomeni di sviluppo e di sopravvivenza preimmaginali con i modelli fisiologici già citati; in ultimo, si propone un modello finale ottenuto dalla sintesi dei modelli calcolati.

19.3.1 Processi elementari

Acquisizione: cibo non limitante

Lo studio del consumo in condizioni di cibo non limitante lo sviluppo permette di conoscere la richiesta di cibo in funzione della temperatura; in questo lavoro il consumo in tali condizioni è considerato anche una stima del consumo massimo, quindi del demand.

Nel dettaglio, il demand è definito come consumo massimo espresso da una determinata specie ad una determinata temperatura; il demand rappresenta la quantità di cibo necessaria all'individuo considerato per raggiungere la sazietà.

La conoscenza del consumo massimo espresso dall'organismo ($N_{a_{max}}$) è propedeutica allo studio della reazione funzionale, ossia consumo in condizioni di cibo limitato, descritto più avanti.

L'esperimento consta di un protocollo procedurale messo a punto durante il periodo di ricerca: inizialmente ogni larva veniva posta singolarmente in una piastra petri (5 cm \emptyset), dove era lasciata a temperatura costante di 21 ± 1 °C senza alimentazione, per un periodo di 16 h, durante il quale smaltiva il cibo già presente nello stomaco. Questa "preparazione" permette di ottenere tra le larve usate un livello di appetito uniforme, condizione fondamentale per poter poi confrontare i consumi delle stesse.

Trascorso il periodo di "affamamento", veniva misurato il peso fresco di ciascuna larva (W_0), con una bilancia professionale di precisione ($d=0.1$ mg).

Il livello di cibo somministrato è stato sovrabbondante, ossia all'interno di ogni piastra Petri venivano inseriti 40 afidi; tale quantitativo è stato ritenuto non limitante in seguito a quanto descritto in letteratura.

Per evitare la fuga delle prede attraverso lo spazio interposto tra il coperchio e la piastra petri, è stato apposto un film plastico (PARAFILM[®]).

A questo punto i gruppi di larve venivano suddivisi ulteriormente, e posti alle quattro diverse temperature di sperimentazione: 15, 21, 26, 32 °C. Il periodo di alimentazione concesso è stato di 6 h e il numero delle repliche sono state tre.

Trascorso questo periodo, le larve venivano portate in laboratorio dove si procedeva alla conta degli afidi vivi ancora presenti nella piastra, e dal cui numero, per differenza, si calcolava quello delle prede attaccate (N_a); nel conteggio delle prede non attaccate venivano escluse quelle anche solo parzialmente "assaggiate" e quelle ritrovate sul film plastico a chiusura delle piastre petri. Di ogni larva è stato quindi misurato il peso fresco in seguito al periodo di sei ore di nutrimento (W_1).

Le larve utilizzate nell'esperimento provenivano dai differenti allevamenti massali e ad ogni larva veniva offerto lo stesso tipo di afide presente nell'allevamento di provenienza.

Modello

Per la rappresentazione del consumo in condizione di disponibilità di cibo ad libitum, si è seguito Hilbert (1995) e si è adottata la funzione di BETA (eq.6) per la dipendenza dalla temperatura.

Stima dei parametri

Il consumo di ogni larva, ottenuto come numero di afidi per capita, è stato trasformato in unità di peso e relativizzato al peso della larva stessa (mg di afidi consumati mg^{-1} di peso della larva saggiata).

I consumi di ogni larva così ottenuti, alle quattro temperature sperimentali, sono stati utilizzati per parametrizzare il modello con il metodo di regressione non lineare dei minimi quadrati, grazie all'ausilio del software SPSS © (ver. 16.0).

I valori delle temperature soglia sono stati stimati da dati di letteratura e dall'esperienza diretta di allevamento della specie.

Acquisizione: cibo limitante

Il consumo in condizioni di cibo limitante è considerato come numero di prede attaccate in funzione del numero di prede disponibili nell'ambiente perlustrato dal consumatore; questa reazione del predatore alla preda è nota come "reazione funzionale".

Per definizione, la reazione funzionale rappresenta la risposta del predatore, in termini di attività predatoria, alla densità di prede disponibili, ossia è il numero di prede consumate rispetto a quelle offerte.

Per gli esperimenti si è adottato il medesimo protocollo descritto in precedenza per il consumo in funzione della temperatura e quindi, trascorso il periodo di tempo senza fonte di cibo, è stato misurato il peso fresco di ciascuna larva (W_0). Sono state usate larve di III età e in un secondo momento anche larve di IV età.

Successivamente, le larve sono state suddivise in quattro gruppi e ad ogni gruppo è stato destinato un determinato quantitativo di cibo (N_0): 10, 20, 30, 40 afidi. Le prede sono state inserite in ogni piastra petri, in cui subito dopo veniva inserita la larva del gruppo corrispondente. Ogni Petri è stata quindi sigillata con del PARAFILM® per la durata dell'esperimento, ossia sei ore.

Ogni gruppo veniva ulteriormente suddiviso e trasferito alle stesse quattro temperature costanti usate precedentemente; una volta trascorso questo periodo, è stata effettuata la conta delle prede attaccate (N_a). Infine per ogni larva è stato misurato il peso fresco (W_1).

Come in precedenza, le prove hanno coinvolto predatori provenienti dai tre allevamenti massali e le rispettive prede. Le prove per lo studio della reazione funzionale sono state svolte in tre repliche.

Modello

L'equazione utilizzata per la rappresentazione del consumo da parte di larve di *C. septempunctata* in condizioni di cibo limitante, ossia per la reazione funzionale, è stata quella proposta da Gutierrez e Baumgärtner (Gutierrez et al. 1984).

Nel presente lavoro viene considerato il consumo per capita, ossia di un singolo predatore alla volta, e pertanto il parametro relativo al numero di predatori non appare, perchè uguale ad 1

$$N_a = b' \left[1 - e^{-\left(\frac{\alpha' N_o}{b'}\right)} \right] \quad [10]$$

dove N_a = numero di prede attaccate (supply); b' = richiesta massima di cibo (demand) espressa in termini di numero di afidi attaccati da ogni singolo predatore per raggiungere la propria sazietà; α' = tasso di ricerca della preda; N_o = numero di prede disponibili.

Nell'eq.10, α' rappresenta la proporzione di prede disponibili per i predatori, normalmente assume valori compresi tra 0 e 1 e varia con la specie, l'età e la dimensione dell'organismo.

Stima dei parametri

Il consumo e il demand sono qui espressi in numero di prede attaccate.

Le prove hanno avuto una durata di sei ore e questo intervallo è pertanto l'unità temporale su cui si basano le simulazioni e a cui si riferiscono i valori dei tassi stimati.

Il valore del demand b' usato nell'equazione 10 è stato derivato direttamente dalle osservazioni, ossia è stato la media del numero di prede attaccate dalle singole larve ad una determinata temperatura, a cui era stato offerto il numero massimo di prede (40 afidi).

La stima di α' è avvenuta mediante il metodo di calcolo iterativo degli scarti quadratici medi, grazie all'ausilio del software SPSS © (ver. 16.0), sulla base della relazione funzionale espressa in numeri di prede.

Escrezione

Le stesse larve utilizzate negli esperimenti per il calcolo del demand, sono servite anche per lo studio e la parametrizzazione delle componenti del modello di Hilbert, come ad esempio l'escrezione.

Pertanto, successivamente al periodo di alimentazione di sei ore e al rilievo del peso fresco (W_1), le larve sono state rimesse alle rispettive temperature sperimentali senza alimentazione per ulteriori 16-18 ore, ossia fino al giorno successivo.

Nel corso del giorno seguente, le larve venivano pesate subito al mattino (W_2) e successivamente ad intervalli variabili di tempo (W_3 ; W_4); durante i rilievi le larve venivano controllate per l'individuazione di eventuali mute, produzione di feci e decessi. Per tutto

questo periodo le larve venivano mantenute in affamamento e, tra un rilievo e l'altro, venivano rimesse alle rispettive temperature sperimentali.

Questo secondo periodo di affamamento è durato complessivamente un numero di ore variabili, da 20 a 24 ore, in funzione dei tempi tecnici necessari per svolgere tutte le attività quotidiane di laboratorio.

Il peso delle feci di piccoli gruppi di larve, prodotte nel periodo di affamamento, è servito per la stima dell'escrezione. Le feci venivano raccolte e pesate subito; il peso è quindi stato considerato fresco e confrontabile con quello delle larve.

Analisi statistica

I valori osservati alle diverse temperature e relativi alle diverse qualità del cibo, sono stati sottoposti a test statistico per rilevare effettive differenze significative tra le variabili.

In particolare, è stata effettuata una ANOVA a due vie, in cui le sorgenti di variabilità erano temperatura (15, 21, 25, 32 °C) e tipo di alimentazione.

Successivamente, sulla base del risultato dell'analisi statistica, si è valutata la possibilità di descrivere i valori osservati mediante la funzione di BETA, ritenuta adatta grazie alla sua capacità di rappresentare in modo soddisfacente le distribuzioni unimodali. In alternativa, si sarebbe adottato un valore medio osservato come valore del coefficiente di escrezione nel modello di Hilbert (1995).

Conversione

I dati ottenuti dagli esperimenti per il calcolo del demand, hanno permesso di stimare direttamente l'assimilazione del cibo di ogni larva. In particolare, sono stati utilizzati i dati dell'accrescimento ponderale relativo e i dati del consumo relativo delle larve corrispondenti.

Modello

I dati osservati alle diverse temperature sono stati interpolati da una retta di regressione; la stima dei parametri dell'equazione hanno permesso di ottenere, per ognuna delle due qualità di cibo testate, il valore del coefficiente di conversione da adottare nell'equazione di Hilbert.

In particolare si presenta dalla classica forma della retta, si ottiene $a = \frac{y-R}{x}$ dove $y =$ accrescimento relativo della larva, ossia $\left(\frac{w_1 - w_0}{w}\right)$ [mg mg⁻¹], $a =$ coefficiente di digeribilità, ossia il prodotto tra il coefficiente di escrezione $(1 - \beta)$ e il coefficiente di conversione $(1 - \theta)$,

x = consumo relativo della larva, ossia $\left(\frac{\text{consumo}}{w}\right)$ [mg mg^{-1}], R = respirazione calcolata della larva (eq.7).

Il valore cercato è ottenuto direttamente dall'equazione della retta, grazie all'uguaglianza $(1-\beta) = \frac{a}{(1-\beta)}$.

Stima dei parametri

Il valore del coefficiente di conversione è stato ottenuto grazie ai valori dei pesi iniziale e finale di ogni singola larva usata negli esperimenti e grazie ai relativi consumi.

Successivamente, il coefficiente angolare della retta di regressione calcolata è stato depurato del valore di escrezione precedentemente calcolato.

Respirazione

Il calo di peso di ogni larva nel tempo, durante il periodo di affamamento post-alimentazione (W_2, W_3, W_4), depurato del peso degli escrementi prodotti, è stato usato per la stima della respirazione.

Modello

Per la rappresentazione della respirazione ci si è affidati al modello di Van't Hoff, noto in letteratura anche come regola del Q_{10} , secondo la quale il tasso metabolico di un organismo pecilotermico si incrementa di un valore pari al valore del parametro b (mediamente $b = 2$) in seguito all'aumento di 10°C (eq.7).

Stima dei parametri

I valori delle pesate successive ottenuti nel secondo periodo di affamamento delle larve, come descritto in precedenza, sono stati distribuiti secondo gli assi cartesiani, dove l'ascisse rappresentava il tempo, ossia l'ora a cui era stata effettuata quella pesata, mentre le ordinate rappresentavano il valore stesso del peso.

I dati sono stati analizzati all'interno di ogni temperatura, suddividendo i valori relativi alle singole larve, in modo tale da poter calcolare la variabilità tra gli individui della coorte.

Si è osservato che i pesi diminuivano seguendo un andamento esponenziale negativo e pertanto il coefficiente dell'equazione esponenziale interpolante i dati è stato usato come stima del tasso respiratorio orario.

L'unità temporale adottata inizialmente, sulla base della durata delle prove di alimentazione, è stata di sei ore e pertanto il tasso orario ottenuto è stato moltiplicato per il fattore 6. In tal modo si è ottenuta una stima del parametro r_0 per ogni larva e alle diverse temperature.

Analisi statistica

È stato effettuato un test statistico per rilevare eventuali differenze significative tra i dati così ottenuti, tra le temperature e le qualità di cibo diverse.

I valori di r_0 così ottenuti sono stati utilizzati come valori iniziali per la parametrizzazione del modello di Van't Hoff, avvenuta mediante l'ausilio del software SPSS © (ver. 16.0), grazie al calcolo iterativo del metodo di minimizzazione degli scarti quadratici medi, nell'ambito di una regressione non lineare.

La temperatura basale a cui si è scelto arbitrariamente di fare riferimento è stata quella di 0 °C.

Accrescimento ponderale

Il modello biofisico di Hilbert (1995) descrive il tasso di sviluppo di un organismo pecilotermico considerato in un determinato stadio della sua vita. Come detto in precedenza, la velocità di sviluppo viene messa in relazione a parametri fisiologici tra cui l'accrescimento ponderale, ossia l'incremento di peso durante il periodo considerato (W_i = peso iniziale; W_f = peso finale), espresso mediante un'apposita funzione suggerita da Hilbert nel suo lavoro (1995).

Il modello usato è basato sull'assunto che ogni specie raggiunge un determinato peso alla fine degli stadi pre-immaginali, dovuto a caratteristiche genetiche, e che il peso finale da raggiungere determini il tasso di sviluppo.

È molto importante quindi tenere presente lo stadio di sviluppo studiato per usare le misure del peso delle larve specifiche all'intervallo temporale considerato.

In questo lavoro, si è studiato il tasso di sviluppo larvale e pertanto sono stati usati come peso iniziale delle larve (W_i) le misure effettuate su 10 gruppi di 5 larve di I età, di cui poi si è ottenuto un valore medio per larva; mentre come peso finale (W_f) è stato adottato il peso medio di 5 larve prossime all'impupamento.

Il riconoscimento delle larve a fine stadio larvale avveniva grazie alla tendenza delle stesse a rallentare i propri movimenti. Dopo una breve fase di prepupa, in cui le larve tendono ad appendersi con gli ultimi scleriti addominali alla parete interna del contenitore, avviene la trasformazione in pupa vera e propria.

Nel corso dello sviluppo sono stati pesati gruppi di larve di differente età ed è stato così possibile ottenere un andamento dettagliato circa il loro incremento ponderale.

Modello

La distribuzione dei pesi delle larve nel corso del loro sviluppo suggerisce l'uso di un modello esponenziale per la descrizione.

Questa tendenza nell'accrescimento permette di seguire ancora una volta quanto suggerito da Hilbert (1995) e adottare una funzione da lui proposta come rappresentazione dell'incremento ponderale nel modello per il tasso di sviluppo

$$f(W) = 1 - \left(\frac{W_i}{W_f} \right)^n \quad [11]$$

dove W_i = peso iniziale dello stadio di larva; W_f = peso finale del periodo di sviluppo larvale considerato.

Stima dei parametri

Il periodo di sviluppo considerato è quello larvale; pertanto, W_i è il peso medio di alcuni gruppi di larve neo-sgusciate, mentre W_f è il peso medio di alcuni gruppi di larve di quarta età mature, pre-impupamento.

19.3.2 Sviluppo e sopravvivenza degli stadi preimmaginali

Lo sviluppo di coorti dei tre sistemi sperimentali è servita per ottenere dati sulla durata e sulla sopravvivenza pre-immaginale del predatore utilizzabili per la fase di validazione dei rispettivi modelli per la descrizione del tasso di sviluppo e della sopravvivenza stadio-specifica.

La costituzione delle coorti per questo esperimento, cominciava con l'introduzione di tre larve di prima età, dopo circa 1-3 giorni dalla schiusa, nei vasetti contenenti le piantine.

La preparazione dei due tipi di vasetti, ossia quelli con *A. collina* e quelli con *P. sativum*, è stata descritta in precedenza.

Per evitare la dispersione degli insetti e permettere la crescita delle piantine, sul vasetto ne è stato applicato un altro capovolto, a cui era stato tagliato il fondo per consentire l'aerazione all'interno; l'apertura veniva coperta con un pezzo di tulle, bloccato da un elastico al vasetto.

Durante i rilievi si verificava la presenza delle larve, di eventuali esuvie e di un'adeguata presenza di prede; le esuvie e le larve morte venivano rimosse, mentre si cercava di mantenere una fornitura di cibo costante e abbondante con ripetute aggiunte di afidi.

I rilievi venivano effettuati giornalmente, durante la settimana, o a distanza di due giorni durante il week-end. Nei primi 5 giorni dalla costituzione della coorte, si rendeva necessario l'uso di uno stereoscopio data la piccola dimensione delle larve che, anche per la loro colorazione scura, erano difficilmente distinguibili a occhio nudo. Per attribuire l'età corretta, a volte è stato necessario sia il riconoscimento morfologico che il ritrovamento dell'esuvia. Ad ogni rilievo, per ogni vasetto, veniva indicato il numero di larve trovate e la

loro età; in tal modo sono stati ottenuti i dati circa la sopravvivenza durante lo sviluppo preimmaginale e il tempo di sviluppo impiegato dalle larve superstiti.

La coorte veniva considerata terminata quando tutte le larve dei vasetti erano decedute. In alcuni casi le larve venivano considerate morte in seguito al loro mancato ritrovamento per 5 giorni consecutivi.

19.3.3 Validazione

La validazione è un importante processo durante il quale si cerca di verificare che l'inferenza dettata dal modello sul sistema simulato sia corretta; in altre parole, alcuni risultati ottenuti col modello vengono confrontati con i rispettivi dati osservati, nel tentativo di dimostrare che il modello fornisca indicazioni vere (Shannon 1975).

Lo scopo della validazione è quindi la verifica che il modello sia in grado di rappresentare il fenomeno descritto. I dati usati per la validazione sono ottenuti in modo indipendente rispetto a quelli adottati per la parametrizzazione del modello.

In questo lavoro la validazione è stata effettuata con dati provenienti dalle coorti costruite ad hoc.

Durata dello sviluppo larvale

Modello

La rappresentazione del tasso di sviluppo larvale è avvenuta mediante il modello nutrizionale di Hilbert (eq.9), composto dalle componenti analizzate singolarmente nella prima fase del lavoro.

Parametrizzazione del modello

I parametri dell'equazione di BETA (eq.6) sono stati calcolati nell'ambito dello studio del *demand*, ossia del consumo massimo espresso dalla larva di terza età in condizione di cibo non limitante.

La descrizione della parametrizzazione delle altre componenti del modello è già stata data nelle rispettive precedenti sezioni del capitolo.

Le prove per la durata dello sviluppo hanno rivelato un'elevata mortalità larvale, peraltro già nota in letteratura e pertanto solo in pochi casi (21°C e 26°C con *M. millefolii* su *A. collina*, 26°C e 32°C con *M. persicae* su *A. collina*, 21°C e 26°C con *P. sativum*) si è avuto uno sviluppo completo fino all'impupamento.

Di conseguenza, col modello sono stati descritti i due intervalli di sviluppo larvale, ossia dalla schiusura dell'uovo fino al raggiungimento della quarta età e dalla schiusa fino

all'impupamento. Questo ha portato ad una correzione nel valore di W_f , che è stato riportato al peso finale di larve di terza e quarta età, rispettivamente.

Data la difficoltà di intercettare una larva matura di III età, si è assunto come peso finale quello di una larva di quarta età neo-mutata; per quanto riguarda il peso finale di larve di IV età, si è stati agevolati dalla maggiore lentezza nel passaggio allo stadio pupale e si ha quindi avuto il tempo di ottenere i relativi pesi.

Sopravvivenza dello sviluppo larvale

Modello

Per la rappresentazione della sopravvivenza larvale ad una temperatura costante $\varepsilon(T)$, si è fatto ricorso al seguente modello

$$\varepsilon(T) = s_{\max} \left[1 - \frac{R(T)}{(R(T) + A(T))} \right]^2 \quad [12]$$

dove s_{\max} = sopravvivenza massima osservata tra tutte le coorti e tra tutte le temperature; $R(T)$ = respirazione dipendente dalla temperatura T ; ~~$A(T)$~~ = assimilazione dipendente dalla temperatura T .

Parametrizzazione del modello

La sopravvivenza larvale massima osservata nell'intervallo di sviluppo preimmaginale considerato è stata usata come valore del parametro s_{\max} .

La parametrizzazione delle componenti "respirazione" e "assimilazione" è già stata descritta nelle relative sezioni del capitolo.

19.4 Modello di sintesi: implementazione del modello di Hilbert (1995)

L'analisi delle reazioni numerica e funzionale nei sistemi di-trofici sperimentali, ha permesso di compiere un notevole passo verso il realismo biologico espresso con la rappresentazione modellistica; in particolare il modello di Hilbert (1995) é stato implementato con il modello di Gutierrez-Baumgärtner (1984) per la reazione funzionale.

Il tasso di sviluppo descritto di conseguenza risulta così legato non più solo alla temperatura e alla fisiologia della nutrizione dell'insetto predatore, ma anche alla presenza e relativa abbondanza delle prede, collegando i due livelli trofici secondo la modulazione della reazione funzionale del predatore.

Il calcolo dell' 'apparency parameter' sulla base delle reazioni funzionali espressi in peso relativo, ha permesso la parametrizzazione dell'equazione di BETA per la descrizione di questo parametro in funzione della temperatura $\alpha(T)$; la trasformazione di una costante in una funzione dipendente dalla temperatura aggiunge valore al realismo biologico contenuto nel modello.

