

Acqua e insetti limitanti le produzioni agro-forestali

Mario Solinas*

*Dipartimento di Scienze Agrarie ed Ambientali, Università di Perugia,
Borgo XX giugno 74, 06121 Perugia*

Associazione Italiana Protezione Piante

Riassunto

Le attuali conoscenze sul ruolo (servizi ecologici) dell'entomofauna negli ecosistemi naturali terrestri, consentono di identificare molti dei meccanismi omeostatici che regolano l'equilibrio biologico e la continuità di vita di detti ecosistemi, e altresì rappresentano un riferimento sicuro per capire il funzionamento degli stessi meccanismi onde poterli gestire negli ecosistemi antropizzati (agrari e forestali), e in particolare per individuare in questi ultimi il significato naturale delle cosiddette infestazioni distruttive (outbreaks) di insetti fitofagi, al fine di poterle prevedere e possibilmente prevenire, nonché per escogitare e mettere a punto all'occorrenza strategie efficaci d'intervento con impatto ambientale minimo. Il fattore acqua, come si sa, ha un ruolo determinante, nella genesi, configurazione e conservazione di un ecosistema terrestre (naturale o antropizzato), nell'insieme e nelle singole componenti, ma specialmente in relazione alla vita delle piante e alle interazioni di queste con gli invertebrati fitofagi, principalmente insetti. Sono soprattutto le interazioni trofiche insetti-piante che vengono profondamente influenzate dal regime idrico dell'ecosistema, e in particolare l'impatto degli insetti fitofagi sulle piante coltivate. Condizioni estreme di carenza idrica, specialmente se prolungata, ostacolano lo sviluppo degli insetti parallelamente a quello delle piante ospiti, ma uno stress idrico meno grave e non tanto prolungato, mentre deprime il vigore vegetativo delle piante, può favorire paradossalmente lo sviluppo e la moltiplicazione degli artropodi fitofagi, con gravi conseguenze specialmente sulle piante arboree e soprattutto su quelle forestali.

Parole chiave: ecosistemi agrario-forestali, interazioni insetti-piante, omeostasi, stress idrico.

Summary

WATER STRESS AND HARMFUL INSECTS IN AGRO-FOREST ECOSYSTEMS

Present knowledge on ecological services supplied by insects to natural terrestrial ecosystems, allow us to identify many homeostatic mechanisms regulating biological balance as well as life perpetuation of the said ecosystems; at the same time, that knowledge represents a sound referring point to understanding how those mechanisms do work so as to manage them in the anthropized ecosystems (i.e., agriculture and forests), and especially in order to identify in the latter the natural meaning of the so called insect outbreaks, so as to forecast and possibly prevent them; as well as, when needed, to conceive and formulate efficient control strategies having minimal environmental impact. Water factor is crucial with genesis, configuration and conservation of a terrestrial ecosystem (both natural or anthropized) as a whole or in its individual components, but especially concerning plant life as well as plant interactions with phytophagous invertebrates, mainly insects. Insect-plant trophic interactions are principally influenced by the water conditions in the ecosystem, and the impact of phytophagous insects on crops is markedly affected. Extremely severe water stress, especially if prolonged, prevent insect life just like plant's life but a moderate and not so prolonged water stress, while depressing plant vigour, paradoxically can improve development and multiplication of phytophagous arthropods, with severe consequences on woody plants especially, and forest trees markedly.

Key-words: homeostasis, insect-plant interactions, phytophagous arthropods.

* Autore corrispondente: tel.: +39 075 5856028; fax: +39 075 5856039. Indirizzo e-mail: msolinas@unipg.it.

1. Premessa: contenuti e limiti del discorso

Il compito affidatomi dal Presidente dell'Associazione Italiana per la Protezione delle Piante, professor Piero Cravedi, che ringrazio vivamente per la fiducia, di presentare in forma sintetica e compendiosa un argomento complesso a un uditorio di alto livello scientifico ma alquanto eterogeneo nelle competenze specifiche comunque convergenti nella sconfinata tematica del problema acqua negli ecosistemi agrari e forestali, mi obbliga a tenere un discorso di carattere generale, onde possa essere facilmente seguito e risultare abbastanza interessante per tutti. Perciò, la mia presentazione avrà carattere discorsivo e si articolerà in due parti: la prima propedeutica, sul ruolo ordinario (servizi ecologici omeostatici) degli insetti fitofagi negli ecosistemi naturali e, comparativamente, in quelli agrari e forestali; la seconda sul comportamento dei medesimi insetti negli stessi ecosistemi in condizioni di carenza idrica più o meno grave e prolungata, con particolare riferimento alle conseguenze dirette e indirette dello stress idrico sulle interazioni insetti fitofagi-piante coltivate.

Inoltre, al fine di agevolare la lettura del testo, delle numerose fonti bibliografiche verranno citate via via quelle strettamente necessarie alla chiarezza del discorso, mentre per il resto, trattandosi per lo più di conoscenze generali ampiamente diffuse, si rimanda alle autorevoli opere di sintesi e rassegne (reviews) internazionali sull'argomento, che si riportano comunque in bibliografia.

2. Omeostasi negli ecosistemi terrestri e interazioni insetti-piante

Un ecosistema terrestre, costituito come è noto da componenti fisiche (ecotopo) e biotiche (biocenosi: vegetali, animali e microrganismi), viene anche considerato, per semplicità, limitatamente alle componenti vegetali e animali, le quali vengono rappresentate graficamente nella cosiddetta "piramide ecologica", per indicarne sommariamente i rapporti di interdipendenza tra biomassa degli accumulatori di energia solare (piante verdi, occupanti il ripiano basale della piramide) e biomassa dei consumatori primari e secondari (animali fitofagi e carnivori, occupanti rispettivamente il secondo e il terzo

ripiano della piramide). Detti ripiani sono chiamati propriamente "livelli trofici" (il loro studio negli ecosistemi in questione si limita ordinariamente ai primi tre nominati), per il fatto che gli organismi appartenenti a un determinato livello vivono a spese di quelli del livello inferiore. Ad esempio, gli organismi del "secondo livello trofico" (i fitofagi) vivono alimentandosi degli organismi del "primo livello" (le piante), e costituiscono a loro volta la risorsa alimentare per quelli del livello superiore (predatori e parassitoidi). L'origine e la continuità di vita di un determinato ecosistema dipendono sostanzialmente dai rapporti quantitativi di biomassa tra detti livelli trofici ("piramide dei numeri"), i quali si conservano automaticamente in equilibrio dinamico, grazie al fatto che, quando la biomassa, ad esempio, dei fitofagi (2° livello trofico) aumenta, o tende ad aumentare più del previsto, quella dei vegetali (1° livello) subisce conseguentemente una riduzione, mentre quella degli zoofagi (3° livello) tende contemporaneamente ad aumentare, per l'aumentata disponibilità di risorse alimentari, con effetto a feed-back di ridimensionamento della biomassa dei fitofagi. Questo vale per l'intera biomassa di un dato livello trofico, ma vale anche per le popolazioni delle singole specie di organismi che la compongono. Ciò infatti si realizza mediante una serie complessa di automatismi biologici (meccanismi omeostatici), i quali regolano lo sviluppo demografico delle singole specie (vegetali e animali), ciascuna delle quali risulta dunque controllata direttamente dai suoi "regolatori demografici naturali" (detti anche "antagonisti" o "nemici naturali") costituenti il livello trofico superiore, i quali assicurano in tal modo sopravvivenza e continuità di vita alle singole specie di organismi e, in ultima analisi, all'intero ecosistema.

Negli ecosistemi naturali in equilibrio, ciascun livello trofico è dunque costituito da un grande numero di specie vegetali o animali, rappresentate però ciascuna da popolazioni relativamente limitate e poco variabili nel tempo attorno a valori di equilibrio controllati dai meccanismi omeostatici a feed-back sopra menzionati.

Di questi ultimi interessano particolarmente il presente discorso quelli riguardanti le interazioni tra piante e animali, oppure, per accettabile approssimazione, tenuto conto che gl'inset-

ti rappresentano i 4/5 del regno animale, tra piante ed insetti.