Il confronto tra i tassi di sviluppo di larve nutrite con afidi diversi provenienti da due piante differenti, permette di evidenziare l'effetto sia della specie di afide ma soprattutto di quello della pianta, in particolare nell'ottica bottom-up di una risposta indotta del vegetale e che si protrae lungo la catena trofica.

Modello

A tal fine, nel modello di Hilbert (1995) l'equazione di BETA, per la descrizione del consumo dell'insetto in funzione della temperatura in condizione di cibo non-limitante $c(T)$ (eq.6), è stata integrata con la funzione "supply-demand" (Gutierrez-Baumgärtner 1984) per la rappresentazione del consumo in funzione della temperatura e del livello di preda disponibile, ossia in condizioni di cibo limitante $c(T,N)$ (eq.14).

Innanzitutto l'equazione di BETA per l'espressione di $\alpha(T)$ risulta la seguente

$$\alpha(T) = \iota(T - T_l)^\nu (T_u - T)^\zeta \quad [13]$$

dove ι, ν, ζ sono i parametri dell'equazione di BETA mentre T_l e T_u sono i limiti termici inferiore e superiore osservati.

La funzione del consumo risulta

$$c(T, N_o) = b \left[1 - e^{-\left(\frac{\alpha(T) N_o}{b}\right)} \right] (T - T_l)^\lambda (T_u - T)^\gamma \quad [14]$$

dove b = richiesta massima di cibo (*demand*) espressa in termini di peso di cibo consumato su peso della larva [$mg\ mg^{-1}$]; $\alpha(T)$ = funzione per il calcolo del tasso di ricerca, o “apparency parameter”, in relazione alla temperatura; N_o = biomassa di prede disponibili; λ, γ = parametri dell’equazione di BETA; T_l, T_u = temperatura soglia inferiore e superiore per il consumo, rispettivamente.

In questa equazione, il consumo è espresso come funzione del consumo massimo b (“demand-driven”); il demand inoltre risulta modulato da una funzione dipendente dal rapporto supply-demand (“ratio-dependent”) e da una funzione dipendente dalla temperatura (equazione di BETA).

Il demand può essere espresso come numero, biomassa o energia ricavabile dalle prede; in questo caso viene espresso in unità di peso di cibo consumato rispetto al peso della larva ($mg\ mg^{-1}$). L’equazione estesa del tasso di sviluppo risulta pertanto

$$r(T, N_o) = \frac{(1 - \beta)(1 - \gamma)c(T, N_o) - R(T)}{\ln\left(\frac{W_f}{W_o}\right)} \quad [15]$$

Analogamente a quanto fatto per il modello della sopravvivenza in precedenza (eq.12), si é calcolato il nuovo modello in modo tale da rappresentare la sopravvivenza larvale in funzione sia della temperatura sia del livello di cibo disponibile. Pertanto

$$\varepsilon(T, N_o) = s_{\max} \left[1 - \frac{R(T)}{(R(T) + A'(T, N_o))} \right]^2 \quad [16]$$

dove $A'(T, N_o)$ é l’assimilazione espressa in funzione delle due variabili temperatura T e livello di cibo N_o e derivata dall’eq.14.

Parametrizzazione del modello

La rappresentazione del consumo $c(T, N_o)$ in funzione di temperatura e del livello di cibo disponibile nel modello di Hilbert (1995), ha richiesto alcune modifiche nel calcolo della reazione funzionale rispetto a quanto riportato nella sezione relativa del capitolo.

In particolare, le unità di misura sono state trasformate da numero di afidi consumati, a unità di peso di afidi consumati rispetto al peso della larva predatrice.

A tal fine, i valori osservati di N_a e N_o sono stati espressi nelle unità di peso relativo sopraccitate e usati per la parametrizzazione del modello di Gutierrez-Baumgärtner (1984),

sempre attraverso una regressione non lineare dei minimi quadrati (SPSS ©, ver. 16.0), per ogni temperatura e per i due tipi di afidi offerti alle larve.

Analogamente, i valori α ottenuti alle diverse temperature sono stati usati per la parametrizzazione dell'equazione di BETA.

Il calcolo dell'eq.15 per il modello-sintesi finale è avvenuto mediante l'adozione del valore di b come *demand* ottenuto con l'equazione di BETA; ci si è pertanto basati sull'assunto che il valore dell'apparency parameter sia valido anche con un valore di b diverso da quello utilizzato per la sua stima con SPSS© (ver. 16.0).

20. Risultati e discussione

In linea con l'ordine espositivo del precedente paragrafo, vengono di seguito proposti i risultati degli esperimenti suddivisi in 'processi elementari', 'sviluppo e sopravvivenza preimmaginale', 'modello di sintesi finale' per i tre sistemi sperimentali, ossia:

- *C. septempunctata* su *M. millefolii* (pianta: *A. collina*), indicato come 'MC';
- *C. septempunctata* su *M. persicae* (pianta: *A. collina*), indicato come 'AC';
- *C. septempunctata* su *M. persicae* (pianta: *P. sativum*), indicato come 'PC'.

20.1.1 Processi elementari

Acquisizione: cibo non limitante

Di seguito, i risultati ottenuti dall'eq.6 per il calcolo del consumo in funzione della temperatura.

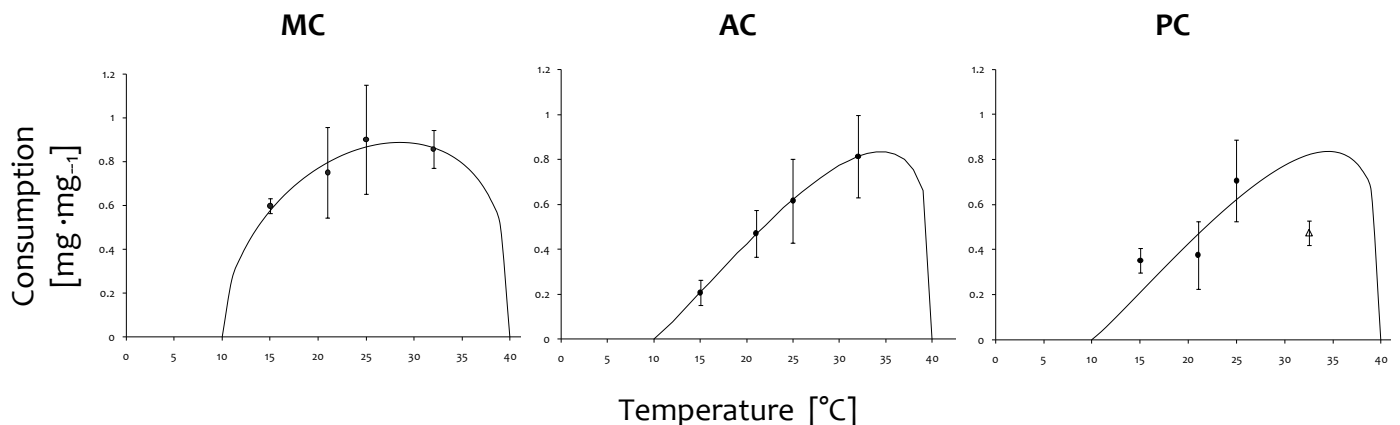


Fig.42 Andamento del consumo di larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali, a diverse temperature, in condizioni di cibo *ad libitum*. I punti rappresentano le medie (\pm ES) osservate, le linee sono i dati calcolati (eq.6).

Per verificare se temperatura, qualità del cibo e l'interazione di questi due fattori, influenzino il consumo di cibo non limitante in modo significativo, è stata effettuata un'analisi della varianza (Anova) a due vie.

Il risultato dell'analisi statistica indica che sia in funzione della temperatura che della qualità del cibo, il consumo delle risorse è statisticamente significativo ($\alpha=0.01$, $p < 0.0001$), così come l'interazione tra questi due fattori.

Il consumo nei tre casi si presenta con andamenti diversi, in particolare nell'arco di temperature testate, risulta meno variabile in MC rispetto ad AC e PC; nel secondo caso

l'andamento é quasi lineare tra 15° e 32°. Per quanto riguarda PC i dati sono distribuiti in modo piú variabile; inoltre il consumo di prede nel sistema PC é stato calcolato escludendo il dato sperimentale ottenuto a 32°C poiché ritenuto un outlier; Infatti gli esperimenti relativi a questa temperatura sono incorsi in alcuni problemi tecnici riguardanti la camera climatizzata.

Discussione

L'equazione di BETA sembra descrivere in modo soddisfacente gli andamenti osservati del consumo. Ancora una volta si può notare l'importanza dell'analisi dei processi a temperature diverse, che coprono l'intero intervallo vitale.

Nel confronto tra il sistema MC e i due sistemi AC e PC, si nota che nel primo caso il consumo di prede risulta maggiore alle basse temperature rispetto agli altri due casi. Considerando che il consumo in questi grafici viene espresso in unità di biomassa di afidi su biomassa del predatore, é possibile pensare ad una differenza nella crescita delle prede a basse temperature, anche perché *M. persicae* é specie piú termofila di *M. millefolii*, come evidenziato dai rispettivi limiti termici inferiori.

Sembra inoltre che, come evidenziato anche dall'analisi statistica, la qualità del cibo abbia un effetto significativo sul consumo. Infatti, le larve potrebbero aver riscontrato nelle prede dei sistemi AC e PC, un alimento di scarsa qualità, concordemente a quanto rilevato dal confronto tra i pesi degli afidi nei tre sistemi (cap.2).

Infatti, se si considerano nuovamente le unità in cui viene espresso il consumo nei grafici, é possibile che gli afidi relativi a questi sistemi si siano accresciuti di meno risultando un alimento meno nutriente per i predatori, i quali possono aver incrementato il tasso di cattura nel tentativo di sopperire a tale carenza.

Acquisizione: cibo limitante

Di seguito, i risultati ottenuti dall'eq.10 per il calcolo della reazione funzionale nei sistemi sperimentali **AC** e **PC**. Il sistema **MC** con gli afidi di campo *M. millefolii* non é stato usato per il calcolo del consumo in condizioni limitanti a causa della scarsa disponibilità di esemplari durante i relativi esperimenti. Questo non ha altresí creato problemi nella fase di sviluppo del modello di sintesi finale poiché é stata comunque possibile la fase di parametrizzazione del modello per la specie in questione.

La prima serie di grafici riporta i risultati per il sistema PC alle quattro temperature sperimentali differenti.

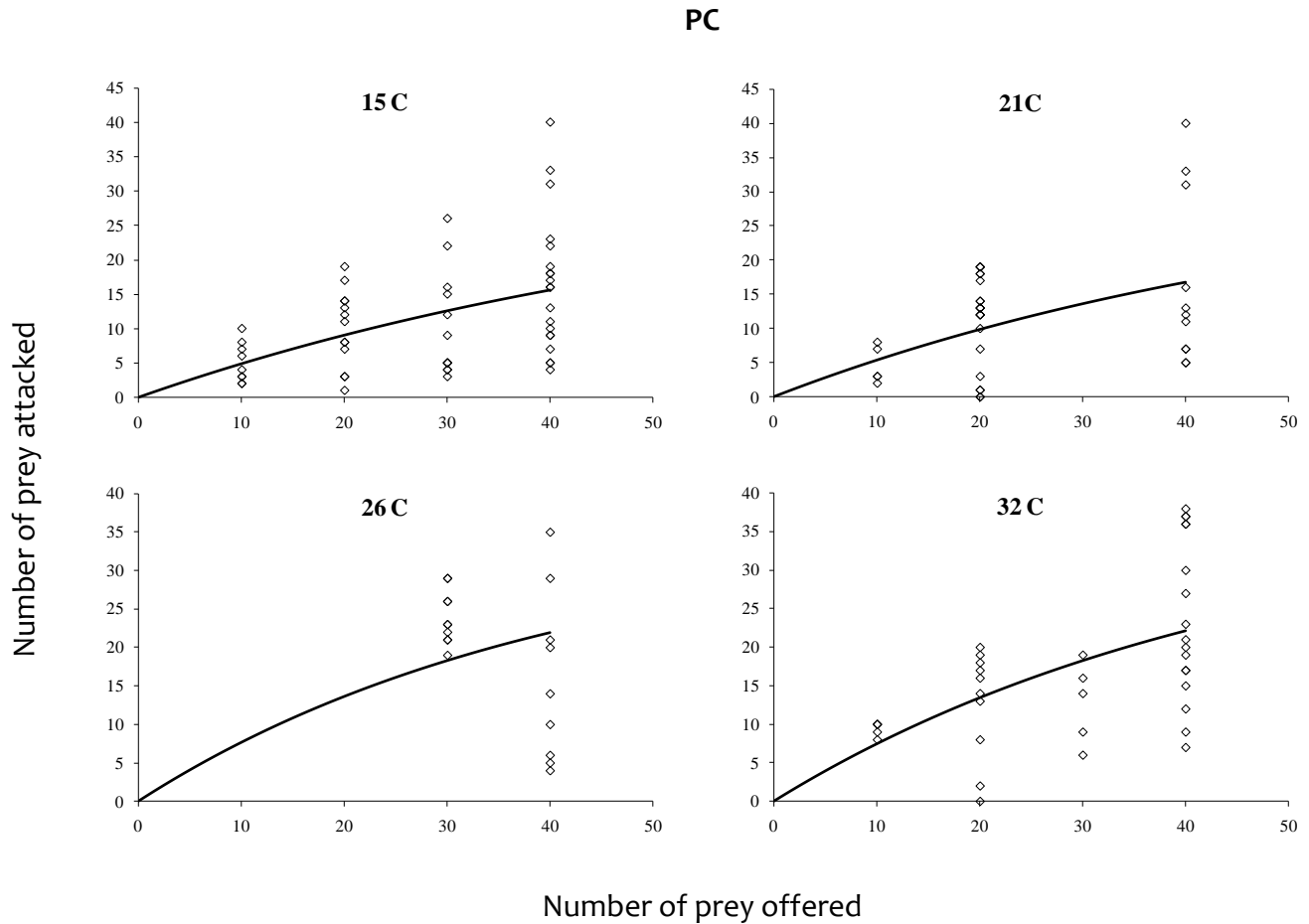


Fig.43 Andamento della reazione funzionale di larve di *C. septempunctata* per il sistema sperimentale PC, a diverse temperature. I punti rappresentano le i dati osservati, le linee sono i dati calcolati (eq.10).

Si nota l'incremento del numero di afidi catturati con l'aumentare della densità di prede disponibili. É inoltre evidente l'elevata variabilità riscontrata al livello massimo di prede offerte ($N_o=40$), che viene raggiunto in un caso a 15°C e 21°C.

Di seguito i risultati per il sistema AC, per il quale sono stati fatti esperimenti solo a 15°C e 32°C e con solo alcuni livelli di prede offerte, $N_o=15 - 20 - 30$ a 15°C e $N_o=30 - 40$ a 32°C.

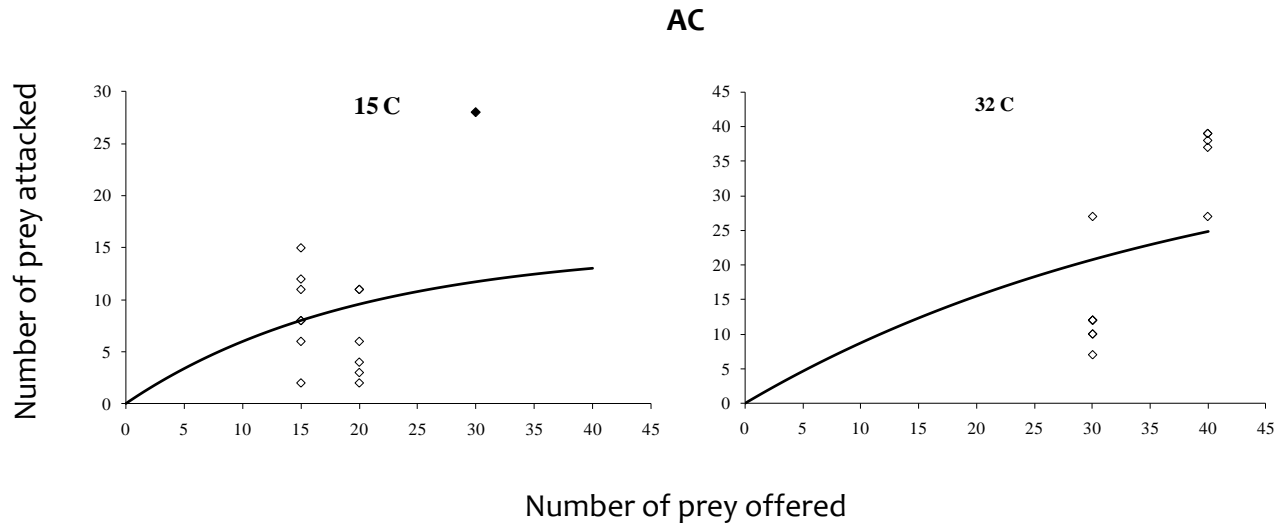


Fig.44 Andamento della reazione funzionale di larve di *C. septempunctata* per il sistema sperimentale AC, a diverse temperature. I punti rappresentano le i dati osservati, le linee sono i dati calcolati (eq.10).

Alla temperatura piú bassa, é stato escluso il dato a $N_0=30$ poiché durante l’esperienza si é registrata un’elevata mortalitá che ha portato alla registrazione di un unico dato. In ogni caso, a questa temperatura si osserva un andamento anomalo in cui all’aumentare del livello di prede, da 15 a 20 afidi, si é avuto un calo del numero di prede attaccate.

Discussione

I dati ottenuti sono stati utili per la parametrizzazione del modello del Supply-Demand.

Il confronto tra i due sistemi ripropone il rapporto osservato tra i consumi, ossia una discreta similaritá nell’andamento alle temperature sperimentali.

Il modello prescelto descrive in modo soddisfacente i dati osservati e delinea in tutti i casi andamenti tipici della reazione funzionale del II tipo.

Escrezione

Per confrontare le escrezioni delle larve di *C. septempunctata* alimentate con tre differenti qualitá di cibo, alla temperatura di 21 °C, è stata effettuata una ANOVA ad una via, ed é risultato che le differenze analizzate non sono statisticamente significative ($\alpha=0.01$, $gl=2, p=0.59$). Di conseguenza, si é deciso di adottare il valore medio:

$$(1 - \beta) = 0.932$$

Di seguito viene presentato il grafico che riporta i valori della proporzione di cibo non escreta ($1-\beta$) da *C. septempunctata* alle temperature di 15, 21, 26 e 32 °C nei tre sistemi PC, AC, MC.

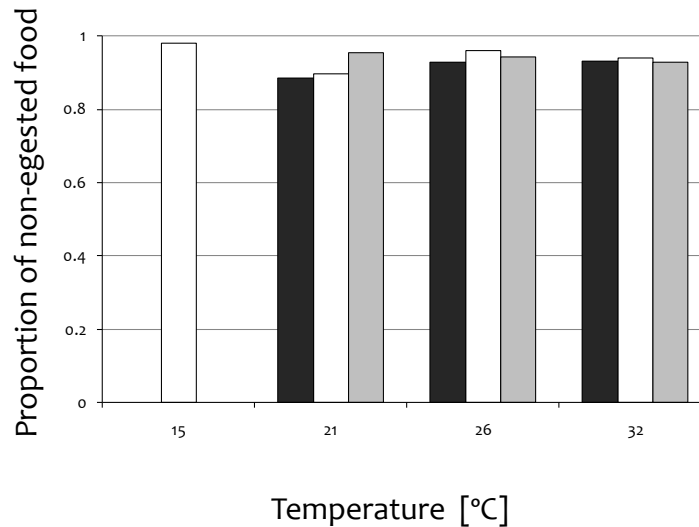


Fig.45 Quota di cibo non espulso da larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali a diverse temperature. Le colonne nere rappresentano il sistema PC, le bianche sono AC e le grigie il sistema MC.

Come si può notare, le barre indicano valori di porzione di cibo assimilato molto vicini tra loro e attorno a 0.9.

Discussione

L'escrezione é un importante processo elementare della fisiologia del consumo e rappresenta la capacità e possibilità digestiva della specie rispetto al tipo di cibo consumato. In condizioni di alimento di scarsa qualità o tossico, l'insetto può tra le varie strategie, adottare quella di espellere un quantitativo maggiore di tale cibo. In questo caso, dai risultati ottenuti dall'analisi statistica e da una più semplice analisi visuale, si può concludere che questo non avviene. Nonostante ciò, non si può escludere che le larve di *C. septempunctata* reagiscano in modo differente a qualità di cibo non soddisfacenti.

Conversione

I risultati riguardanti la conversione del cibo assimilato in biomassa di *C. septempunctata*, vengono qui di seguito esposti e commentati.

La trasformazione del cibo assimilato in biomassa viene espresso come peso di nuova biomassa su peso di biomassa della larva, al netto della respirazione e definito

accrescimento relativo. Il consumo invece viene espresso come peso di cibo consumato rispetto al peso della larva al netto dell'escrezione.