Ritornando alla piramide ecologica, delle interazioni insetti-piante si possono prendere in considerazione solamente i primi due livelli trofici (insetti fitofagi e relative piante nutrici), e si parla allora di interazioni “bitrofiche”, le quali da parte delle piante consistono, oltre che nel fornire risorse alimentari e rifugio ai fitofagi, anche nella produzione e rilascio di “metaboliti secondari” o “allelochimici” (Bernays e Chapman, 1978; Corcuera et al., 1987) che guidano selettivamente e con sicurezza le singole specie di fitofagi (monofagi e oligofagi) al riconoscimento-ritrovamento delle rispettive piante nutrici (per sé o per la propria prole), mentre funzionano da efficaci barriere chimiche difensive nei confronti di tutti gli altri fitofagi, limitando anche l’afflusso eccessivo dei primi (Hedin, 1983). Inoltre, tali interazioni possono coinvolgere anche gli insetti del terzo livello trofico, e si parla allora di interazioni “tritrofiche”. Queste consistono principalmente in una serie di richiami operati dalle piante anche sugli insetti entomofagi, richiami soprattutto chimici, rappresentati spesso dagli stessi “allelochimici” sopra menzionati (di solito in associazione con attrattivi ottici ed olfattivi rilasciati dalle vittime), ma anche da altre sostanze odorose prodotte *ex novo* dalle piante per induzione specifica provocata sulla pianta medesima dall’azione trofica del fitofago (Solinas, 1992, e relative citazioni bibliografiche).

Si tratta di fenomeni biologici che evidenziano in maniera sorprendente il grado di integrazione delle componenti nell’ecosistema, ovvero la dimensione *unitaria* di quest’ultimo, la quale lo assimila sostanzialmente ai sistemi biologici integrati che comunemente chiamiamo organismi.

Mi sembra importante, a questo punto, far presente che tali acquisizioni sono il risultato di un lungo e tenace lavoro portato avanti nell’ultimo mezzo secolo da gruppi di studio interdisciplinari, divenuti nel tempo sempre più numerosi e integrati, con competenze che vanno dalla fisiologia della nutrizione, dello sviluppo e della riproduzione degli insetti, alla biologia sensoriale, all’ecologia comportamentale quantitativa e all’ecologia chimica dei medesimi, alla fitochimica, alla fisiologia e fisiopatologia vegetale, alla genetica molecolare, ecc. Tali gruppi

di studiosi e ricercatori fanno periodicamente il punto della situazione in simposi internazionali ormai classici (“Insect-Plant Relationships”), giunti nel 2004 alla dodicesima edizione (Berlino, 7-12 agosto 2004).

Gli ecosistemi particolari vengono anche considerati come “unità naturali specifiche” perché la natura genera ordinariamente e tende a conservare nel tempo determinati modelli floristici e faunistici, ovunque esistano e permangano appropriate condizioni fisiche (ecotopo) ambientali. Basti pensare ai paesaggi naturali caratteristici delle varie latitudini e altitudini del nostro Pianeta. Così la natura genera e mantiene in vita gli ecosistemi naturali mettendo in atto quei meccanismi omeostatici di cui si è accennato sopra. E la stessa natura provvede (in tempi più o meno lunghi) a ripristinare secondo il modello originario un determinato ecosistema quando, per cause avverse (antropizzazione compresa), fosse andato distrutto o profondamente modificato.

3. Ruolo naturale degli insetti fitofagi negli ecosistemi antropizzati

Vengono solitamente definiti “ecosistemi primari” i boschi naturali, mentre si definiscono “terziari” gli agroecosistemi industriali (particolarmente, frutticoli, orticoli e floricoli), e si considerano “secondari” tutti gli altri ecosistemi agrari e forestali da reddito o ricreativi. Mi riferirò soprattutto ai primi e agli ultimi, in quanto gli agroecosistemi industriali, a parte la loro massima distanza ecologica dagli ecosistemi naturali, sono quasi sempre in condizioni idriche artificialmente ben controllate.

Nei boschi naturali, gli insetti (ed altri artropodi) fitofagi svolgono servizi ecologici essenziali allo svolgimento dei cicli biogeochimici in tempi adeguati alle esigenze di rinnovo del consorzio arboreo. Tra questi servizi meritano particolare attenzione l’attività trofica di alcuni gruppi particolari di insetti (ed acari), detti anche *fitofagi secondari*, rappresentati da minatori tardivi delle foglie (es., Curculionidi), minatori della corteccia (Scolitidi, Buprestidi e Curculionidi) e del legno (Scolitidi e Cerambicidi, Lepidotteri Cossidi). L’attacco iniziato sulla pianta in piedi può continuare da parte degli stessi insetti al suolo nelle foglie e nei rami ca-