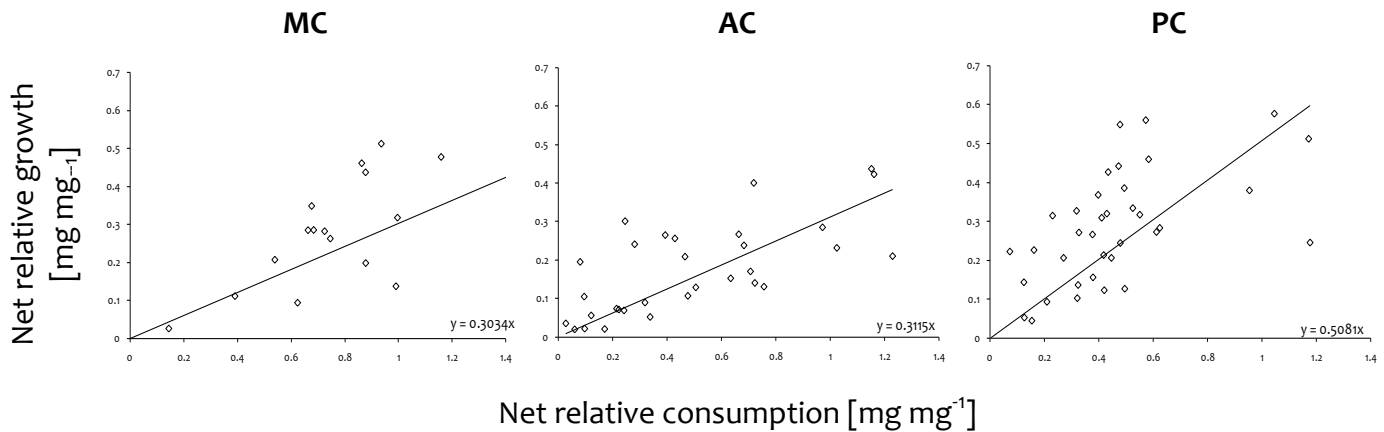


Fig.46 Andamento dell'accrescimento netto relativo in relazione al consumo netto relativo, di larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali, a diverse temperature. I punti rappresentano i dati osservati, le linee sono le rette di regressione lineare. La pendenza della retta indica il tasso di conversione in ogni sistema: MC=0.308, AC=0.316, PC=0.508.

Per verificare l'esistenza di differenze significative tra le pendenze delle rette, si è applicato un test *t* multiplo per le pendenze di più rette di regressione (Zar 1974). Il risultato indica una differenza significativa tra queste ($\alpha=0.01$, $g_1=2$, $g_2=85$, $f_{tab}=4.8$, $f_{calc}=12.66$). Infatti, dalle rette di regressione si nota che il coefficiente angolare è simile per i sistemi MC e AC, ma molto minore rispetto al sistema PC.

Nei tre sistemi la retta di regressione rappresenta in modo soddisfacente i dati osservati.

Discussione

La conversione è un ulteriore importante processo elementare della fisiologia del consumo e rappresenta la capacità dell'organismo di utilizzare in modo efficiente il cibo assimilato per l'allocatione nei processi di crescita e riproduzione. In condizioni non ottimali di qualità del cibo, la conversione può risultare inefficiente a causa degli alti costi metabolici da sostenere per sopperire alle carenze nutrizionali alimentari o per un'eventuale detossificazione.

Dai risultati delle regressioni e da quello dell'analisi statistica, si deduce che la pianta *A. collina* comporti dei coefficienti di conversione più bassi e che in particolare questi differiscano in modo significativo tra i sistemi AC e PC.

Ancora una volta, si può concludere che la pianta svolge un ruolo importante nel determinare le relazioni tra gli elementi della catena trofica e che in particolare determini un calo della qualità nella preda generalista *M. persicae* evidenziata innanzitutto con il minor

accrescimento, poi a livello dei predatori con un minor consumo e una minore efficienza nell'uso del cibo acquisito.

Respirazione

Le prove riguardanti la respirazione di *C. septempunctata* sono state analizzate confrontando gli effetti dovuti alla temperatura e alla qualità del cibo, con una Anova a due vie. Entrambi i fattori considerati sono risultati statisticamente differenti ($\alpha=0.01$, $p<0.0001$), ed anche la loro interazione.

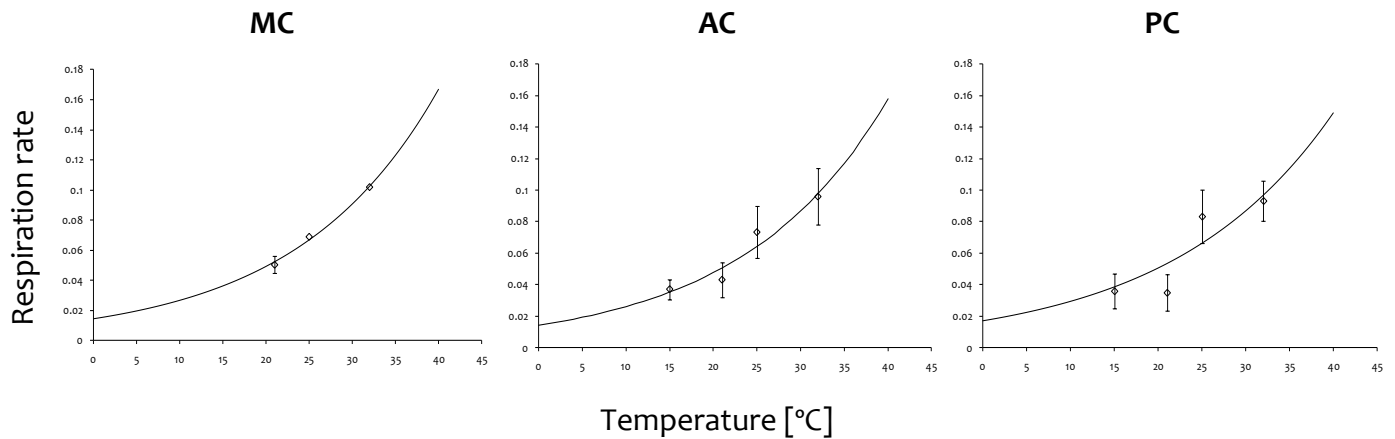


Fig.47 Andamento del tasso respiratorio di larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali, a diverse temperature, in condizioni di cibo *ad libitum*. I punti rappresentano le medie (\pm ES) osservate, le linee sono i dati calcolati (eq.7)

Gli andamenti del calo di peso in assenza di cibo nell'unità di tempo, qui riferiti come tasso respiratorio alle differenti temperature sperimentali, risultano in tutti i casi di tipo esponenziale e vengono descritti adeguatamente dal modello di Van't Hof (eq.7).

I valori dei parametri dell'equazione sono risultati i seguenti:

Tab.9 Valori (\pm ES) dei parametri z_0 e b dell'eq.7 per il tasso di respirazione di larve di *C. septempunctata*, nei tre sistemi sperimentali.

	MC	AC	PC
z_0	0.015 ± 0.01	0.014 ± 0.004	0.017 ± 0.008
b	1.8 ± 0.4	1.8 ± 0.2	1.7 ± 0.2

Discussione

La respirazione é un importante componente elementare nel processo di sviluppo e anche in questo caso risulta determinata in modo significativo dal tipo di preda e conseguentemente dalla specie vegetale di cui questa si é nutrita per tutta la sua vita.

Infatti, dall'analisi del tasso respiratorio calcolato, costituito essenzialmente dal parametro z_0 che determina il tasso basale e da b che invece determina l'incremento del tasso all'aumentare della temperatura, é evidente la similitudine tra i sistemi legati ad *A. collina*, entrambi distanti invece da quello legato a *P. sativum*. In questa occasione, si evita di dare un'interpretazione dei risultati ottenuti circa un determinato processo fisiologici, in conseguenza del metodo sperimentale adottato che non permette una distinzione netta tra i processi metabolici di base, che qui vengono compresi in quello della respirazione e descritti con la relazione sul metabolismo di base di Van't Hoff.

Accrescimento ponderale

L'accrescimento delle larve di *C. septempunctata* è raffigurato nel grafico che segue, dove è stato rappresentato l'incremento del peso delle larve in funzione della loro età. Si riportano i risultati relativi alle pesate fatte solo per il sistema PC per brevità di illustrazione.

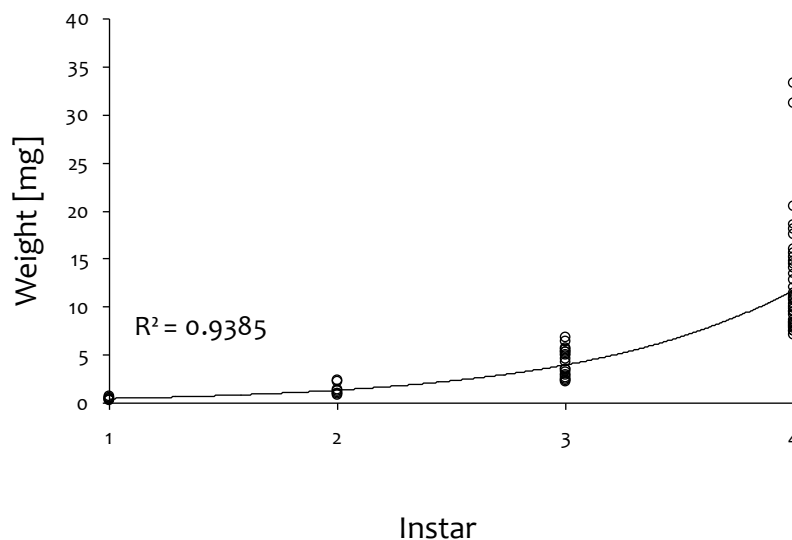


Fig.48 Andamento esponenziale del peso delle larve di *C. septempunctata*, alimentate con *M. persicae* (PC), nel corso dello sviluppo larvale. I punti sono i dati osservati, mentre la linea é il dato calcolato con l'equazione esponenziale classica: $wf = w_0 \exp^{rt}$

Risulta evidente l'aumento esponenziale del peso di *C. septempunctata* con il trascorrere delle età, indicando uno sviluppo maggiore, in termini di aumento di peso, nelle età larvali più avanzate. L' aumento di biomassa rappresenta bene l'incremento della richiesta

fisiologica delle larve di *C. septempunctata*, che avviene con l'aumento dell'età larvale, necessaria a consentirne lo sviluppo.

20.1.2 Sviluppo e sopravvivenza degli stadi preimmaginali: validazione

La costituzione di coorti di sviluppo per i tre sistemi sperimentali ha permesso la costruzione e analisi delle rispettive tavole di sopravvivenza età-specifiche.

Nel dettaglio, si sono ottenuti i dati sulla durata di sviluppo preimmaginale e sulla sopravvivenza specifica in modo tale da poter effettuare la validazione del modello di Hilbert (1995) per il tasso di sviluppo e quello della sopravvivenza (Limonta et al. 2009); la costruzione di tali modelli è stata possibile grazie all'integrazione dei componenti precedentemente illustrati e rappresentanti i processi elementari dello sviluppo di insetti (Hilbert 1995).

Durata dello sviluppo larvale

Vengono di seguito presentati i grafici relativi all'andamento del tasso di sviluppo larvale (eq.9) nell'intervallo di sviluppo I età-III età, confrontati a scopo di validazione con le osservazioni corrispondenti ottenute dalle coorti dei tre sistemi sperimentali.

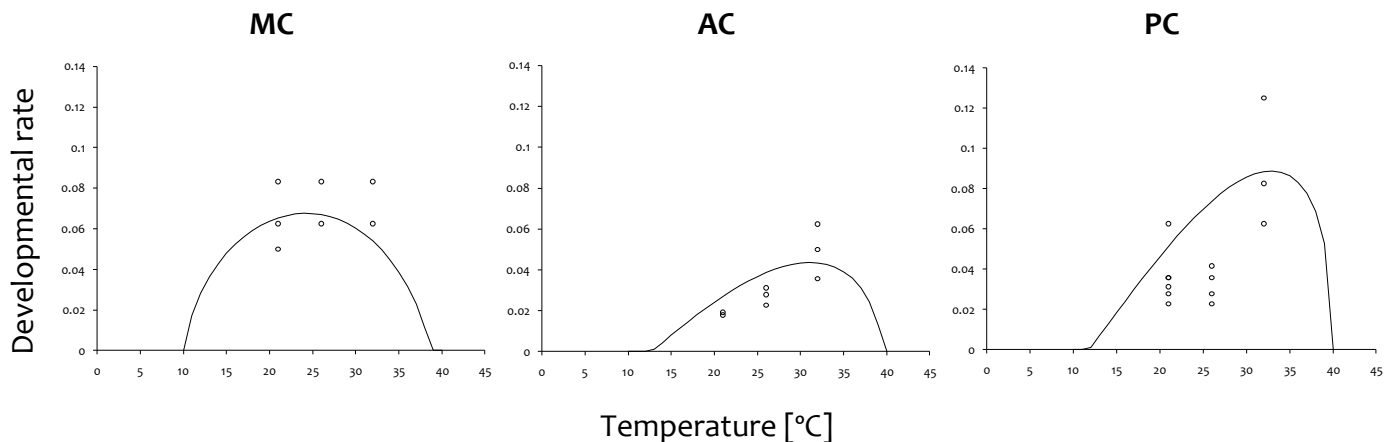


Fig.49 Andamento del tasso di sviluppo di larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali, a diverse temperature, sino alla III età. I punti rappresentano i dati osservati in modo indipendente e usati per la validazione, le linee sono i dati calcolati (eq.9).

In tutti i casi, le curve calcolate rappresentano molto bene i dati indipendenti osservati alle diverse temperature sperimentali.

Nel dettaglio, si nota che nell'intervallo di sviluppo considerato, il maggior tasso di sviluppo è raggiunto nel terzo sistema, seguito da quello relativo a *M. millefolii*.

Quindi, si propongono di seguito i risultati relativi all'andamento del tasso di sviluppo larvale (eq.9) nell'intervallo di sviluppo I età-IV età, sempre messi a confronto con i tassi di sviluppo corrispondenti ottenuti dalle rispettive coorti.

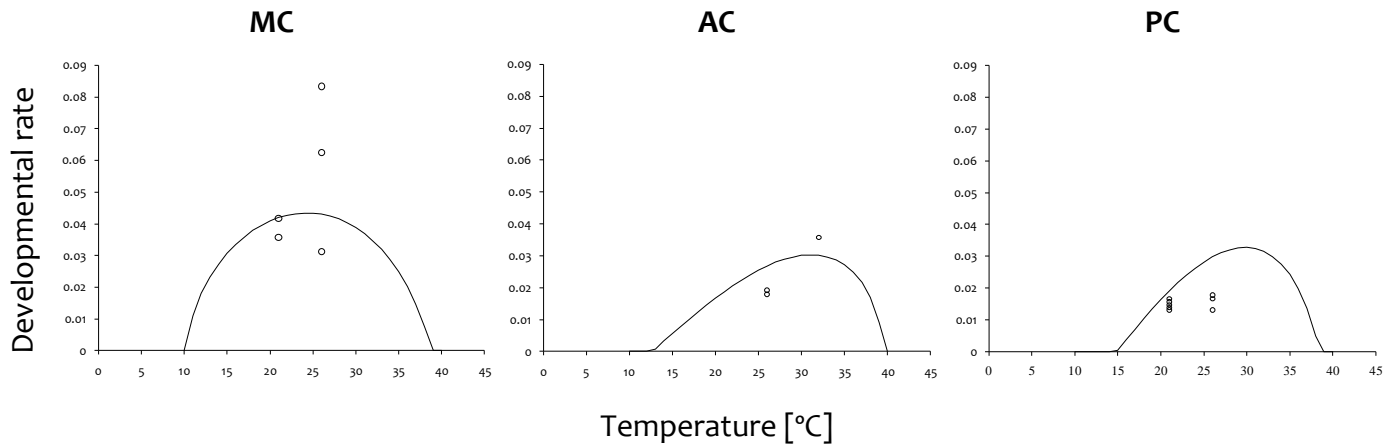


Fig.50 Andamento del tasso di sviluppo di larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali, a diverse temperature, sino alla III età. I punti rappresentano i dati osservati in modo indipendente e usati per la validazione, le linee sono i dati calcolati (eq.9).

I dati ottenuti dalle coorti circa i tassi di sviluppo sino alla quarta età sono inferiori rispetto al precedente intervallo di sviluppo, a causa dell'elevata mortalità occorsa alle larve che non hanno potuto completare lo stadio larvale.

Tuttavia, si può notare una discreta rappresentazione dei dati osservati da parte del modello, nei sistemi MC e AC; nell'ultimo sistema invece si può notare una certa discrepanza che determina una scarsa validazione in questo caso.

In generale, si osserva un mutamento della situazione precedente, in cui il tasso di sviluppo maggiore viene registrato nel sistema PC; qui invece è il sistema MC quello in cui si registra la maggiore velocità di sviluppo nello stadio larvale.

Discussione

Si può concludere che il processo di validazione ha dato un buon esito e i modelli per il tasso di sviluppo si possono ritenere soddisfacentemente validati, con l'unica eccezione del sistema PC nell'intervallo I-IV età.

Il processo di validazione risulta un momento fondamentale nella modellizzazione poiché permette di capire se si sono fatti errori nelle precedenti fasi di costruzione, sviluppo e parametrizzazione del modello. Solitamente, la validazione dá modo di intervenire ad effettuare correzioni nel modello, soprattutto alla fase di parametrizzazione, in modo tale da poter 'aggiustare il risultato; questa fase è nota come 'calibrazione'.

Nei casi in cui il modello risulta particolarmente complesso e con carattere bio-fisico ed esplicativo, la fase di calibrazione è particolarmente delicata, ma permette altresí di poter

ricorrere a solide basi teoretiche e quadri concettuali per operare una corretta modifica dei valori dei parametri.

Nel nostro caso, la fase di calibrazione ha permesso principalmente di rilevare un dato outlier, già considerato anomalo dall'inizio, ossia il dato del consumo a 32°C nel sistema PC.

Inoltre, ha permesso una correzione nel processo elementare della respirazione, consistita di fatto in un aumento per le larve di IV età rispetto a quelle di III età. Dai nostri esperimenti, si sono ricavati dati omogenei per lo stadio larvale nel suo complesso e non dettagliati per ogni singola età.

Sopravvivenza dello sviluppo larvale

Di seguito, si riportano i grafici relativi all'andamento della sopravvivenza (eq.12) relativamente al periodo di sviluppo larvale I età-III età e confrontati a scopo di validazione con le sopravvivenze osservate nelle coorti appositamente costruite.

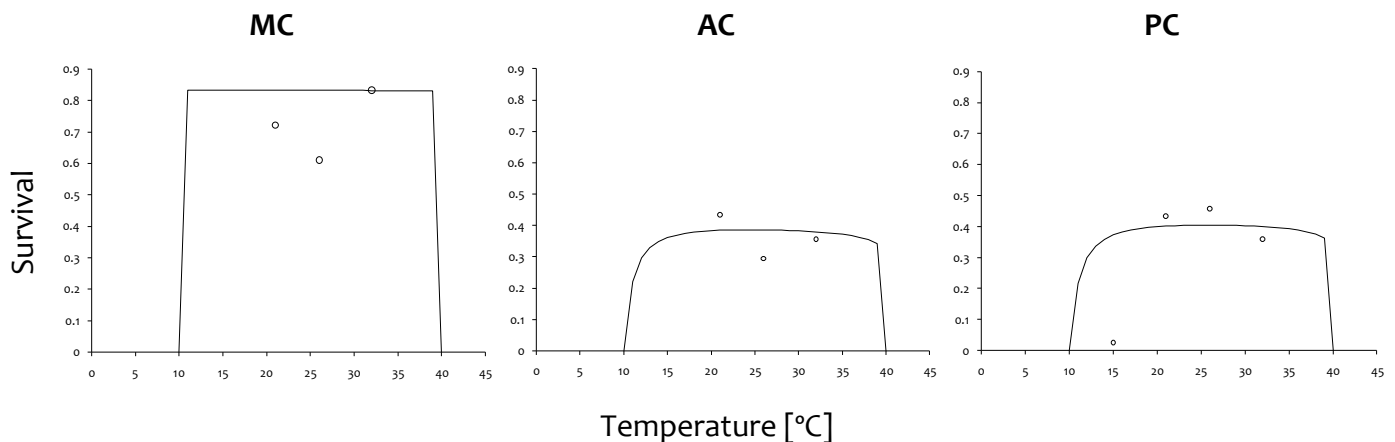


Fig.51 Andamento della sopravvivenza di larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali, a diverse temperature, sino alla III età. I punti rappresentano i dati osservati in modo indipendente e usati per la validazione, le linee sono i dati calcolati (eq.12).

Si nota immediatamente una forte differenza tra i tre sistemi, essendo notevolmente maggiore la sopravvivenza nel primo.

I dati vengono rappresentati in modo accettabile nei tre casi, con un'eccezione per il dato a 15°C nel terzo sistema.

In ultimo, si presentano i risultati sull'andamento della sopravvivenza preimmaginale nel periodo I età-IV età, posti a confronto con i dati corrispondenti ottenuti dalle coorti dei tre sistemi sperimentali.