duti o nell'intera pianta abbattuta, ma a questo punto si aggiungono e via via si sostituiscono nuove schiere di demolitori (Coleotteri Cerambicidi, Scarabeidi e Lucanidi, Ditteri, Formiche, Termiti, ecc.), le cui specie si susseguono, secondo schemi naturali ben noti e caratteristici delle specie vegetali interessate e delle regioni in cui essi si verificano. Detti schemi di attacco si attuano in seguito al richiamo chimico selettivo delle piante sopra menzionato a proposito delle interazioni "bitrofiche". Le piante in questi casi, oltre ad indicare al fitofago la propria identità specifica ne segnalano anche le condizioni fisiologiche di deperimento più o meno avanzato (e infine la morte stessa), ovvero, in altri termini, l'idoneità particolare dell'intera pianta o di una parte di essa all'insediamento e quindi allo sviluppo della prole dell'uno o dell'altro gruppo di detti insetti.

Il risultato finale dell'azione di questi ultimi è quello di affrettare la morte delle piante senescenti e irrimediabilmente deperenti, e infine di realizzare una "triturazione" e parziale trasformazione (digestione assimilazione-restituzione carcasse) della sostanza vegetale morta, tale da rendere questa prontamente utilizzabile dagli umificatori quali Lumbricidi, Enchitreidi, Protozoi e microrganismi.

Nell'ambito di un consorzio arboreo le piante ricercate o preferite dai fitofagi secondari sono sempre (o quasi sempre) quelle meno vigorose, per cui viene esercitata una continua pressione selettiva da parte di detti fitofagi in favore delle popolazioni vegetali più idonee a vivere e svolgere il loro ruolo ecologico in quel determinato ecosistema. Inoltre, il richiamo chimico selettivo sopra ricordato verso i fitofagi secondari da parte delle piante vecchie e in fine-carriera, viene esercitato anche da piante relativamente giovani (o parti di esse) sottoposte a stress ambientali (compreso un grave deficit idrico), i quali provocano in queste un deterioramento fisiologico molto simile a quello tipico delle piante (o loro parti) senescenti, esponendole pertanto agli stessi attacchi dei fitofagi in questione.

Negli ecosistemi "secondari" (agrari e forestali da reddito o turistico-ricreativi), viene sostituito al progetto naturale originario un progetto antropico inevitabilmente più o meno lontano ecologicamente (da un massimo: monoculture estese ed accuratamente diserbate, con im-

piego di cultivar selezionate per ottenere massime rese; ad un minimo: policolture funzionalmente diversificate) da quello naturale, e dunque soggetto fin dall'inizio alla reazione più o meno energica dei meccanismi omeostatici naturali sopra menzionati. Questi infatti permangono sostanzialmente attivi e, indisturbati, tendono di per sé a ripristinare le condizioni originarie di equilibrio (quali-quantitativo) fra le componenti del sistema, in particolare nel primo livello trofico (la vegetazione), nel senso di tendere a riportare in quest'ultimo l'originario grande numero di specie vegetali, al posto di quell'unica o poche specie conservate o introdotte dall'uomo in quello spazio, e il cui "ridimensionamento demografico" viene (o verrebbe) effettuato naturalmente soprattutto da quei fitofagi che l'uomo considera "dannosi" e distruttivi del progetto da lui *ad hoc* realizzato per le finalità proprie dell'ecosistema antropizzato. È infatti risaputo che le svariate pratiche agricole (coltivazioni e protezione delle piante) da diecimila anni in qua, altro non sono che tentativi più o meno bene riusciti di ostacolare quel processo naturale di "ripristino" dell'ecosistema primigenio, per tenere in piedi invece l'ecosistema "artificiale" (agrario o forestale) voluto dall'uomo e portarne a compimento le finalità produttive. Questo significa in altri termini l'imperativo di stare dietro e non trascurare le coltivazioni, perché, come recita un antico detto: "nella vigna abbandonata ritorna il bosco".

4. Regime idrico e dannosità degli insetti negli ecosistemi agrari e forestali

Dopo quanto fin qui riferito, sia pure in forma inevitabilmente tanto (forse troppo) sintetica, sulla ricchezza e complessità dei meccanismi che regolano la vita degli ecosistemi naturali e antropizzati e ne sottendono i delicati equilibri, specialmente nelle interazioni insetti-piante, in condizioni ordinarie "normali", diventa relativamente più facile parlare in breve ma con un minimo di "cognizione di causa" dei complessi fenomeni che avvengono nelle piante in condizioni di carenza idrica più o meno grave, e dei relativi riflessi sul comportamento e sullo sviluppo degli insetti fitofagi.