MC

AC

PC

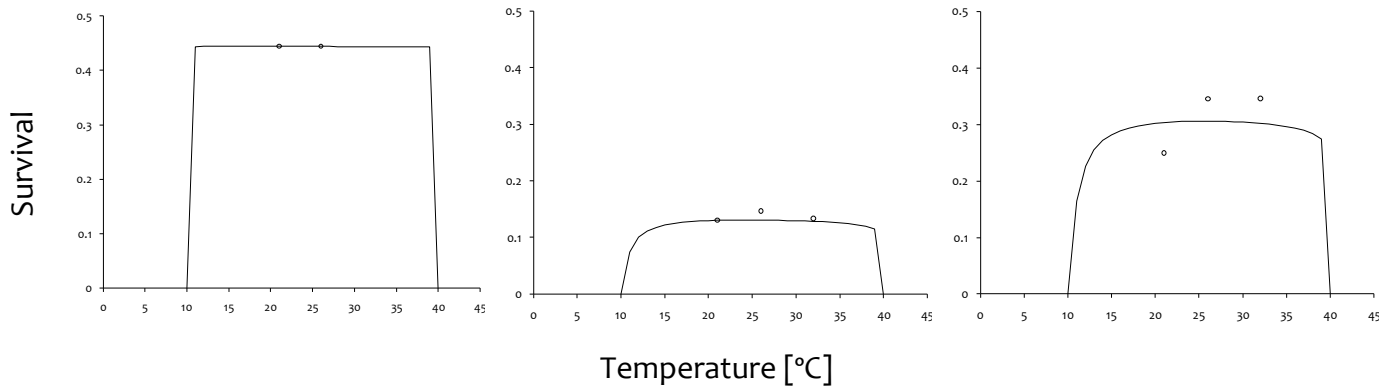


Fig.52 Andamento della sopravvivenza di larve di *C. septempunctata* per i tre sistemi sperimentali, a diverse temperature, sino alla IV età. I punti rappresentano i dati osservati in modo indipendente e usati per la validazione, le linee sono i dati calcolati (eq.12).

Anche in questo caso, la sopravvivenza maggiore viene registrata nel sistema ‘di campo’, ma rispetto al precedente intervallo di età, in questo caso il sistema che coinvolge *M. persicae* e *P. sativum* esprime una sopravvivenza intermedia, mentre dal secondo sistema risulta una sopravvivenza minore.

I modelli rappresentano in modo molto soddisfacente i dati osservati indipendentemente.

Discussione

Si può concludere che i modelli per la sopravvivenza larvale risultano positivamente validati per entrambi gli intervalli di sviluppo e in tutti i tre sistemi sperimentati.

20.2 Modello finale di sintesi: implementazione del modello di Hilbert (1995)

In ultimo, si presentano i risultati grafici ottenuti con l’uso del modello di Hilbert implementato con la reazione funzionale di Gutierrez e Baumgärtner (Gutierrez 1996).

Gli esperimenti a diverse temperature hanno permesso di descrivere l’andamento dell’ ‘apparency parameter’ in funzione della temperatura.

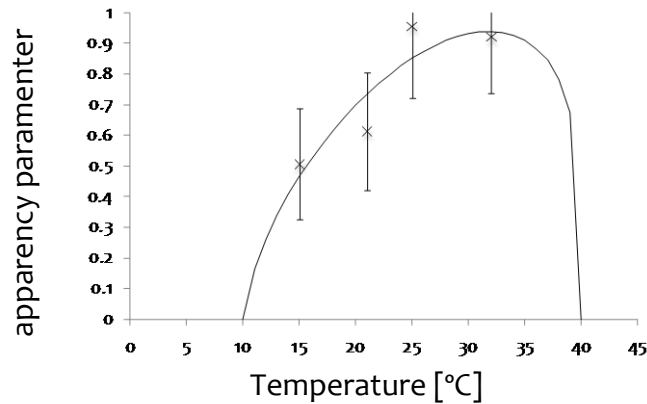


Fig.53 Andamento dell'apparency parameter per larve di *C. septempunctata* a diverse temperature. Le crocette rappresentano i dati osservati (media \pm ES), la linea rappresenta i dati calcolati (eq.13).

Il parametro varia in modo non-lineare e asimmetrico nel range di temperature che permettono lo sviluppo della specie, arrivando ad un valore massimo vicino ad 1 a 25°C e raggiungendo un minimo di 0.5 circa a 15°C.

Discussione

Il parametro di 'apparenza' varia in generale tra 0 e 1 e dipende da una moltitudine di fattori ambientali; qui é stata possibile una descrizione dell'andamento in funzione della temperatura attraverso la parametrizzazione dell'equazione di BETA.

I valori entro cui varia in questo caso, potrebbero riflettere in generale la dipendenza dell'attività di ricerca di un predatore dalla temperatura. Infatti, altri fattori potenzialmente responsabili potrebbero esser stati annullati dalla dimensione ridotta dell'arena sperimentale, ossia una piastra Petri piccola (5 cm); pertanto la quantità di prede attaccate é dipesa soprattutto dal fattore temperatura ambientale, per la quale relazione é stata possibile una descrizione accurata.

La considerazione dell'andamento del tasso e della sopravvivenza in funzione di due variabili contemporaneamente, ha portato alla necessità di una rappresentazione tridimensionale.

Durata dello sviluppo larvale

Vengono presentati innanzitutto i grafici relativi al tasso di sviluppo di tutto lo stadio larvale, per i tre sistemi tri-trofici sperimentati (eq.15).

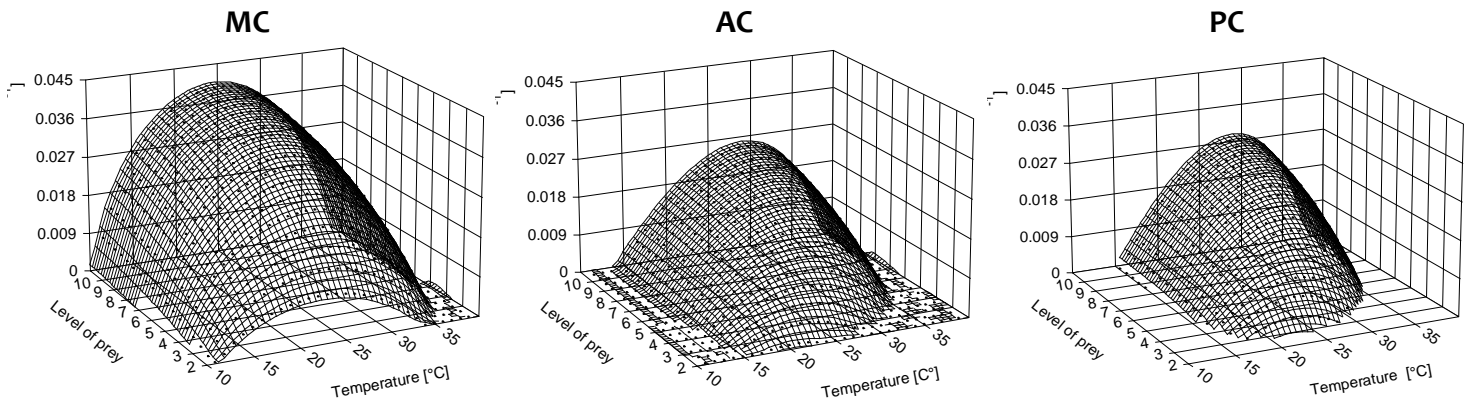


Fig.54 Applicazione del modello biofisico per il tasso di sviluppo dello stadio larvale di *C. septempunctata*. L'area resa dalla rete, rappresenta l'andamento del tasso di sviluppo calcolato in funzione della temperatura e del livello di cibo disponibile (eq.15).

Sopravvivenza dello sviluppo larvale

Quindi, si riportano i grafici relativi alla sopravvivenza larvale nei tre sistemi (eq.16).

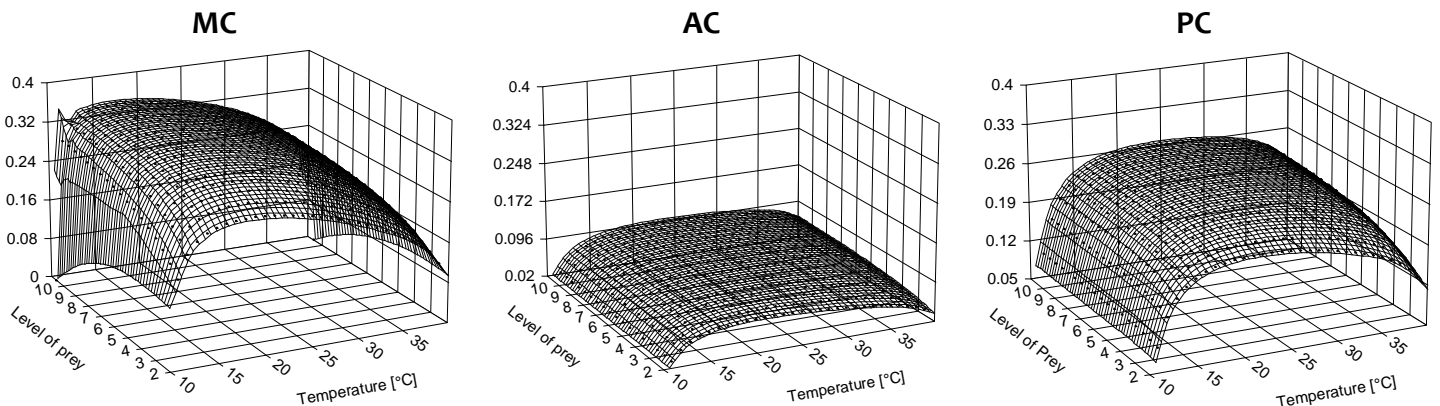


Fig.55 Applicazione del modello biofisico per la sopravvivenza dello stadio larvale di *C. septempunctata*. L'area resa dalla rete, rappresenta l'andamento della sopravvivenza calcolata in funzione della temperatura e del livello di cibo disponibile (eq.16).

Grazie alla visione tridimensionale, é possibile apprezzare l'effetto simultaneo di temperatura e livello di cibo e notare che l'andamento sia del tasso sia della sopravvivenza riflette quanto trovato in precedenza, in funzione delle due variabili considerate separatamente.

Discussione

L'analisi dei risultati raggiunti in tutti e tre i casi sperimentali permette di concludere che la linea trofica 'naturalé, ossia quella composta dagli organismi appartenenti alla comunità legata alla coltura *A. collina*, quindi *M. millefolii* e *C. septempunctata* (MC) risulta vantaggiosa

per il predatore, che riesce a raggiungere un tasso di sviluppo e una sopravvivenza larvale maggiore. Tale superiorità é molto evidente soprattutto se confrontato con il sistema trofico (AC) dove viene sostituita la specie di afide di campo con il generalista *M. persicae*; infatti in questo secondo caso, uno sviluppo larvale piú lento si va a sommare ad una sopravvivenza stadio-specifica molto bassa.

Questo risultato, se letto insieme a quanto ottenuto dagli esperimenti sull'interazione pianta-insetto del cap.2 (approcci top-down e bottom-up) e a quanto già desunto dall'analisi bottom-up dei risultati raggiunti circa i processi elementari dello sviluppo, porta alla conclusione che l'afide generalista scateni nella pianta *A. collina* una stimolazione del proprio metabolismo secondario tale da influire negativamente non tanto sulle performance dell'afide stesso, quanto invece sullo sviluppo e sulla crescita degli organismi del terzo livello trofico.

L'origine di tale effetto probabilmente risiede in un peggioramento della qualità del tessuto vegetale che si riflette sulla crescita dell'afide generalista piuttosto che sul suo sviluppo (performances).

In ultima analisi, le larve di coccinella hanno dimostrato uno sviluppo piú lento e una mortalità maggiore probabilmente perché si sono alimentate con cibo di piú scarsa qualità.

Bibliografia

1. Austin MP, 1976. On non-linear species response models in ordination. *Vegetatio* 33: 33-41.
2. Berryman AA, Gutierrez AP, 1999. Dynamics of insect predator-prey interactions. In: *Ecological Entomology*. Huffaker CB, Gutierrez AP. pp. 389-424. Wiley and Sons, Inc. New York.
3. Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
4. DeAngelis DL, Goldstein RA, ÓNeill RV, 1975. A model for trophic interaction *Ecology* 56: 881-892.
5. Francis F, Lognay G, Wathelet JP, Haubruge E, 2001. Effects of allelochemicals from first (Brassicaceae) and second (*Myzus persicae* and *Brevicorne brassicae*) trophic levels on *Adalia bipunctata*. *J. Chem. Ecol.* 27: 243-256.
6. Gilioli G, Baumgärtner J, Vacante V, 2005. Temperature influence on functional response of *Coenosia attenuata* (Diptera: Muscidae) individuals. *J. Econ. Entomol.*, 98: 1524-1530.
7. Gutierrez AP, Baumgärtner JU, Summers CG, 1984. Multitrophic level models of predator-prey energetics: III. A case study of an alfalfa ecosystem. *Can. Entomol.* 116: 950-963.
8. Gutierrez AP, Baumgärtner J, 1984. Multitrophic models of predator—prey energetics. I. Age specific energetics models-pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Ahdidae) as an example. *Can. Entomol.* 116: 923-932.
9. Gutierrez AP, Mills NJ, Schreiber SJ, Ellis CK, 2004. A physiologically based tritrophic perspective on bottom-up-top-down regulation of populations. *Ecology* 75: 2227-2242.
10. Harvey JA, van Dam NM, Gols R, 2003. Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *J. Anim. Ecol.* 72: 520-531.
11. Hilbert DW, 1995. Growth-based approach to modeling the developmental rate of arthropods. *Environ. Entomol.* 24: 771-778.
12. Holling CS, 1959a. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91: 293-320.
13. Holling CS, 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91: 385-398.

14. Hopkins RJ, van Dam NM, van Loon JJA, 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 54: 57-83.
15. Huffaker CB, Gutierrez AP, 1999. *Ecological entomology*. Wiley and Sons, Inc. New York.
16. Ivlev VS, 1955. *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale UP, New Haven, CT
17. Karban R, Baldwin IT, 1997. *Induced responses to herbivory*. Chicago University Press, Chicago.
18. Lactin DJ, Holliday NJ, Johnson DL, Craigen R, 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* 24: 68-75.
19. Limonta L, Morlacchi P, Baumgärtner J, 2009. Modello stocastico-biofisico per lo sviluppo di una coorte di larve di *Oulema duftschmidi* a temperature costanti. In: *Modelli per la difesa delle piante _ Monografie e Articoli Scientifici presentati alle Quarte Giornate di Studio su Metodi Numerici, Statistici e Informatici nella Difesa delle Colture Agrarie e Forestali: Ricerca e Applicazioni*. Severini M and Pesolillo S, Aracne, Viterbo.
20. Lotka AJ, 1925. *Elements of physical biology*. Williams e Wilkins, Baltimore, MD. Ristampato nel 1956. *Elements of mathematical biology*. Dover, New York.
21. Morris RF, 1963. Predictive population equations based on K-factors. *Memoirs Entomol. Soc. Can.* 32: 16-21.
22. Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE, 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
23. Schowalter TD, 2006. *Insect ecology – An ecosystem approach*. Academic Press, Elsevier, London
24. Sharpe P, DeMichele D, 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64: 649-670.
25. Volterra V. 1923. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Naz. Linnei* 2: 31-113.
26. Watt KFE, 1959. A mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the number attacked. *Can. Entomol.* 91: 129-144.
27. Zar JH, 1974: *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey.

Sistema multitrofico

21. Introduzione

21.1 Approccio allo studio dell'ecosistema

Jorgensen (2001) ha definito un ecosistema come un'unità biotica e funzionale che é in grado di sostenere la vita e comprende tutte le componenti biologiche e non biologiche presenti in essa.

L'obiettivo generale di questo lavoro é l'approfondimento della conoscenza sui processi fondamentali che stanno alla base delle dinamiche dei componenti in interazione dell'agroecosistema *A. collina*. Huffaker e Croft (1974) tra i primi hanno introdotto l'approccio di sistema nello studio degli agroecosistemi.

21.1.1 Analisi di sistema: Shannon, 1975

Shannon (1975) ha approfondito in modo generale il concetto di approccio di sistema ed ha identificato nella simulazione il piú importante ed utile strumento per l'analisi di processi e sistemi complessi, quali quelli naturali e sociali.

Secondo l'autore, la simulazione é fundamentalmente l'insieme dei processi di costruzione e uso di modelli, definiti come la rappresentazione di un gruppo di oggetti o idee in una forma che é altra da quella dell'entitá in sé. La simulazione diventa quindi la descrizione di un sistema esistente ottenuta attraverso fasi sperimentali preliminari e con l'obiettivo di conoscere approfonditamente tale sistema o di valutare strategie per l'operativitá in esso.

Nel tentativo di fornire una classificazione dei modelli di simulazione, Shannon (1975) propone di seguire i suggerimenti di Rowe (1963) e pensare tali modelli come sviluppati su uno spettro che si estende da un quadro di 'esattezza' ossia di elevato realismo biologico, verso un ambito di 'astrazione' dato da modelli puramente matematici.

L' 'esattezza' é caratterizzata fundamentalmente da modelli detti 'fisici' o 'iconici' in cui la vicinanza alla forma e funzione della realtà descritta é elevata; l'obiettivo di tali modelli é quindi la comprensione della struttura e delle interazioni tra i componenti nel sistema. All'altro capo di questo sviluppo, si colloca l'astrazione ossia i modelli matematici o 'simbolici', dotati di grande semplificazione che ne permettono una risolvibilitá analitica e consentono di acquisire conoscenze sulle leggi e regole fondamentali su cui poggia il sistema nella sua struttura e funzione.

21.1.2 *Analisi di sistema: Getz e Gutierrez, 1982*

Getz e Gutierrez (1982) definiscono l'analisi di sistema nel contesto della gestione colturale degli infestanti come l'applicazione di quelle tecniche che migliorano la comprensione delle interazioni tra i componenti e il loro legame con l'ambiente naturale e le pratiche di gestione.

Gli autori, adottando un significato di 'simulazione' diverso da quello fornito ed inteso da Shannon (1975), riducono l'approccio di sistema a tre principali modi di operare: a) l'approccio di simulazione, che dá importanza al realismo biologico per esplorare la struttura e il funzionamento del sistema; b) l'approccio analitico, che enfatizza le strutture delle componenti fondamentali del sistema per sviluppare principi generali ecologici e di gestione; c) la ricerca operativa, che viene indirizzata verso la gestione di specifici problemi (Getz e Gutierrez 1982).

Risulta chiaro che nonostante le diverse concezioni del termine 'simulazione', sia Shannon (1975) sia Getz e Gutierrez (1982) convergono verso una classificazione dei modelli, o approcci che implicano l'uso di determinati modelli, che si differenziano tra loro in funzione dell'obiettivo prefisso: a) conoscenza della struttura dinamica del sistema, b) conoscenza delle leggi fondamentali che regolano il sistema o c) gestione del sistema verso una specifica situazione.

L'obiettivo di questo lavoro di ricerca é la conoscenza delle relazioni tra le componenti del sistema tri-trofico considerato, ossia l'approfondimento dell'effetto dei diversi fattori sulla crescita ed interazione tra le popolazioni, attraverso l'analisi delle dinamiche di popolazione. Pertanto risulta di interesse un approccio demografico e di simulazione, basato principalmente sulla causalità o su basi meccanicistiche, sviluppate in seno all'ecologia delle popolazioni.

L'approccio demografico porta alla considerazione delle componenti della pianta come popolazioni (Harper e White 1976; Gutierrez 1996) e crea un contesto comune che facilita la modellizzazione delle popolazioni in interazione, come piante ed artropodi (Gutierrez e Baumgärtner 2007).

22. Materiali e metodi

22.1 Modello per lo sviluppo di una popolazione

Nel capitolo introduttivo, é stato dato rilievo all'approccio demografico, utilizzato nella ricerca, e alle sue origini storiche. Brevemente, lo sviluppo della teoria dell'ecologia delle popolazioni e delle trattazioni matematiche correlate hanno portato alla descrizione approfondita della dinamica di tali sistemi e alla considerazione della struttura d'età come caratteristica imprescindibile.

22.1.1 Modelli deterministici con struttura d'età

Le dinamiche temporali di popolazioni con struttura d'età variabile nel tempo, ossia in cui la proporzione di individui presenti in classi d'età differenti cambia nel tempo, possono essere rappresentate sulla base dell'approccio di tavole di sopravvivenza variabili nel tempo (Leslie 1946; von Foerster 1959; Di Cola *et al.* 1999).

In questa visione, coorti di individui passano attraverso le varie fasi fenologiche vegetali o attraverso i vari stadi di sviluppo degli insetti, influenzati dai principali fattori ambientali, quale la temperatura. Alla luce della dipendenza con la temperatura, il tempo e l'età vengono espressi più convenientemente in unità di tempo fisiologico (Hughes 1963, Gilbert 1976).

Inoltre, sono stati proposti diversi modelli non-lineari per la rappresentazione del tasso di sviluppo in funzione della temperatura (Logan *et al.* 1976, Sharpe e DeMichele 1977). In questo tipo di modelli, la variabilità all'interno della popolazione non viene considerata e sono pertanto detti 'modelli deterministici'.

22.1.2 Modelli di sviluppo stocastico

La necessità di considerare anche la variabilità tra gli individui all'interno di una popolazione, nasce dal momento in cui la variabilità relativa al tempo di sviluppo é notevolmente più ampia rispetto alla media. In questo caso, gli organismi pecilotermi di una coorte completano il loro sviluppo in un range di tempi ampio.

Il tasso viene così descritto in modo più appropriato da un modello stocastico (Di Cola *et al.* 1999) e in modo ancora più adeguato con l'applicazione del noto modello a ritardo distribuito (Manetsch 1976; Vansickle 1977; Gutierrez 1996; Severini *et al.* 2003).

In questo tipo di modello, gli individui di una coorte, nel corso del loro sviluppo pecilotermico da uno stadio giovanile ad uno adulto, scorrono attraverso una serie di sotto-

stadi di maturazione consecutivi; nella catena che si viene a creare, il passaggio degli individui di una coorte dipende da tre parametri, un parametro di stocasticità (k), dalla durata media di sviluppo (DEL) e da una mortalità intrinseca o attrito (AR) (Severini *et al.* 2003).

Schematicamente, una coorte entra nel primo sotto-stadio con un ingresso di $r_i(0)$ nuovi nati al giorno $t = 0$ e questi, dopo aver soggiornato per un certo tempo in esso, ne escono maturi per entrare nel secondo sotto-stadio. Il tempo di soggiorno in questo stadio dipende da k , DEL , AR e a causa della variabilità genetica è in generale diverso per i diversi individui della coorte. Per questo gli individui della coorte nati contemporaneamente escono dallo stadio in tempi diversi anche se si sviluppano a temperatura costante (sviluppo stocastico). Il fenomeno si ripete nel passaggio della coorte iniziale attraverso gli stadi successivi, così che i suoi individui escono da ciascun sotto-stadio distribuiti nel tempo. Maggiore è il numero di questi sotto-stadi e minore dev'essere la variabilità tra gli individui in relazione al tempo di sviluppo (Severini *et al.* 2003).

Vansickle (1977) ha rappresentato il modello in termini di tassi di trasferimento attraverso $i=1,2,\dots,k$ sotto-stadi

$$\frac{dr_i(t)}{dt} = \frac{k}{DEL(t)} \left[r_{i-1}(t) - \left(1 + \frac{AR(t) DEL(t)}{k} + \frac{dDEL(t)}{dt} \right) r_i(t) \right] \quad [1]$$

$i=1,2,\dots,k$

dove t = tempo, $r_i(t)$ = tasso di trasferimento del ritardo, $DEL(t)$ = tempo di sviluppo, $AR(t)$ = attrito che può essere usato per rappresentare i cambiamenti in numeri o biomassa degli individui in corso di sviluppo.

Nel sistema tri-trofico in studio, l'eq. [1] rappresenta le dinamiche di biomassa vegetale fresca delle unità di ogni pianta, ossia foglie basali, foglie del culmo, culmi, rizoma, e il numero di insetti nelle popolazioni interazione.

22.2 Modello per l'interazione tra popolazioni diverse

L'approccio metabolico del Supply-Demand di Gutierrez (1996) e della Teoria Metabolica dell'Ecologia di Brown *et al.* (2004), tracciano il contesto ideale per modelli esplicativi che descrivono lo sviluppo di coorti, la competizione e la predazione. Nell'ottica di un approccio demografico, questi ultimi due fenomeni rappresentano anche la fitofagia, intesa come acquisizione della risorsa 'linfa' da parte degli afidi in competizione con le altre parti della pianta, e il parassitismo da parte di parassitoidi inteso come fattore di mortalità per la popolazione dei fitofagi che si va a sommare all'effetto relativo ai predatori.

In sintesi, come già ampiamente illustrato nel cap.3, i processi di acquisizione e allocazione o processamento delle risorse, vanno a determinare le dinamiche temporali delle popolazioni in interazione trofica.

22.2.1 Modelli di interazione: sviluppo e sopravvivenza in relazione alle risorse

Lo sviluppo delle coorti é determinato sia dai processi di tassi di sviluppo sia da quelli di sopravvivenza, ed entrambi dipendono dalle risorse, ossia dall'intensità di acquisizione e trasformazione di esse.

Per quanto riguarda il tasso di sviluppo, si ripropone l'equazione di Hilbert (1995) modificata che tiene conto anche del livello e della qualità del cibo disponibile, così come già illustrata nel cap.3. Il modello é applicabile all'intero range di temperature che permettono lo sviluppo ($T_l < T < T_u$) e in questo caso il tasso di acquisizione delle risorse $c(N_o, T)$ é una reazione funzionale dipendente dal cibo disponibile (N_o) e dalla temperatura (T).

$$r(T, N_o) = \frac{c(N_o, T)(1 - \beta)(1 - \lambda) - z b^{(T - T_b)/10}}{\ln\left(\frac{W_f}{W_o}\right)} \quad [2]$$

Per dettagli sui termini dell'eq.2 vedere l'eq.15 nel cap.3.

Per quanto concerne invece la sopravvivenza, Curry e Feldman (1987) hanno osservato che la sopravvivenza intrinseca aumenta in modo rapido oltre una temperatura limite inferiore, raggiunge un plateau di valori maggiori, e cala altrettanto rapidamente all'approssimarsi di una temperatura limite superiore. Gutierrez (1996) invece descrive un andamento privo di un plateau netto. Nella fig. 3.2 del suo libro, Schwerdtfeger (1978) riporta due lavori in cui la sopravvivenza presenta un andamento intermedio tra i due citati sopra. Considerando questi lavori di sintesi e l'eq.2, viene proposto di calcolare la sopravvivenza intrinseca $\varepsilon(T, N_o)$ in relazione alla sopravvivenza osservata massima s_{max} (Limonta *et al.* 2009) come

$$\varepsilon(T, N_o) = s_{max} \left[1 - \frac{R(T)}{(R(T) + A'(T, N_o))} \right]^g \quad [3]$$

Per dettagli sui termini dell'eq.3 vedere l'eq.16 nel cap.3. Rispetto all'equazione del cap.3, questa presenta il parametro aggiuntivo $g = 0.2$ per la popolazione di afidi.

22.2.2 Modelli di interazione: sistema tri-trofico

Sono stati proposti numerosi metodi per la rappresentazione di popolazioni in interazione multitrofica. Allo scopo dare una rappresentazione sintetica di un sistema tri-trofico, Gutierrez *et al.* (1994) fanno uso del contesto del ‘Supply-Demand’ per rappresentare le dinamiche in termini di biomassa per il livello trofico della pianta M_1 , del fitofago M_2 e del predatore M_3 per popolazioni non-strutturate

$$\begin{aligned} \frac{dM_1}{dt} &= M_1 \left\{ \theta_1 \left(1 - \exp\left(\frac{-\alpha_1 M_o}{D_1 M_1}\right) D_1 \right) - z_1 Q_1^{((T-\Gamma_1)/10)} \right\} - D_2 M_2 \left(1 - \exp\left(\frac{-\alpha_2 M_1}{D_2 M_2}\right) \right) \\ \frac{dM_2}{dt} &= M_2 \left\{ \theta_2 \left(1 - \exp\left(\frac{-\alpha_2 M_1}{D_2 M_2}\right) D_2 \right) - z_2 Q_2^{((T-\Gamma_2)/10)} \right\} - D_3 M_3 \left(1 - \exp\left(\frac{-\alpha_3 M_3}{D_3 M_3}\right) \right) \\ \frac{dM_3}{dt} &= M_3 \left\{ \theta_3 \left(1 - \exp\left(\frac{-\alpha_3 M_3}{D_3 M_3}\right) D_3 \right) - z_3 Q_3^{((T-\Gamma_3)/10)} \right\} \end{aligned} \quad [4]$$

dove M_o = equivalenti in biomassa di radiazione incidente che raggiunge lo spazio di crescita della pianta; $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ = ‘apparency parameters’, ossia la proporzione di risorse disponibili per la pianta, gli erbivori e i predatori; θ_1 = proporzione di carboidrati convertiti in tessuto vegetale; θ_2, θ_3 = proporzione di biomassa proveniente dal livello trofico inferiore, ossia piante ed erbivori, convertiti in biomassa del livello trofico superiore, ossia erbivori e predatori; D_1, D_2, D_3 = tassi di demand per unità di peso per pianta, erbivoro e predatore; z_1, z_2, z_3 = respirazioni basali per piante, fitofagi e predatori; Q_1, Q_2, Q_3 = valori del Q_{10} della regola di van t’Hoff; $\Gamma_1, \Gamma_2, \Gamma_3$ = temperature base.

Ad ogni livello, nella metà di destra delle equazioni, è presente una differenza in cui il primo termine rappresenta la reazione numerica degli organismi di quel livello, ossia l’effettiva quantità di cibo assimilata; il secondo termine rappresenta invece la reazione funzionale degli organismi del livello superiore, reazione che si traduce in un effetto di attrito, ossia di mortalità e fitofagia o predazione, sullo sviluppo della popolazione di quel livello.

In questo lavoro, viene esclusa una modifica del modello per la considerazione di fattori che non siano la radiazione solare e la temperatura, tra le variabili che determinano l’accrescimento (Gutierrez *et al.* 1994). Inoltre, qui le popolazioni di insetti vengono indicate in numeri e non biomassa, come unità.

22.3 Modello per le piante

L'approccio demografico permette di considerare la pianta come un insieme di componenti strutturali dotate di proprie dinamiche demografiche e che interagiscono tra loro proprio come differenti popolazioni di una comunità ecologica (Harper e White 1974; Tamó e Baumgärtner 1993). In linea con la letteratura classica sulla modellizzazione delle piante (Penning de Vries e van Laar 1982) e con quanto osservato in campo, la pianta di *A. collina* viene suddivisa in 4 sotto-popolazioni in interazione: 1) foglie basali; 2) foglie del culmo; 3) culmi; 4) rizoma. Le esigenze e la crescita delle radici annuali vengono incluse nei calcoli a quelle delle popolazioni epigee, nell'ottica di una crescita di tipo allometrico.

La rappresentazione concettuale e sinottica della crescita e dello sviluppo della pianta viene di seguito presentata sotto forma di diagramma di flusso.

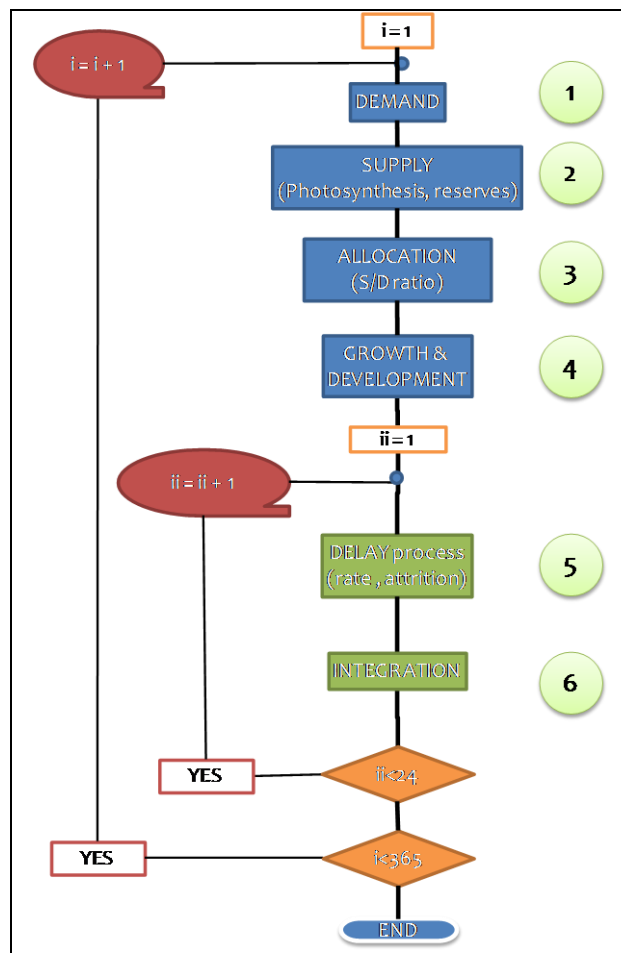


Fig.56 Algoritmo per il calcolo della popolazione pianta nel modello di-trofico finale.

Il diagramma rappresenta l'algoritmo per le procedure di calcolo effettuate con il supporto informatico del linguaggio di programmazione Pascal e del relativo compilatore (freeware: <http://www.bloodshed.net>).

Il programma consiste in diverse parti, ognuna rappresenta una procedura e corrisponde ai processi delineati nell'algoritmo.

Nel programma tuttavia sono presenti funzioni generali, che sono indipendenti da tali processi fisiologici e che sono state omesse dalla fig.1:

- la funzione 'coseno' viene usata per il calcolo delle temperature orarie e si basa sul metodo interpolatorio delle temperature minime e massime con la funzione coseno; per dettagli sulla sua struttura vedere (Bianchi *et al* 1990).
- la funzione 'fotoperiodo' serve per il calcolo del numero di ore di luce quotidiane nel corso dell'anno e si basa sul calcolo dell'inclinazione terrestre rispetto al Sole ed è quindi necessario fornire la latitudine del luogo per cui si vuole calcolare il fotoperiodo; per dettagli vedere: <http://www.gandraxa.com>.

Inoltre, l'input principale è costituito da un file con i valori meteorologici ricavati dal servizio regionale A.R.P.A. della Lombardia; le informazioni contenute riguardano:

- temperature massime e minime giornaliere (°C);
- radiazione solare globale giornaliera ($cal\ cm^{-2}$).

Il flusso totale svolge il ciclo completo per un numero di volte $i = 365$; quindi la frequenza di simulazione dei processi è quotidiana e in particolare i processi dal 1 al 4 avvengono una sola volta al giorno. I processi 5 e 6 invece fanno parte di un loop interno al giorno e quindi i calcoli vengono eseguiti per un numero di volte $ii = 24$, considerata una frequenza adatta per la dinamica del sistema studiato.

22.3.1 Processo #1: demand

Il processo di accrescimento in peso dei vari componenti della pianta e di questa nel complesso, rappresenta la richiesta di cibo espressa dalle popolazioni.

Il tasso di accrescimento in funzione della temperatura è assunto di tipo lineare, oltre una temperatura limite inferiore (Tamó e Baumgärtner 1993, Gutierrez 1996).

Contestualmente, viene calcolata la respirazione, suddivisa nelle due componenti: 1) r_{main} , ossia respirazione di mantenimento e r_{growth} , ossia respirazione di accrescimento (Lövenstein *et al.* 1995).

Per ogni giorno, viene quindi calcolato anche il demand totale espresso dalla pianta nel suo complesso come sommatoria dei demand di ogni popolazione (Tamó e Baumgärtner 1993).

22.3.2 Processo #2: supply

L'offerta di cibo per una pianta é data soprattutto dalla fotosintesi, ma a inizio stagione le riserve di carboidrati, accumulate nell'apposito organo ipogeo, sono fondamentali per la ripresa vegetativa primaverile con la produzione delle prime foglie.

Pertanto, si é provveduto a calcolare il deficit tra domanda e supply della pianta e a compensarlo tramite la mobilitazione delle riserve. La soddisfazione del demand é perciò avvenuta sia ad inizio stagione, quando l'apparato fotosintetizzante non era ancora sufficiente, sia nel corso della stagione in momenti di sotto-produzione, determinati ad esempio da periodi freddi o con scarso irraggiamento.

Il processo di produzione primaria di carboidrati, ossia la fotosintesi, é stato calcolato come reazione funzionale tra la popolazione 'predatrice' delle foglie e la 'preda-risorsa' rappresentata dalla radiazione solare (Tamó e Baumgärtner 1993, Gutierrez *et al.* 1994). In dettaglio, la reazione risulta affascinante in quanto l'effettiva quantità di risorsa messa a disposizione, ossia la luce convertita in carboidrati (vedi oltre) é modulata dalla capacità della pianta di intercettarla ossia da un 'apparency parameter' α_i (eq.4) che viene descritto dalla legge di Beer (Tamó e Baumgärtner 1993, Gutierrez *et al.* 1994), secondo cui l'intercettazione della luce é una funzione dell'indice di area fogliare. La quantità di luce catturata e trasformata in prodotto per il sistema di popolazioni della pianta, ossia il supply é quindi calcolato sulla base del demand totale espresso dalla pianta stessa.

La fotosintesi é stata quindi calcolata in funzione di determinate variabili, quali:

- radiazione solare ($cal\ cm^{-2}\ day^{-1}$), ottenuta dai report delle stazioni meteorologiche limitrofe al luogo di rilevamento dei dati sulla pianta, ossia dalla capannina meteorologica posta a Sondrio (A.R.P.A. Lombardia);
- superficie fogliare (m^2), per la quale si é assunta una crescita esponenziale nel corso della stagione, sino al raggiungimento di una dimensione massima osservata e consistente nell'area del sesto d'impianto della coltura;
- fattore di conversione ($cal\ m^{-2}\ day^{-1}$), che permette il calcolo della produzione di carboidrati in funzione della radiazione netta che raggiunge la coltura e della superficie fotosintetizzante.

22.3.3 Processo #3: Allocation

L'allocazione é determinata dalla quantità di demand soddisfatto dal supply.

Il bilancio supply-demand calcolati determina quindi un coefficiente s/d per il calcolo della crescita effettiva realizzata. Il coefficiente s/d tiene conto della produzione al netto della respirazione complessiva, quindi é calcolato sulla base di una produzione 'nettá.

In questa operazione, si é data prioritá ai processi di crescita delle popolazioni 1, le foglie basali, 2, le foglie del culmo, e 3, i culmi; il rapporto per la crescita della popolazione 4, il rizoma, é stato ottenuto a partire da una produzione 'secondariá' ossia al netto di quella richiesta quotidianamente dalle prime tre popolazioni. In questo modo si é cercato di dare

importanza al tentativo primario della pianta, ossia quello della riproduzione e si sono pertanto 'favorite' le popolazioni produttive.

22.3.4 *Processo #4: growth and development*

La crescita realizzata é determinata, come appena detto, innanzitutto dal coefficiente s/d e viene calcolata sulla base del rapporto lineare di crescita rispetto alla temperatura (Tamó e Baumgärtner 1993, Gutierrez 1996). Il processo rappresenta l'allocazione effettiva dei fotosintetati acquisiti mediante la reazione funzionale della fotosintesi e viene indicata nel programma come attrito negativo, per il quale vale la locuzione latina '*duplex negatio affirmat*'.

La regolazione dell'ingresso nella fase di riproduzione e quindi del processo di crescita delle sub-popolazioni relative é avvenuto sulla base del fotoperiodo e si é assunto come valore critico un numero di ore di luce pari a circa 14.

Nel processo di crescita della popolazione 4, il rizoma, é stata considerata ovviamente la mobilitazione delle riserve per sopperire al deficit di produzione fotosintetica, come calcolato nella procedura reattiva; la mobilitazione ha semplicemente pesato negativamente sulla crescita di questo organo.

Invece, é stato positivo l'effetto dell'afflusso calcolato di materia verso la biomassa del rizoma dalle porzioni epigee in fase di senescenza; infatti, in post-fioritura le popolazioni foglie del culmo e culmi sono state decurtate di una certa proporzione di biomassa, destinata alle riserve e alle foglie basali in accrescimento sino alla conclusione della stagione.

La durata di sviluppo, o '*development*', é l'inverso del tasso di sviluppo che viene calcolato in seguito alla regola dei tassi nel modello dei gradi giorno, nell'assunzione di linearità nel rapporto tra sviluppo e temperatura (Gilbert 1976, Tamó e Baumgärtner 1993, Gutierrez 1996).

I processi, rapporti e funzioni illustrati fino a questo punto vengono calcolati una volta al giorno, ogni giorno per $i = 365$ volte.

I processi che seguono si calcolano invece per $ii = 24$ volte ogni giorno, ossia una volta ogni ora.

22.3.5 *Processo #5: delay process*

Lo sviluppo delle singole popolazioni é inteso come il processo di 'invecchiamento', che si aggiunge a quello della 'crescita ponderale', nel quadro generale della descrizione della dinamica di popolazione.

La popolazione viene considerata strutturata per età, composta da coorti di individui che entrano in un processo di sviluppo a ritardo distribuito costituito da k sotto-stadi consecutivi, ognuno caratterizzato da un tasso di mortalità intrinseca, da una durata media e da un

fattore di stocasticità dipendente dal rapporto tra varianza e media di durata di sviluppo della coorte (eq.1). Ogni sotto-popolazione percorre questo processo in modo indipendente, ma la quantità di individui che entrano in tale processo dipende dal rapporto s/d , come specificato relativamente al processo di crescita.

22.3.6 Processo #6: integration

La denominazione ‘processo’ non é esattamente corretta, in quanto si tratta solo di un calcolo e non fa riferimento ad alcuna base fisiologica, ma viene usata comunque per coerenza espositiva. L’integrazione consiste essenzialmente nella somma della biomassa vegetale che ‘escono’ dal processo di sviluppo, ossia che completano i vari sotto-stadi e costituiscono la base numerica su cui vengono calcolati i vari processi di respirazione, demand, fotosintesi, crescita ed ancora sviluppo.

22.4 Modello per i fitofagi

La popolazione di afidi *M. millefolii* viene considerata nel sistema tri-trofico come un ulteriore componente competitivo per la risorsa rappresentata dalla linfa vegetale. La specie é infatti fitofaga – floemomizia, nutrendosi direttamente dai vasi linfatici della pianta con il proprio apparato boccale pungente-succhiante e viene pertanto classificata come ‘supply-side pest’, ossia fitofago che incide sulla produzione piú che sulla domanda espressa dalla pianta, come ad esempio fanno i fitofagi carpofagi o antofagi (Gutierrez 1999, in Huffacker e Gutierrez 1999).

Inoltre, viene fatta un’importante assunzione circa gli stadi di sviluppo degli afidi: le forme preimmaginali vengono riunite in un’unica classe indicata come ‘giovani’ e il loro sviluppo viene trattato indistintamente come il passaggio attraverso $k_y = 41$ sotto-stadi specifici giovanili al cui termine gli individui sono adulti e percorrono $k_a = 9$ sotto-stadi specifici per completare la loro vita.