È risaputo che la disponibilità di acqua in quantità sufficiente è essenziale alla vita delle

piante, specie in determinati momenti fenologici (nascita, crescita, sviluppo e riproduzione) delle medesime. Lo stato idrico interno di queste ultime ne condiziona infatti la fisiologia, la biochimica e i flussi delle varie sostanze, nonché il microclima attorno ad esse. È stato visto, tra l'altro, che all'abbassamento del tenore idrico nelle foglie, cui si accompagna automaticamente una riduzione del volume idrico e del volume delle cellule epiteliali del floema, consegue un aumento passivo della concentrazione dei soluti nelle foglie e nei vasi floematici; inoltre, molte piante aggiungono attivamente soluti per una osmoregolazione che assicuri un minimo di turgore funzionale necessario, tra l'altro, all'apertura degli stomi. In tale situazione è stato riscontrato nelle foglie e nel floema un considerevole aumento della concentrazione di ioni inorganici, acidi organici, carboidrati solubili, proteine solubili, aminoacidi ed altri composti azotati (Kramer, 1983; Wyn, 1984). Inoltre, le stesse piante presentano significative alterazioni nella produzione di quei metaboliti secondari (Gershenson, 1984; Kamata e Tanabe, 1999) o allelochimici che regolano l'impatto dei fitofagi direttamente (limitandone l'afflusso e lo sviluppo) e indirettamente (richiamandone gli entomofagi), come sopra riferito.

Pertanto, la carenza idrica nelle piante ospiti si ripercuote inevitabilmente e in vari modi sulle interazioni con gli insetti fitofagi ed entomofagi, ma soprattutto e con effetti multipli e tra loro interagenti sui fitofagi, con esito finale non sempre facilmente prevedibile circa l'impatto dei medesimi sulle produzioni agrarie e forestali. La complessità dei fenomeni in gioco non consente infatti di dare interpretazioni lineari, semplici e ovunque valide, dei risultati sperimentali, i quali non sempre tra loro concordano, talora risultano inattesi o addirittura contraddittori.

Riferirò pertanto brevemente sulle principali conoscenze finora acquisite circa le risposte (nutrizionali, comportamentali e demoecologiche) degli insetti fitofagi alle modificazioni metaboliche indotte sulla pianta ospite (potenziale idrico, concentrazione di composti azotati e di zuccheri, produzione di allelochimici, ecc.) da stress idrico nei più comuni ecosistemi agrari e forestali.

Prenderò in considerazione distintamente le colture annuali e quelle perenni (legnose), es-

sendo per le prime disponibili più approfondite conoscenze sulle modificazioni metaboliche indotte dallo stress idrico nella pianta, ma informazioni non facilmente coordinabili circa le relative risposte da parte degli insetti; mentre per le colture legnose (soprattutto forestali) esistono conoscenze più sicure sulle risposte dei fitofagi (specialmente circa il loro comportamento demoecologico), per cui risulta più facile individuare tendenze comuni dei fenomeni e potenzialità applicative più generalizzabili.

4.1 Stress idrico e sviluppo degli insetti fitofagi sulle colture erbacee

Le risposte più evidenti degli insetti fitofagi alle condizioni di carenza idrica nelle piante erbacee sono di tipo comportamentale, nel senso che le specie particolarmente mobili come afidi, cicaline e altri insetti succhiatori di linfa, sono attratti maggiormente e si concentrano preferibilmente sui soggetti più freschi e sui tessuti più giovani e turgidi. Ciò viene spiegato in parte (Thomas et al., 1988) col fatto che il ridotto turgore delle piante sotto stress idrico ne rende più faticosa la suzione della linfa da parte di tali insetti.

Solitamente le migliori condizioni idriche della pianta favoriscono oltre che il richiamo anche lo sviluppo di detti fitofagi (Narang et al., 1996; Thomas et al., 1988); ma in certi casi è stato visto che il deficit idrico delle piante favorisce lo sviluppo e il pullulamento di afidi su graminacee (Dorschner et al., 1986; Dorschner, 1987), di aleirodidi su cotone (Flint et al., 1996) e di tripidi su semenzai di cotone (Wangboonkong, 1981). Tali differenze di comportamento degli insetti potrebbero spiegarsi con la diversa disponibilità quali-quantitativa dei soluti nelle piante nutrici (specialmente di composti organici azotati nelle foglie in relazione alla fase fenologica, come avviene, ad esempio, in alcune graminacee e leguminose: Hanson & Hitz, 1983) al momento dell'infestazione di tali insetti.