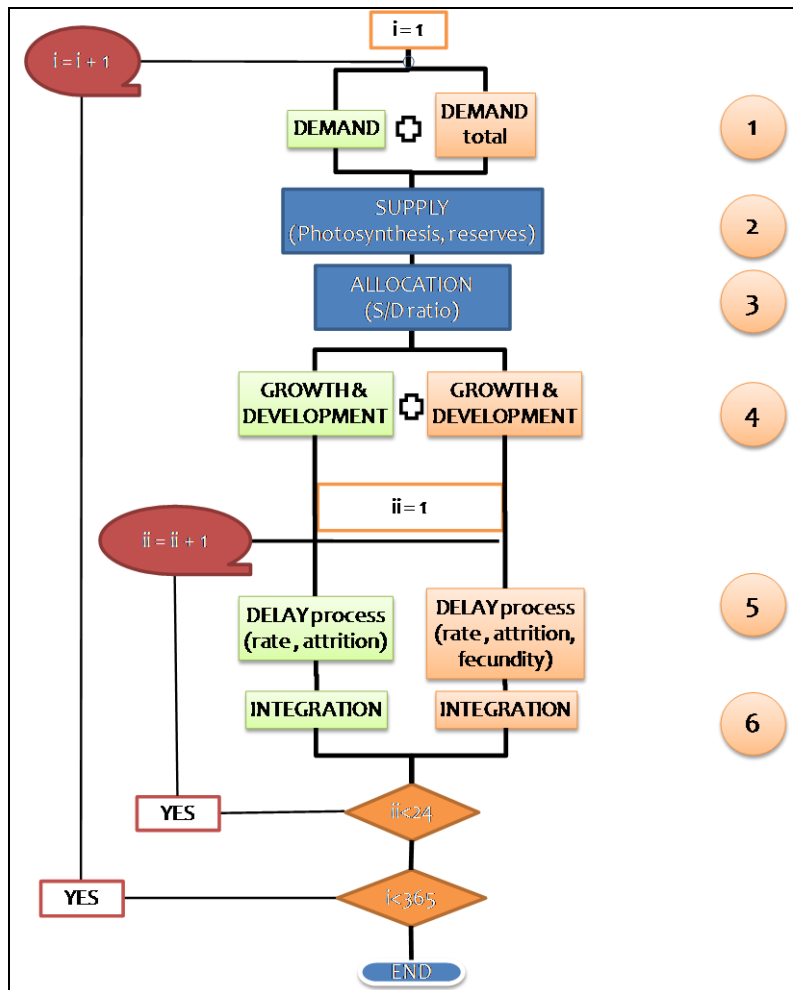


Fig.57 Algoritmo per il calcolo della popolazione di afidi nel modello di-trofico finale.

Anche in questo caso il diagramma rappresenta l’algoritmo per le procedure di calcolo; come si può notare, la popolazione di afidi si aggiunge al diagramma della pianta a formare un unico algoritmo, in quanto il programma risultante é unico e le popolazioni dei diversi livelli vengono gestite in modo integrato.

Il programma possiede le stesse caratteristiche evidenziate nel paragrafo precedente e pertanto consiste in diverse procedure, corrispondenti ai processi evidenziati nell’algoritmo.

Il calcolo delle funzioni ‘coseno’ e *fotoperiodo*’, le informazioni di input, la durata e frequenza dei calcoli sono le stesse e sono state descritte nel pragrafo precedente; si omette quindi di ripetere una loro descrizione.

22.4.1 Processo #1: demand

Come si nota, a livello del processo ‘demand’ é presente un loop che calcola su base oraria e per ogni sotto-stadio di sviluppo il demand espresso dai giovani ($k_y = 41$) e dagli adulti ($k_a = 9$) separatamente. L’introduzione di questo ulteriore loop si é reso necessario

per un piú accurato calcolo dell'incremento di peso degli individui, per il quale si é assunto un andamento esponenziale nel tempo (Hilbert 1995); l'informazione, per ogni time-step e per ogni sotto-stadio, sul peso raggiunto dagli adulti é stata fondamentale per assolvere alle condizioni dettate dal modello di Hilbert (1995) e per calcolare il demand specifico. Contestualmente é stata calcolata anche la respirazione secondo il modello di Van't Hoff; per maggiori dettagli sui parametri usati vedere Holst e Ruggle (1997).

Successivamente, con frequenza giornaliera, dai due demand viene sottratta la quantità di cibo escreta e dalla loro somma viene calcolato il demand complessivo espresso dalla popolazione di afidi.

22.4.2 *Processo #2: supply*

É interessante notare che la richiesta di cibo da parte degli afidi 'pesa' sulle risorse messe a disposizione dalla pianta mediante il processo di fotosintesi prima descritto. La popolazione di fitofagi diventa pertanto un ulteriore componente competitivo che si aggiunge alle sotto-popolazioni della pianta, con priorità.

Da questa relazione traspare evidente l'elevato grado di interazione dei componenti del sistema e l'integrazione del modello.

22.4.3 *Processo #3: Allocation*

L'allocazione é determinata dalla quantità di demand soddisfatto dal supply.

Il rapporto supply-demand e quindi il coefficiente s/d tiene conto della produzione al netto della respirazione complessiva, quindi é calcolato sulla base di una produzione 'netta'.

Rispetto alla popolazione delle piante, si é data priorità alla crescita della popolazione di afidi; successivamente, il coefficiente é stato ottenuto a partire da produzioni 'secondarie' ossia al netto di quella richiesta quotidianamente dalle popolazioni immediatamente superiori.

22.4.4 *Processo #4: growth and development*

Nel caso degli afidi, i processi di accrescimento ponderale e sviluppo in relazione alle risorse disponibili, possono essere trattati contemporaneamente grazie al modello di Hilbert (1995) (eq.2); vedi il cap.3 per maggiori dettagli sul contesto teorico del modello.

Pertanto, a questo livello il programma calcola il consumo degli afidi (Hilbert 1995) rispetto ad un consumo massimo osservato c_{max} , introdotto come parametro che controlla l'ampiezza della curva; la durata di sviluppo viene ottenuta come l'inverso del tasso di sviluppo, ottenuto con il modello esteso di Hilbert (1995) (eq.2). I calcoli vengono eseguiti in modo separato per i giovani e per gli adulti.

La crescita degli adulti viene regolata dalla respirazione, che incide in modo proporzionale sia sulla crescita sia sulla riproduzione.

La sopravvivenza degli afidi viene calcolata sulla base dei componenti dell'eq.2 e viene espressa in relazione ad una sopravvivenza massima s_{max} (Limonta *et al.* 2009) (eq.3).

22.4.5 Processo #5: delay process

L'eq.1 per il calcolo dei tassi di trasferimento nel processo di sviluppo a ritardo distribuito per singole popolazioni, é stata adottata anche per le coorti di afidi; queste entrano nel processo ad un momento prestabilito, scelto sulla base delle osservazioni in campo ed espresso come somma termica calcolata oltre una temperatura minima di sviluppo ottenuta empiricamente.

Oltre alla prima coorte della stagione, le successive sono frutto della riproduzione degli adulti; questa viene calcolata sulla base del contesto del metabolic pool e in particolare come porzione del cibo acquisito degli adulti e allocata verso il processo riproduttivo. La respirazione viene fatta incidere sulla riproduzione in senso negativo, in modo proporzionale e ripartito tra la crescita e la riproduzione.

Nel processo di delay viene incluso anche il polimorfismo, caratteristica fondamentale della popolazione che incide in modo determinante sulle dinamiche temporali e nell'interazione con la pianta. La presenza di afidi viene calcolata come proporzione di quelli presenti e tale rapporto viene legato al coefficiente s/d relativo alle popolazioni della pianta; pertanto, verrà prodotto un certo numero di individui alati, che abbandoneranno la colonia, in modo inversamente proporzionale alla quantità di linfa disponibile per le popolazioni della pianta. In tal modo la quota di alati non é direttamente legata a fattori interni alla popolazione, ma a quelli esterni ed in particolare alla disponibilità di cibo, caratteristica dall'elevato valore esplicativo e dotata di una certa eleganza espositiva.

22.4.6 Processo #6: integration

In questa fase viene effettuato il calcolo degli individui che effettivamente sono presenti lungo nel flusso dei sotto-stadi e che determinano la densità di popolazione strutturata per età e per morfologia (polimorfismo).

22.5 Modello per i predatori

In modo coerente con l'approccio demografico e di sistema scelto e seguito per la trattazione delle due popolazioni in interazione trofica, pianta e afidi, si aggiunge ora anche la popolazione del terzo livello, i predatori, rappresentati dalla specie *C. septempunctata*.

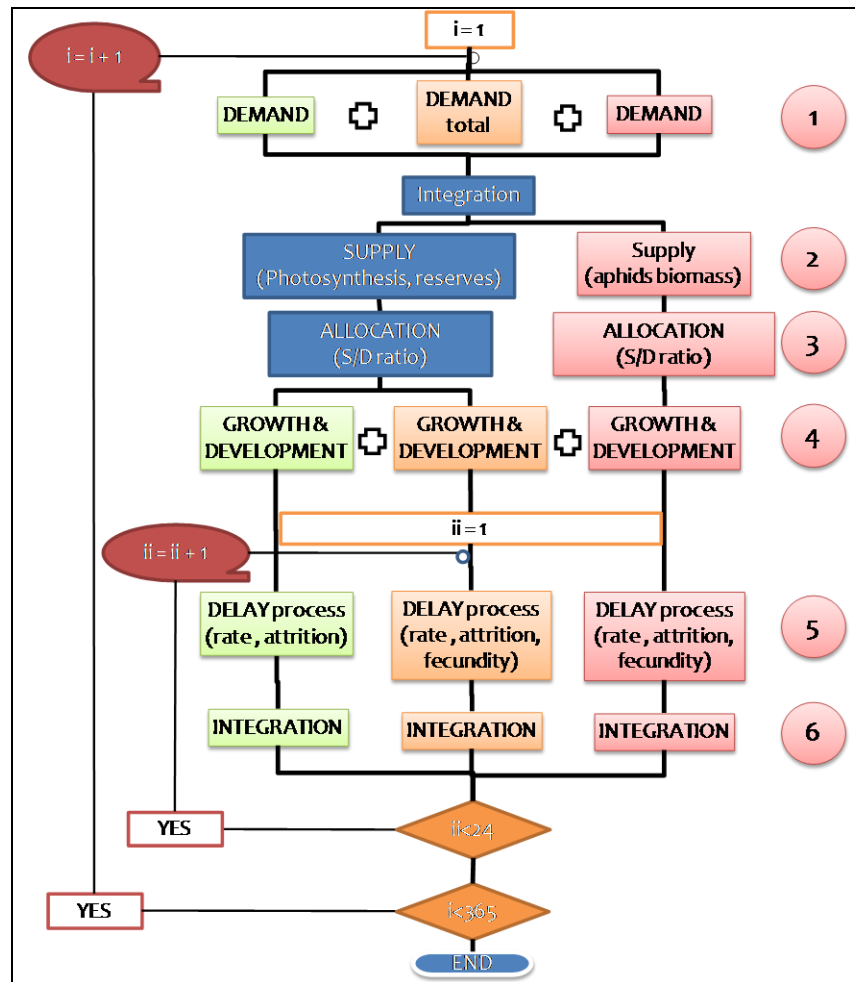


Fig.58 Algoritmo per il calcolo della popolazione dei predatori nel modello di-trofico finale

Il diagramma illustra in modo chiaro che l'inserimento di un'ulteriore popolazione complica e arricchisce il sistema di nuovi rapporti e nuove interazioni, che si esplicano peraltro in modo solidale con quelle già presenti. Infatti i processi relativi alla popolazione dei predatori sono i medesimi di quelli delle altre due popolazioni e vengono trattati in modo simile a quanto fatto per gli afidi, considerati anch'essi 'predatori' di linfa. Infatti, ancora una volta la descrizione della crescita e dello sviluppo della popolazione e la descrizione dell'interazione tra popolazioni viene fatta adottando i principi, e i modelli contemplati dalla teoria metabolica e nell'approccio supply-demand, in linea con il quadro generale tracciato dalla Teoria Metabolica dell'Ecologia (Brown *et al.* 2004).

Tuttavia, concettualmente il diagramma di flusso (fig.3) rappresenta in modo completo il sistema tri-trofico, ma non é stato ancora sviluppato del tutto l'algoritmo per la simulazione della popolazione dei predatori.

Ciò nonostante, il programma risulta impostato e pronto per il passo successivo poiché i processi per i predatori sono noti e sono stati presentati, per scopi diversi, nel capitolo precedente di questa ricerca.

23. Risultati

Vengono riportati i risultati delle simulazioni eseguite con il programma che descrive il sistema di-trofico *A. collina* – *M. millefolii*, ossia pianta e afidi di campo.

Diversamente da quanto ricercato con l'applicazione di modelli descrittivi o limitati ad un solo processo, in questo caso l'obiettivo é quello di descrivere l'andamento generale del fenomeno complesso osservato, ossia ottenere una 'pattern prediction' piuttosto che un 'fitting' dei dati.

Un sistema naturale, come già sottolineato più volte nel corso della trattazione, risulta altamente complesso e la riduzione nelle sue componenti fondamentali ne permette lo studio volto ad aumentare la conoscenza su di esse e sui rapporti esistenti ('forma' e 'funzione'). In questa visione, la simulazione del complesso sistema in toto consente di descrivere l'andamento generale delle dinamiche del sistema, ma non può essere così dettagliata da ottenere un fitting perfetto dei dati.

23.1 Livello 1: *A. collina*

Il modello di-trofico, nella sua componente vegetale, é stato eseguito con un determinato set di parametri che vengono di seguito riportati nell'ordine in cui appaiono nell'algoritmo del programma. L'ultima colonna esplicita l'origine del dato.

Tab.10 Tabella dei valori dei principali parametri usati nel modello per la pianta. Nell'ultima colonna sono indicate l'origine del valore secondo le seguente legenda: a=bibliografia, b=osservazione di campo, c=osservazione calibrata, d=calibrazione. I dati riportati si riferiscono per pianta.

Parametro			
Descrizione	Simbolo	Valore	Origine
numero di sotto-stadi	k	50	c
limite termico inferiore	T_o	3.5	a
peso iniziale foglie basali	$w_o[1]$	0.93 g	c
peso iniziale foglie del culmo	$w_o[2]$	1.8 g	b
peso iniziale culmi	$w_o[3]$	1.6 g	b
peso iniziale rizoma	$w_o[4]$	20 g	c
tasso di crescita foglie basali	$dgrowth[1]$	0.006	c
tasso di crescita foglie culmo	$dgrowth[2]$	0.014	c
tasso di crescita culmi	$dgrowth[3]$	0.018	c
tasso di crescita rizoma	$dgrowth[4]$	0.004	c
superficie fogliare massima	sup_{max}	0.04 m ²	b

riserve disponibili	<i>risdisp</i>	30% biomassa	d
durata delle foglie basali [gg]	<i>DD[1]</i>	rizoma	c
durata delle foglie culmo [gg]	<i>DD[2]</i>	1600	c
durata dei culmi [gg]	<i>DD[3]</i>	1500	c
durata dei rizoma [gg]	<i>DD[4]</i>	2000	c
proporzione foglie culmo che entrano nelle riserve	<i>sene[2]</i>	3000	d
proporzione culmi che entrano nelle riserve	<i>sene[3]</i>	1% biomassa	d

I risultati delle simulazioni vengono di seguito riportati. Innanzitutto, confrontato con i valori osservati si presenta l'andamento simulato della pianta nel corso della stagione e suddiviso nelle sue componenti foglie basali (A), foglie del culmo (B), culmi (C) e rizoma (D).

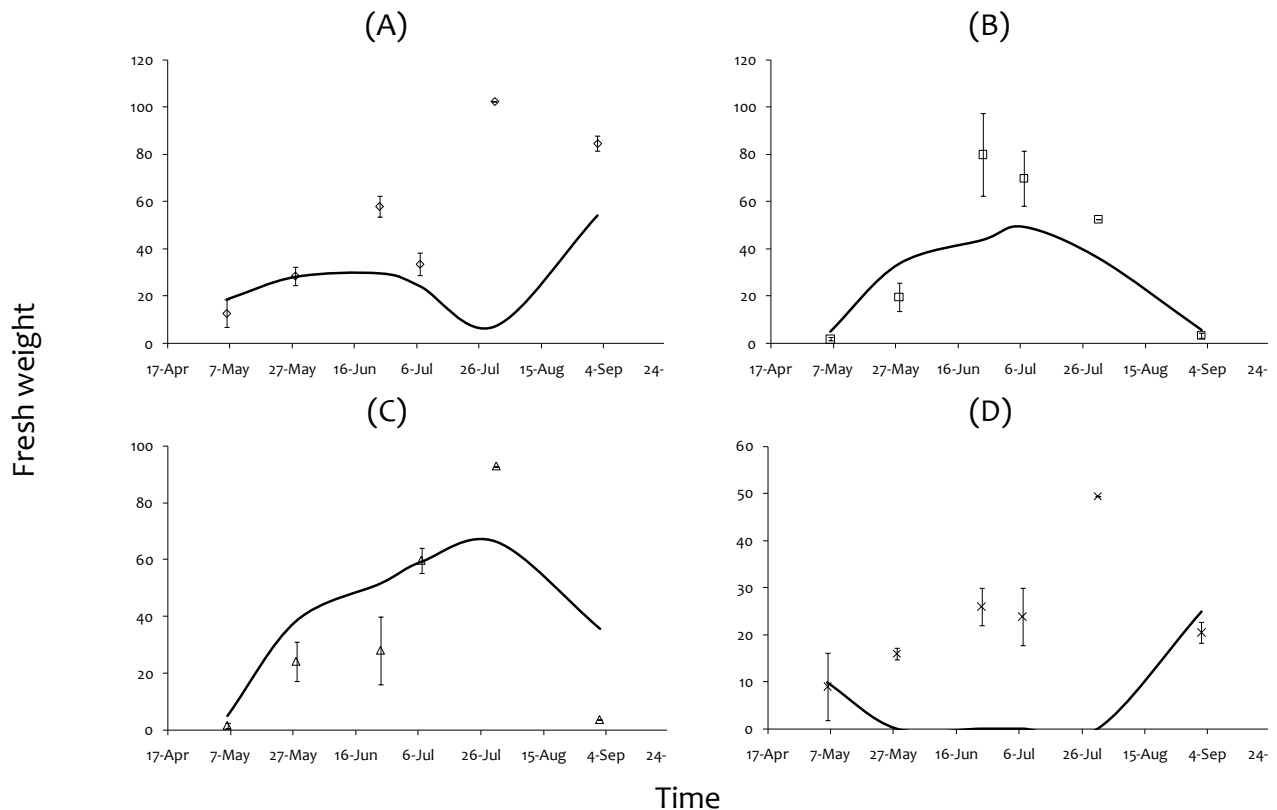


Fig.59 Applicazione del modello meccanicistico per le dinamiche del sistema tritrofico: andamento temporale della popolazione pianta espresso in termini di peso di biomassa fresca delle quattro sotto-popolazioni che compongono la popolazione pianta. Le linee rappresentano l'andamento calcolato (algoritmo in fig.1), mentre i punti rappresentano i valori medi osservati \pm SE.

Si nota come in generale l'andamento simulato della biomassa fresca delle sotto-popolazioni della pianta rispecchi quello osservato. Nonostante il fitting dei punti non avvenga sempre in modo perfetto, il risultato delle simulazioni può ritenersi soddisfacente in quanto il pattern viene rispettato. Infatti, in questa fase l'obiettivo è stato quello di raggiungere una soddisfacente descrizione del pattern.

Per quanto riguarda la sotto-popolazione rizoma, nel modello questo organo è stato usato come luogo di accumulo delle riserve per i momenti di necessità, come ad inizio stagione o nei casi di deficit di fotosintetati. Infatti si può notare come l'andamento indichi uno 'svuotamento' del rizoma che non riesce a crescere nella stagione, quando la priorità è data all'apparato epigeo e alle radici annuali; solo a fine stagione si nota l'incremento del suo peso, in seguito alla traslocazione di materia proveniente dalle popolazioni in senescenza.

La mancata corrispondenza col pattern descritto dai dati prelevati in campo può essere dovuta alla difficoltà di distinguere e separare materialmente il rizoma dall'apparato radicale annuale e da altre eventuali parti estranee, come terra e sassi, incorporate dall'organo nel corso del suo accrescimento.

23.2 Livello 2: *M. millefolii*

Si propongono quindi i risultati delle simulazioni circa i processi principali, ossia durata di sviluppo e sopravvivenza preimmaginale, riproduzione totale per capita e tasso di senescenza degli adulti, dinamica temporale della popolazione di afidi *M. millefolii*, confrontati con i dati osservati.

Come in precedenza, si presenta innanzitutto una tabella comprensiva dei valori dei principali parametri inseriti nel modello.

Tab.11 Tabella dei valori dei principali parametri usati nel modello per gli afidi. Nell'ultima colonna sono indicate l'origine del valore secondo: a=bibliografia, a*=bibliografia modificata secondo calibrazione, b=osservazione di campo, c=osservazione calibrata, d=calibrazione. I dati si riferiscono per singolo afide e per pianta.

Parametro Descrizione	Simbolo	Valore	Origine
numero di sotto-stadi giovanili	k_y	41	b
numero di sotto-stadi adulti	k_a	9	b
limite termico inferiore	T_o	4.6	b
limite termico superiore	T_u	30.4	b
peso iniziale afide	$w_o[5]$	$1E^{-5}$ g	a
peso finale afide	$w_f[5]$	$4E^{-3}$ g	b
proporzione di cibo escreto	β	0.2	a*

consumo massimo giovani	C_{maxy}	1.96 g g ⁻¹ d ⁻¹	a*
consumo massimo adulti	C_{maxa}	0.22 g g ⁻¹ d ⁻¹	a*
proporzione respirazione, ripartita tra crescita e riproduzione	$prop$	0.05	c
tasso di crescita peso giovani	$winc_y$	0.146	b
tasso di crescita peso adulti	$winc_a$	-0.0248	c
parametri dell'equazione di BETA per il consumo	κ	1.74E ⁻⁵	b
	λ	2.84	b
	γ	1.21	b
'apparency parameter' numero individui nella coorte ad inizio stagione	α	0.9	d
	$vin[5]$	1	b

23.2.1 Sviluppo preimmaginale e sopravvivenza di coorti, con risorse non-limitanti

L'obiettivo assunto per le simulazioni del modello, riguardano la riproduzione dell'andamento, ossia una 'pattern prediction' piuttosto che un fitting dei dati osservati. Per evidenziare la differenza di queste procedure, i grafici riportati sono completi dei dati osservati, dei dati calcolati con modelli descrittivi per il fitting e dei dati calcolati per la simulazione finale del pattern.

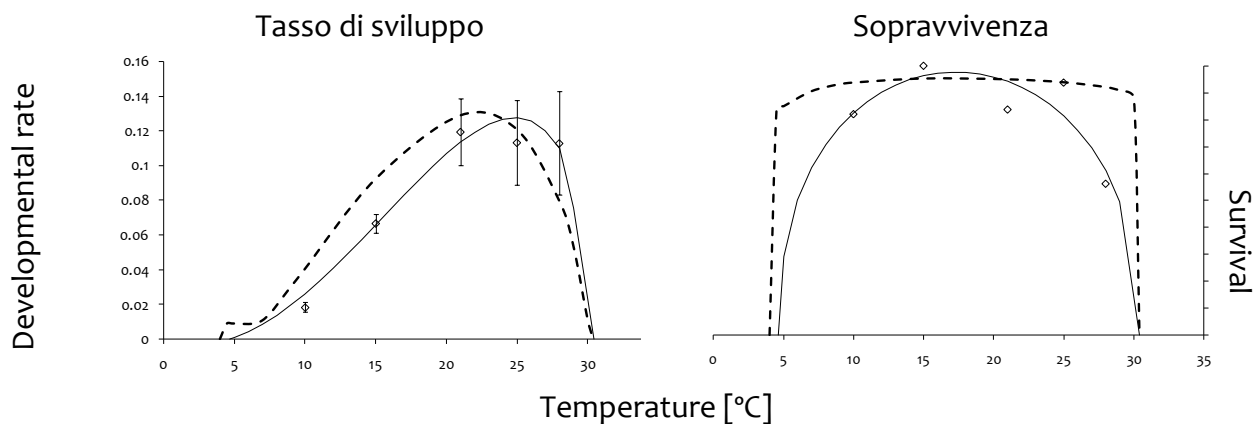


Fig.60 Applicazione del modello meccanicistico per le dinamiche del sistema tritrofico: andamento del tasso di sviluppo e della sopravvivenza preimmaginali di *M. millefolii* in relazione alla temperatura. I punti rappresentano le medie (\pm ES) osservate, le linee continue sono i dati calcolati con l'eq.2 per il tasso di sviluppo e l'eq.3 per la sopravvivenza preimmaginali (cap.2), le linee tratteggiate rappresentano invece le simulazioni ottenute col modello finale costruito secondo l'algoritmo della fig.2.

Il modello di simulazione descrive in modo adeguato l'andamento dei due processi di sviluppo e sopravvivenza per gli stadi preimmaginali di *M. millefolii*. La crescita degli afidi é simulata in condizioni di cibo non-limitante, ossia hanno a loro disposizione tutta la linfa vegetale della pianta di cui hanno bisogno.

Il confronto tra le curve ottenute con i modelli descrittivi e quelle ottenute con i modelli di simulazione permette di cogliere la differenza nei significati di 'curve-fitting' e 'pattern-prediction': la linea continua, calcolata con modelli descrittivi, riesce a passare molto vicino ai dati osservati, mentre la linea tratteggiata, dal modello di simulazione, descrive una superficie piú ampia, ma rispetta accuratamente l'andamento generale dei punti osservati.

23.2.2 Riproduzione e tasso di senescenza con risorse non-limitanti

Si riportano i due grafici circa la feconditá totale e il tasso di senescenza degli adulti di *M. millefolii*; i dati osservati sono confrontati con i dati calcolati con i modelli descrittivi e con quelli ottenuti dal modello di simulazione.

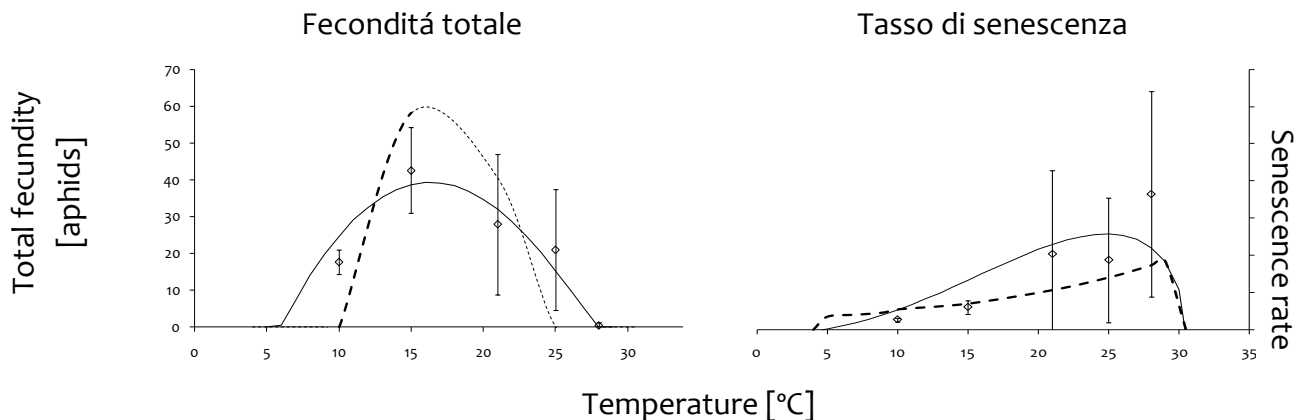


Fig.61 Applicazione del modello meccanicistico per le dinamiche del sistema tritrofico: andamento della riproduzione totale per capita e del tasso di senescenza di *M. millefolii* in relazione alla temperatura. I punti rappresentano le medie (\pm ES) osservate, le linee continue sono i dati calcolati con le eq.6 per la riproduzione e eq.7 per il tasso di senescenza (cap.2), le linee tratteggiate rappresentano invece le simulazioni ottenute col modello finale costruito secondo l'algoritmo della fig.2.

I modelli di simulazione descrivono in modo soddisfacente i dati osservati; la 'pattern-prediction' viene rispettata.

È interessante notare come la simulazione descriva un intervallo di temperature piú ristretto per la feconditá totale, rispetto alla corrispondente equazione (eq.6, cap.2).

I tassi di senescenza vanno a 0 ai limiti termici per la sopravvivenza e indicano perciò una durata teorica di vita infinita a questi estremi.

23.2.3 Dinamica temporale della popolazione di afidi con risorse limitate

Sulla base dei noti contesti teorici, peraltro già adottati per la modellizzazione della popolazione del primo livello, si espongono di seguito i risultati raggiunti per la dinamica temporale della popolazione di *M. millefolii* durante la stagione a Dazio nel 2008.

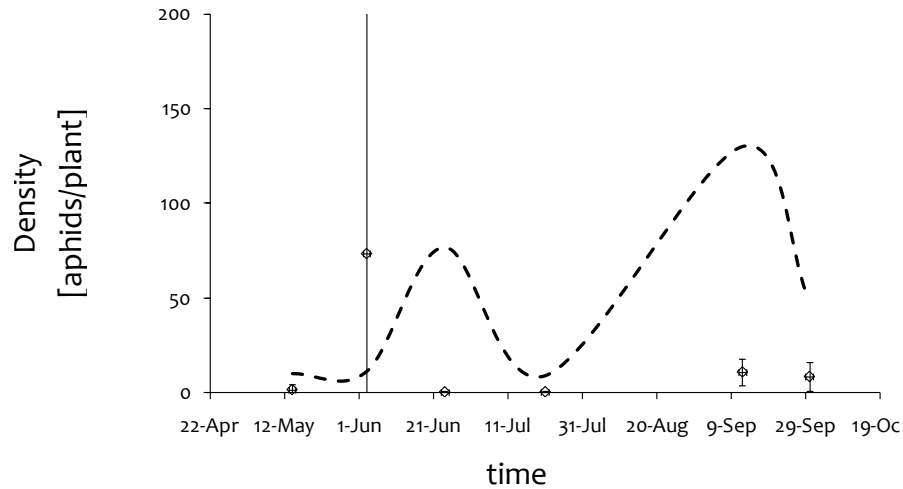


Fig.62 Applicazione del modello meccanicistico per le dinamiche del sistema tritrofico: andamento temporale della popolazione di afidi per pianta. La linea tratteggiata rappresenta l'andamento calcolato, mentre i punti rappresentano i valori medi osservati \pm SE. L'asse delle ordinate é interrotto per ottenere un'adeguata risoluzione grafica.

Ancora una volta, si può notare una generale concordanza tra l'andamento simulato e quello osservato; per le medesime ragioni espresse in precedenza, non si cerca il fitting dei dati, ma piuttosto una descrizione del pattern globale. Pertanto, si accettano le fluttuazioni simulate nella dinamica temporale della popolazione.

Proporzione di individui alati

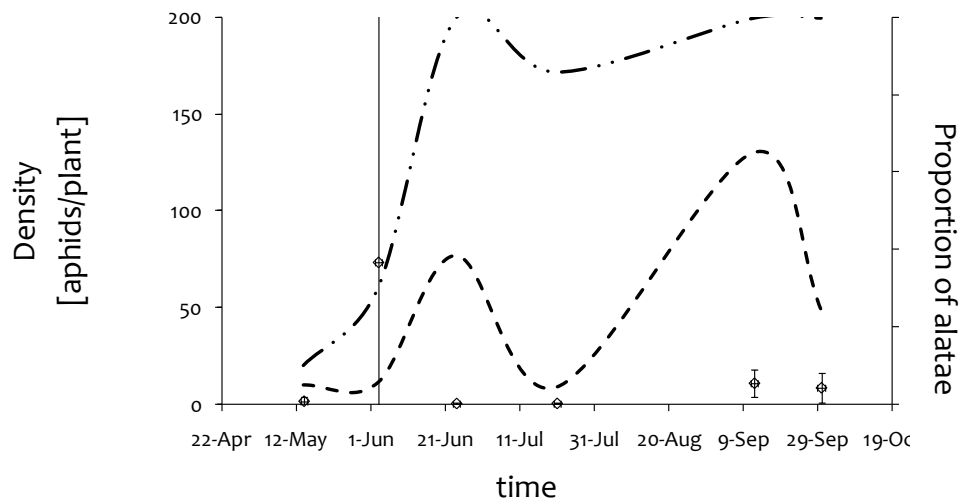


Fig.63 Applicazione del modello meccanicistico per le dinamiche del sistema tritrofico: andamento temporale della popolazione di afidi per pianta. I punti rappresentano i valori medi (\pm ES) osservati di densità di afidi, la linea tratteggiata continua rappresenta i dati calcolati, mentre la linea tratteggiata spezzata rappresenta la proporzione di individui alati nella popolazione di *M. millefolii* per pianta. L'asse delle ordinate è stato interrotto per offrire un'adeguata risoluzione della figura.

È molto interessante notare come con l'inclusione del polimorfismo, caratteristica fondamentale delle popolazioni di afidi ed in particolare con la considerazione dell'emigrazione degli individui alati si riesca a ottenere una descrizione accurata della fluttuazione osservata nel tempo. La densità degli afidi risulta legata alla produzione di alati nella dinamica temporale e questo conferma i risultati di Holst e Ruggle (1999).

Inoltre, è interessante notare che il legame tra la formazione degli afidi alati e la disponibilità di cibo per la pianta, espressa come coefficiente di allocazione s/d , risulti molto realistica; infatti gli alati vengono formati a fine stagione, quando l'olociclo si completa con la formazione delle forme sessuate alate.

Non è stato possibile la validazione di questa previsione per la mancanza di dati a riguardo, ma si dimostra plausibile (Blackmann e Eastop 1984).

Il modello attualmente è in fase di evoluzione, in quanto c'è l'intenzione di incrementare il livello esplicativo del modello aggiungendo componenti aggiuntivi utili per la descrizione accurata delle dinamiche osservate in campo.

Produzione di 'overwintering eggs'

Il modello ci ha fornito un interessante risultato aggiuntivo, in relazione alla produzione di alati sessuati a fine stagione. Infatti, la riproduzione di tali individui a fine stagione è stata intesa come produzione di uova svernanti.

Di seguito si fornisce la simulazione di questo evento.

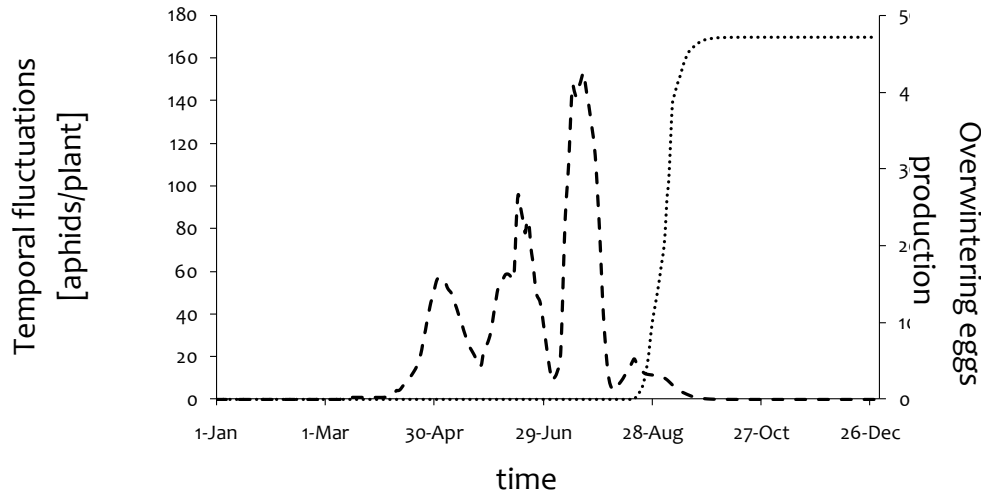


Fig.64 Applicazione del modello meccanicistico per le dinamiche del sistema tritrofico: andamento temporale della popolazione di afidi in tutto l'anno e produzione di uova svernanti. La linea tratteggiata rappresenta la fluttuazione del numero di afidi per pianta, mentre la linea puntinata rappresenta la produzione di di uova svernanti nella popolazione di *M. millefolii* per pianta a fine stagione culturale.

La produzione di uova svernanti é stata calcolata sulla base di determinati assunti: a) la sex ratio nella popolazione a fine stagione e' di 1:1; b) la produzione di uova richiede una maggiore conversione del cibo consumato e risulta quindi piú costosa in termini energetici e di biomassa; c) non tutti gli individui sessuati prodotti finiscono per riprodursi, ma questo dipende dalla probabilità di incontro tra i due sessi.

In questo quadro teorico, il risultato é evidenziato nella fig.9, dove é chiaro che solo verso la fine della stagione, dopo agosto, sono prodotti progressivamente sempre piú individui sessuati. Questo risultato trova conferma con quanto osservato in campo e sará oggetto di validazione futura.

La produzione di uova viene rappresentata in modo piú che soddisfacente come un processo legato alla fisiologia basale dell'insetto e come tale si evidenzia la sua dipendenza dall'ospite vegetale e dalla temperatura con la formazione di un plateau, ossia l'interruzione dell'ovideposizione in relazione alla senescenza della pianta e al calo delle temperature autunno-vernine.

23.3 Livello 1 e 2: *A. collina* e *M. millefolii*

Infine, si presentano di seguito i risultati delle simulazioni del sistema di-trofico, in cui le due popolazioni vengono trattate contemporaneamente e sulla base dei rapporti trofici evidenziati in precedenza.

Le simulazioni si riferiscono alle popolazioni di piante ed afidi di Dazio, nel corso di tutto l'anno 2008. La pianta e' stata suddivisa nelle sue sub-popolazioni: A) foglie basali; B) foglie del culmo; C) culmi; D) rizoma.

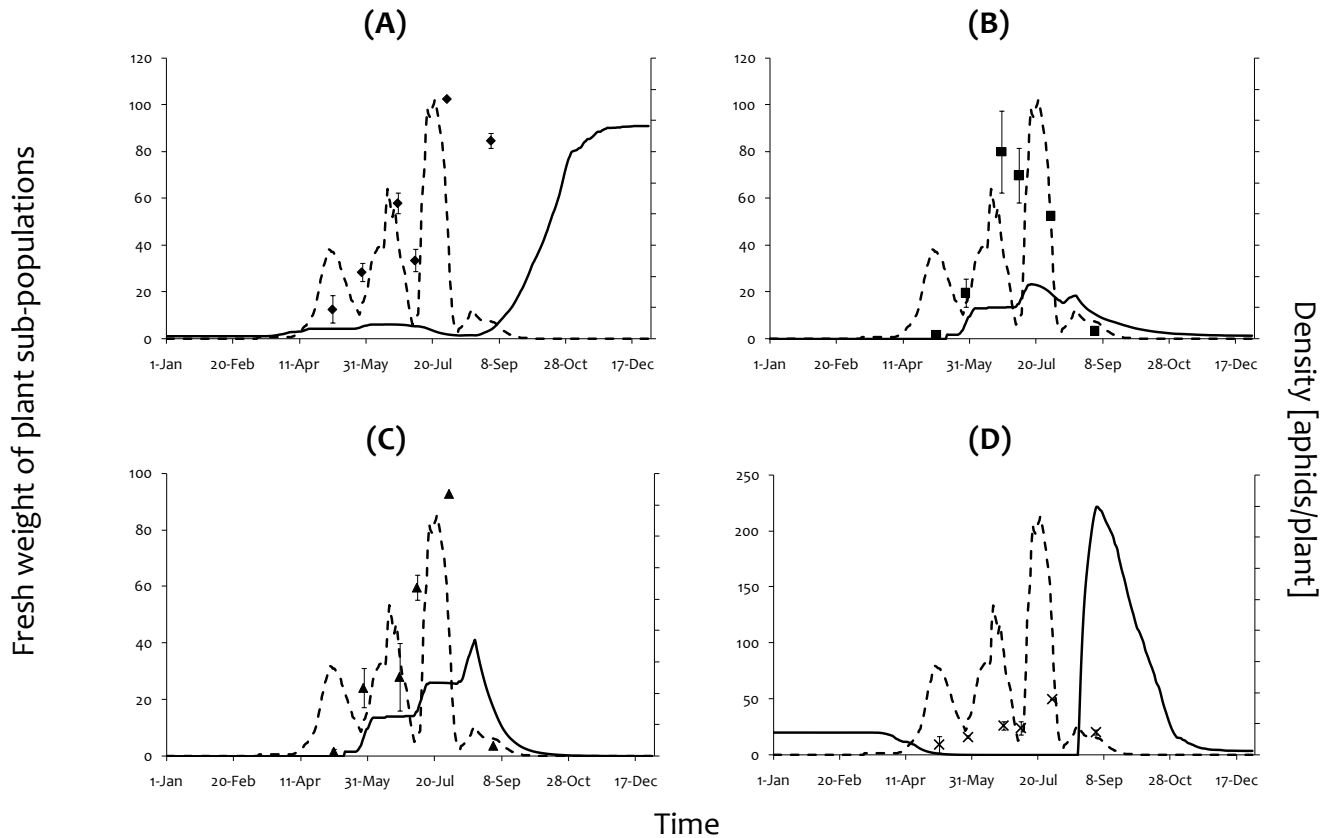


Fig.65 Applicazione del modello meccanicistico per le dinamiche del sistema ditrofico: andamento temporale della popolazione di afidi e delle sub-popolazioni della pianta in tutto l'anno. I punti rappresentano i valori medi (\pm ES) osservati dei pesi freschi dei vari organi vegetali (A, B, C, D), la linea continua rappresenta i valori dei pesi simulati, mentre la linea tratteggiata rappresenta la fluttuazione del numero di afidi per pianta.

Innanzitutto si nota che le sub-popolazioni della pianta raggiungono pesi freschi molto inferiori rispetto a quanto previsto (cfr fig.4); inoltre le densità degli afidi risultano molto alte. Queste sono infatti le conseguenze per non aver incluso nelle simulazioni la popolazione dei predatori che avrebbero contenuto notevolmente gli afidi, a cui sarebbe corrisposto un incremento dei pesi simulati degli organi vegetali.

In generale, si osserva una corrispondenza tra la presenza degli afidi e un ridotto sviluppo delle componenti foglie basali (A) e rizoma (D); l'effetto di contenimento degli afidi sulle popolazioni é osservabile, anche se in tono minore, nei confronti delle foglie del culmo (B) e verso i culmi (C) nel periodo di levata, prefioritura. Successivamente, l'effetto su queste due popolazioni sembra attenuarsi.

Queste relazioni rispecchiano il comportamento della popolazione di afidi che dimostra una netta preferenza verso tessuti teneri come quelli delle nuove foglie in accrescimento, basali o del culmo e verso le zone a maggiore intensita' di fotosintetati come la base dell'ombrella fiorifera.

Inoltre, le fluttuazioni degli elementi delle popolazioni del sistema rivelano l'elevato grado di interazione ed inter-dipendenza dei vari componenti. L'analisi di un tale sistema di popolazione si dimostra perciò un procedimento molto delicato e l'interpretazione delle simulazioni é tutt'altro che superficiale, andando a coinvolgere i processi base che regolano i fenomeni osservati.

1. Berryman AA, Gutierrez AP, 1999. Dynamics of insect predator-prey interactions. In: Ecological Entomology. Huffaker CB, Gutierrez AP. pp. 389-424. Wiley and Sons, Inc. New York.
2. BIANCHI G, BAUMGÄRTNER J, DELUCCHI V, RAHALIVAVOLOLONA N, 1990. A model for the population dynamic of *Maliarpha separata* Ragonot (Pyralidae, Phycitinae) in rice fields near Lac Alaotra, Madagascar. *Zeit. für Ang. Ent.* 110: 384-397.
3. Blackman RL, Eastop VF, 1984, Aphids on the world's crops, an identification guide. Wiley, New York.
4. Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
5. Curry G.L., Feldman R.M., 1987. *Mathematical Foundations of Population Dynamics*. Texas Engineering Experiment Station (TEES). The Texas A&M University System, Texas A&M University Press, College Station, TX, USA.
6. Di Cola G., Gilioli G., Baumgärtner J., 1999 - Mathematical models for age-structured population dynamics. In Huffaker C.B. and Gutierrez A.P. (eds): *Ecological Entomology*. 2nd ed. Wiley, New York, USA, pp. 503-534.
7. Getz WM, Gutierrez AP, 1982. A perspective on systems analysis in crop production and insect pest management. *Annu. Rev Entomol.* 27: 447-466.
8. Gilbert N, Gutierrez AP, Frazer BD, Jones RE, 1976. *Ecological relationships*. Freeman, Reading.
9. Gutierrez AP, 1996. *Applied population ecology: a supply-demand approach*. Wiley, New York.
10. Gutierrez AP, Baumgärtner JU, Summers CG, 1984. Multitrophic level models of predator prey energetics: III. A case study of an alfalfa ecosystem. *Can. Entomol.* 116: 950-963.
11. Gutierrez AP. Baumgärtner J, 2007. Modeling the dynamics of tritrophic population interactions. In: *Perspectives in ecological theory and integrated pest management*. Kogan M, Jepson P. University Press, Cambridge.
12. Harper JL, White J, 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 5: 419-463.
13. Harper JL, White J, 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 5: 419-463.
14. Hilbert DW, 1995. Growth-based approach to modeling the developmental rate of arthropods. *Environ. Entomol.* 24: 771-778.
15. Holst N, Ruggie P, 1997. A physiologically based model of pest-natural enemy interactions. *Exp. Appl. Acar.* 21: 325-341.
16. Hughes RD, Gilbert N, 1968. A model of an aphid population-a general statement. *J. Anim. Ecol.* 37: 553-563.

17. Leslie PH, 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
18. Limonta L, Morlacchi P, Baumgärtner J, 2009. Modello stocastico-biofisico per lo sviluppo di una coorte di larve di *Oulema duftschmidi* a temperature costanti. In: *Modelli per la difesa delle piante _ Monografie e Articoli Scientifici presentati alle Quarte Giornate di Studio su Metodi Numerici, Statistici e Informatici nella Difesa delle Colture Agrarie e Forestali: Ricerca e Applicazioni*. Severini M and Pesolillo S, Aracne, Viterbo.
19. Logan, J.A., D.J. Wollkind, S.C. Hoyt, and L.K. Tanigoshi. 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5: 1133-1140.
20. Lövenstein H, Lantinga EA, Rabbinge R, van Keulen H, 1995. Les principes de la theorie de l'ecologie de la production - Traduction d'un cours du département de la théorie de l'ecologie de la production de l'Université Agricole de Wageningen (TPE-LUW).
21. MANETSCH T. J., 1976 – Time-varying distributed delays and their use in aggregative models of large systems. *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.*, 6: 547-553.
22. Penning de Vries F, van Laar H, 1982. Simulation of plant growth and crop production. Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
23. Rowe AJ, 1963. Simulation: a decision-aiding tool. *A.I.I.E. Intern. Conf. Proc.*, New York.
24. Schwerdtfeger F. 1978. *Lehrbuch der Tierökologie*. Parey eds., Hamburg.
25. Severini M., Baumgärtner J., Limonta L. 2003. Parameter estimation for distributed delay based population models from laboratory data: egg hatching of *Oulema duftschmidi* (Redtenbacher) (Coleoptera, Chrysomelidae) as an example. *Ecological modelling* 167: 233-246.
26. Shannon RE, 1975. *Systems simulation: the art and science*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New York..
27. Sharpe P, DeMichele D, 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64: 649-670.
28. Tamó M, Baumgärtner J, 1993. Analysis of the cow-pea agro-ecosystem in West Africa. I. A demographic model for carbon acquisition and allocation in cowpea, *Vigna unguiculata* L. Walp. *Ecol. Mod.* 65: 95-121.
29. Vansickle J, 1977. Attrition in distributed delay models. *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.* 7: 635-638.
30. von Foerster H, 1959. Some remarks on changing populations. In: *The kinetics of cellular proliferation*. F. Stohlman Jr, pp. 382-407. Grune & Stratton, New York.

Considerazioni finali

I risultati ottenuti dimostrano l'adattabilità dell'approccio demografico per l'analisi del sistema trofico legato alla coltura di *A. collina* e per l'analisi dei sistemi ecologici in generale. L'adattabilità risiede fondamentalmente nella capacità del modello scaturito da tale approccio nel descrivere i pattern di crescita delle popolazioni, da sole e in interazione; ma anche dalla sensibilità dimostrata alle piccole variazioni nel sistema che si riflettono, nelle simulazioni, in modo a volte inaspettato su altri processi intimamente intrecciati del sistema.

Grazie all'adozione del realismo biologico e dell'approccio di simulazione del sistema, si è riusciti ad esprimere le caratteristiche biologiche ed ecologiche fondamentali che stanno alla base dello sviluppo, della crescita e dell'interazione tra gli organismi delle popolazioni trattate, in una forma matematica dotata di attributi tali da renderla principale strumento per la rappresentazione degli eventi naturali.

I risultati ottenuti sono da ritenersi molto soddisfacenti in quanto, oltre a quanto detto finora, risultano derivati dall'adozione di fondamenti teorici appartenenti a contesti generali come la Metabolic Theory of Ecology (Brown et al. 2004), entro cui si è deciso di seguire le linee dettate dal Metabolic Pool Model (Gutierrez e Baumgärtner 1984a,b), dal Q_{10} di Van't Hoff (Smith e Smith 2001) e dal Supply/Demand Approach (Gutierrez 1996).

In sostanza, la dinamica delle popolazioni in interazione sono state descritte sulla base di processi demografici e fisiologici ritenuti di primaria importanza proprio alla luce delle citate teorie. Quindi, grazie a strumenti modellistici coerenti, come il modello a base fisiologica di Hilbert (1995) per il tasso di sviluppo e per la sopravvivenza e il modello del Supply/demand di Gutierrez e Baumgärtner (Gutierrez 1996) per il consumo adottati in modo omogeneo per le due popolazioni in interazione, è stato possibile descrivere le fluttuazioni osservate in campo. Infatti, in conformità con l'originale modello di Lotka-Volterra, ma più vicino alle sue modificazioni più recenti (Holst and Ruggie 1997), le dinamiche demografiche del sistema di popolazioni interagenti sono state descritte ad ogni livello come risultanti da un processo di acquisizione delle risorse, ossia la reazione funzionale e di processi di assimilazione e allocazione delle risorse acquisite, ossia la reazione numerica.

La ricerca di dottorato si è evoluta attraverso momenti successivi e propedeutici di esplorazione dell'argomento affrontato; ogni fase ha rappresentato un tassello per la costruzione di un'impalcatura che racchiudesse una trattazione esaustiva dell'oggetto. Ogni capitolo esposto ha rappresentato uno di questi momenti e l'ultimo capitolo ha fornito il risultato globale, ottenuto grazie ai risultati dei precedenti capitoli.

Si seguito, in sintesi, vengono riportate le conclusioni e relative discussioni ottenute per ognuno dei quattro obiettivi proposti nell'Introduzione.

1. Conoscenza delle popolazioni dell'agro-ecosistema e sviluppo di un piano di campionamento

I campionamenti effettuati durante i primi due anni sono stati utili per la conoscenza di base della comunità entomocenotica legata alla coltura e quindi per la descrizione delle dinamiche spazio-temporali delle popolazioni di insetti ritenuti interessanti all'interno di tale comunità. In particolare si è presa in considerazione la popolazione di afidi della specie *M. millefolii* e di *A. spiraecola* poiché le più abbondanti sulla coltura.

La distribuzione spaziale della popolazione è stata analizzata con metodi di regressione lineare e si è così potuto calcolare l'Optimum Sample Size, per lo sviluppo di un piano di campionamento (Southwood 1978).

Il modello di Taylor (1961) ha descritto molto bene la distribuzione spaziale in campo delle specie *M. millefolii* e *A. spiraecola*; entrambe risultano distribuite in modo aggregato.

Partendo dal modello di Taylor, per entrambe le specie, è stato possibile calcolare l'OSS per un piano di campionamento enumerativo continuo (Karandinos 1976) e sequenziale (Green 1970). Ai fini della ricerca e della sperimentazione, bisogna ottenere dal piano di campionamento un numero di campioni tale da garantire la presenza di un basso numero di afidi per campione, accettando un livello di precisione medio-basso. Pertanto, si è potuto stabilire in circa 100 campioni per *M. millefolii* e circa 400 per *A. spiraecola* per un piano di campionamento enumerativo continuo, mentre in circa 20 e 20 rispettivamente, il numero di campioni ottimale per campo. I risultati ottenuti sono molto importanti nell'ottica di effettuare campionamenti efficienti ed efficaci, per i quali si potrà usufruire di uno strumento matematico.

2. Conoscenza dell'interazione top-down e bottom-up pianta-insetto

Top-down

Coorti di piantine di *A. collina* debitamente allevate, sono state infestate con quantità note di afidi della specie *M. millefolii* o *M. persicae*. Secondo un protocollo sperimentale testato, dopo determinati intervalli di tempo (giorni di infestazione) le piantine infestate sono state liberate dagli afidi e sottoposte ad analisi spettrofotometrica HPLC per l'individuazione di variazioni significative nei livelli di composti fenolici solubili, noti per il loro coinvolgimento nel metabolismo secondario di difesa della pianta.

L'analisi biochimica del tessuto vegetale di piantine infestate e piantine controllo non infestate, poste nelle medesime condizioni sperimentali, non ha rilevato un effetto evidente di induzione della pianta da parte di un attacco entomologico. Tuttavia, è evidente un contenuto di sostanze fenoliche solubili totali in costante incremento con la crescita della pianta ed è perciò presumibile che le piantine usate siano già naturalmente ricche di tali metaboliti, al punto che l'infestazione, nei tempi e nelle condizioni sperimentali adottate,

Considerazioni finali

non abbia costituito un fattore induttivo così rilevante per l'ospite vegetale da incrementare la propria produzione di tali sostanze in modo significativo. Tuttavia, la presenza di un attivo metabolismo secondario é stata accertata e rappresenta un aspetto focale della qualità dell'ospite vegetale su cui si sviluppa la popolazione di afidi, e da cui non si può prescindere. Un ulteriore fattore fondamentale é risultato essere l'età della pianta in quanto ad esso sembra essere correlata la concentrazione di composti fenolici solubili totali.

Bottom-up

La conoscenza dell'effetto della temperatura e delle sostanze secondarie sullo sviluppo dell'afide, e' stata approfondita studiando le performance di coorti di *M. millefolii* poste a temperature diverse e costanti. Lo studio delle performance si e' basato sulla costruzione e analisi delle tavole di sopravvivenza età-specifiche. Il confronto con le performance di un afide generalista, ossia *M. persicae*, posto sullo stesso ospite *A. collina* e posto su *Pisum sativum*, a temperature diverse, permette di ottenere informazioni circa l'effetto della pianta sulle performance dell'afide e di chiarire il peso del grado di specializzazione trofica (oligofagia vs polifagia).

L'andamento del tasso intrinseco di accrescimento, considerato il parametro sintetico rappresentativo delle performance degli afidi nei tre sistemi adottati (Birch 1948), risulta pressoché omogeneo tra questi. Il risultato quindi porterebbe al rigetto dell'ipotesi di un effetto specifico dell'ospite vegetale all'infestazione di afidi diversi. In realtà, i risultati conseguiti portano alla considerazione che organismi come gli insetti fitofagi reagiscono in modo differente a differenti qualità del cibo, così come all'eventuale presenza di sostanze tossiche nell'alimento. Le reazioni infatti, come accennato nel capitolo introduttivo, possono essere di: detossificazione enzimatica; escrezione; sequestrazione (Hopkins *et al.* 2009).

Gli esperimenti effettuati non ci permettono di approfondire questo argomento, ma si é effettuata una misurazione indiretta di un eventuale alterazione del metabolismo dei fitofagi, come ad esempio un incremento dell'attività di detossificazione che porterebbe ad un consumo delle riserve corporee ed in ultima analisi ad un calo del peso. Tralasciando un confronto tra i pesi degli afidi di specie diversa, risulta evidente che *A. collina* comporta un incremento di peso significativamente inferiore per gli afidi che vi si nutrono. Questo risultato, in aggiunta a quelli sui tassi di accrescimento, porta alla considerazione della possibilità che *M. persicae* induca una reazione specifica nella pianta officinale e che subisca tale risposta in termini di accrescimento piuttosto che in termini di performance. L'afide, quindi, potrebbe risultare una preda poco appetibile o poco nutriente per l'accrescimento e lo sviluppo del predatore.

L'approccio bottom-up nello studio dell'interazione tra il primo e il secondo livello del sistema tri-trofico in oggetto, e' stato ulteriormente percorso con l'analisi delle tavole di sopravvivenza di coorti di afidi delle due specie posti su piante indotte a reagire

metabolicamente da infestazioni specie-specifiche precedenti. Per ogni specie di afide, si è voluto testare l'effetto di durate diverse dell'infestazione specifica.

Per ciascuna specie il tasso intrinseco di accrescimento tende a calare dopo i primi intervalli di infestazione e in generale si mantiene a livello o al di sotto del limite inferiore di r_m ottenuto precedentemente in coorti 'controllo'. Ciò porta all'ipotesi che l'effetto inducente sia in qualche modo cumulativo nell'azione bottom-up di difesa verso il fitofago. Dall'analisi biochimica nello studio della reazione top-down è emerso che *A. collina* sintetizza un maggior quantitativo di sostanze secondarie, come i fenoli, in risposta ad infestazioni di afidi continuate. Pertanto è ragionevole pensare che l'infestazione induca la pianta ad attivare maggiormente il proprio metabolismo secondario e che di conseguenza questo vada ad influire sullo sviluppo successivo di nuovi afidi, risultando in un meccanismo di difesa indotta.

L'effetto dell'età della pianta è stato analizzato solo per l'afide generalista *M. persicae*. Questa infatti sembra essere il fattore predominante nel determinare la performance dell'afide nelle coorti controllo a partire dai tempi maggiori di infestazione.

3. Conoscenza dell'interazione preda-predatore

La relazione preda-predatore è stata trattata attraverso esperimenti per lo studio della reazione funzionale e della reazione numerica (consumo, assimilazione, conversione e respirazione) di larve di III e IV età di *C. septempunctata* alimentate per un periodo di tempo determinato con prede della specie *M. millefolii*. Il confronto del sistema preda-predatore oggetto dello studio con quello rappresentato da larve dello stesso predatore ma alimentate con prede diverse, ossia della specie *M. persicae* sviluppatesi su *A. collina* e su *P. sativum*, permette di ottenere maggiori spunti per un giudizio sull'effetto della pianta lungo la catena tri-trofica. Infatti, si vuole verificare l'ipotesi che l'attacco entomatico sulle piante scateni in queste, in modo specifico, delle risposte (*phytochemicals*) che, entrando nella catena alimentare, comportano delle modificazioni corrispondenti nello sviluppo e nella crescita degli individui del terzo livello trofico.

La linea trofica 'naturalé, ossia quella composta dagli organismi appartenenti alla comunità legata alla coltura *A. collina*, quindi *M. millefolii* e *C. septempunctata* risulta vantaggiosa per il predatore, che riesce a raggiungere un tasso di sviluppo e una sopravvivenza larvale maggiore rispetto a quanto ottenuto con la preda generalista. Questo risultato, se letto insieme a quanto ottenuto dagli esperimenti sull'interazione pianta-insetto del cap.2 (approcci top-down e bottom-up) porta alla conclusione che l'afide generalista scateni nella pianta *A. collina* una stimolazione del proprio metabolismo secondario tale da influire negativamente non tanto sulle performance dell'afide stesso, quanto invece sullo sviluppo e sulla crescita degli organismi del terzo livello trofico. L'origine di tale effetto probabilmente risiede in un peggioramento della qualità del tessuto vegetale che si riflette sulla crescita dell'afide generalista piuttosto che sul suo sviluppo (performances). Di

conseguenza, in ultima analisi le larve di coccinella hanno dimostrato uno sviluppo piú lento e una mortalitá maggiore probabilmente perché si sono alimentate con cibo di piú scarsa qualità.

4. Conoscenza delle dinamiche delle popolazioni in interazione nel sistema tri-trofico

Le caratteristiche comportamentali e fisiologiche degli individui di popolazioni in interazione possono essere incluse in un modello che descriva la dinamica del sistema di popolazioni interagenti. Tale modello risulta complesso in quanto deve essere in grado di gestire tre sotto-sistemi, ossia le popolazioni ai tre livelli trofici, in reciproca interazione e in interazione con un quarto sotto-sistema, l'ambiente esterno.

Pianta

Gli andamenti delle singole componenti risultano fortemente legati tra loro e rispecchiano esattamente il comportamento di campo, dove esprimono un carattere competitivo per le risorse, osservabile proprio nelle fluttuazioni reciproche della biomassa fresca. L'approccio demografico é stato quindi molto utile per un corretto approccio alla trattazione della popolazione di piante.

Afidi

Il modello si é rivelato uno strumento completo nella simulazione delle caratteristiche biologiche della popolazione di afidi, poiché ha fornito una soddisfacente simulazione delle fluttuazioni durante la stagione ed ha permesso inoltre la considerazione della produzione di individui alati, caratteristica delle popolazioni di afidi molto influente sulle dinamiche temporali.

Il modello si é inoltre rivelato molto flessibile, permettendo di ottenere delle informazioni sull'attività di deposizione delle uova svernanti da parte degli ultimi individui della stagione presenti nella popolazione; tra questi, sono compresi anche i maschi alati la cui presenza é stata calcolata. La simulazione della deposizione delle uova svernanti é stata possibile grazie a tre principali assunzioni: a) la sex ratio nella popolazione a fine stagione e' di 1:1; b) la produzione di uova richiede una maggiore conversione del cibo consumato e risulta quindi piú costosa in termini energetici e di biomassa; c) non tutti gli individui sessuati prodotti finiscono per riprodursi, ma questo dipende dalla probabilità di incontro tra i due sessi. Ma in ogni caso, questa simulazione rappresenta l'elevato grado di realismo biologico e la profondità delle basi concettuali su cui poggia il modello, in quanto é un risultato in qualche modo collaterale, a margine delle simulazioni principali. Allo stesso tempo, questo risultato indica le possibilità insite nel modello, disponibili però solo in seguito ad un'accurata e profonda interpretazione dei risultati.

Sistema di-trofico

Le relazioni tra le fluttuazioni simulate delle due popolazioni, rispecchiano il comportamento degli afidi che dimostrano una netta preferenza verso tessuti teneri come quelli delle nuove foglie in accrescimento, basali o del culmo e verso le zone a maggiore intensità di fotosintetati come la base dell'ombrella fiorifera. Inoltre, è evidente l'elevato grado di interazione ed inter-dipendenza dei vari componenti e viene rivelato dalle fluttuazioni degli elementi nel sistema. L'analisi di un tale insieme di popolazioni si dimostra perciò un procedimento molto delicato e l'interpretazione delle simulazioni è tutt'altro che superficiale, andando a coinvolgere i processi base che regolano i fenomeni osservati.

Visti i risultati ottenuti, in conclusione si può affermare che i presupposti iniziali fossero fondati, ossia le popolazioni di piante, insetti fitofagi e insetti predatori rinvenuti nell'agroecosistema legato alla coltura *A. collina*, risultano in interazione trofica e costituiscono un sistema tri-trofico in cui si ha passaggio di biomassa ed energia. Inoltre, l'effetto dell'infestazione di afidi risulta in un'induzione della pianta ad aumentare il proprio metabolismo secondario di difesa e l'effetto bottom-up di tale risposta influenza non solo lo sviluppo e la crescita degli individui della popolazione fitofaga, ma altera anche sviluppo e crescita degli individui del terzo livello trofico, andando in ultima analisi a caratterizzare le dinamiche tritrofiche nel complesso. Quindi, risulta che la considerazione delle sostanze secondarie nella descrizione delle dinamiche di popolazione in interazione multitrofica sia imprescindibile per aumentare il realismo biologico già insito in tali categorie di modelli.

La complessità intrinseca ai sistemi naturali viene pertanto rispettata con la rappresentazione attraverso l'uso di modello di simulazione sensibile e soprattutto frutto di un percorso scientifico a carattere logico-deduttivo, basato su solide basi teoriche.