È ampiamente risaputo, ad esempio, che le nottue sono richiamate maggiormente e si sviluppano più rapidamente su colture e pascoli rigogliosi (Farrow e McDonald, 1987; Jansen, 1993). Così pure, la maggior parte delle cavallette sono attratte dalle migliori condizioni vegetative delle piante nutrici (Bernays e Chapman, 1978); ma alcune specie preferiscono alimentarsi e con maggiore profitto su piante più

o meno appassite (Lewis, 1984). Mentre le cavolaie si sa che ovidepongono preferibilmente sulle piante irrigate da meno tempo (Wolfson, 1980).

Ma il risultato finale dello sviluppo e della moltiplicazione di detti insetti non sempre è quello atteso sulla base del loro comportamento iniziale. Infatti, in condizioni di carenza idrica prolungata, le piante in questione offrono agli insetti fitofagi, come già detto, cibo qualitativamente migliore ma in quantità più o meno ridotta. Tuttavia, data la durata relativamente breve delle colture in questione, e quindi anche la permanenza dei fitofagi sulle medesime, le possibilità reali di esplosioni demografiche di fitofagi risultano limitate quasi esclusivamente a quei gruppi con potenziale riproduttivo particolarmente elevato e a risposta rapida, come afidi e aleirodidi. Ma anche per questi, come già detto, le ricerche sperimentali hanno dato risultati alterni (Thomas et al., 1988).

Bisogna inoltre ricordare, come sopra riferito, che le piante in deficit idrico non solo modificano la composizione quali-quantitativa dei soluti a vantaggio dei fitofagi, ma anche presentano notevoli alterazioni nella produzione di allelochimici difensivi, sia pure, anche in questi casi, con significative differenze secondo la specie vegetale in questione (Miles et al., 1982; Gershenzon, 1984).

4.2 Stress idrico e sviluppo degli insetti fitofagi sulle colture legnose (fruttifere e forestali)

Il comportamento degli insetti “succhiatori” e dei defogliatori sulle piante arboree in carenza idrica è fondamentalmente analogo a quello riferito per le piante erbacee, ma le conseguenze pratiche sulle colture risultano assai diverse e generalmente più gravi, soprattutto per l'ordinariamente più lunga scadenza dei riflessi del deficit idrico sulle interazioni insetti-piante perenni.

È stato anche osservato che il deficit idrico nelle foglie e nei vasi floematici crea le stesse difficoltà di assunzione del cibo sopra menzionate per i “succhiatori” come afidi e cocciniglie, ed ostacola anche la nutrizione (maggiore difficoltà di digestione e minore efficienza di assimilazione) e lo sviluppo dei defogliatori (Scriber e Slansky, 1981; Schmidt e Rees, 1987). Tuttavia, gli effetti favorevoli del deficit idrico delle piante legnose sullo sviluppo e la moltiplica-

zione dei fitofagi, ordinariamente prevalgono. È quanto purtroppo dimostrano le esplosioni demografiche (outbreaks) di tanti defogliatori e relative devastanti defogliazioni che si accompagnano ad uno stress idrico delle piante intenso e prolungato. Questo confermano anche studi e ricerche in merito per vari gruppi di piante forestali nel nostro Paese (Zocchi, 1959; Masutti, 1971; Covassi e Masutti, 1998), per il faggio in Giappone (Kamata e Tanabe, 1999), per querce e pini in Ungheria (Csoka, 1997) e per l'abete in Svezia (Larsson e Bjoerkman, 1993; Bjoerkman e Larsson, 1999); tanto per portare qualche esempio.

È da notare che in questi casi, venendosi a sommare sulle piante lo stress idrico e la defogliazione, si può arrivare (direttamente o indirettamente per successivi attacchi di fitofagi secondari, di cui parlerò appresso) alla morte delle medesime (Kamata e Tanabe, 1999), se non s'interviene opportunamente.

Ma non sono solamente “succhiatori” e defogliatori a giovare delle modificate condizioni metaboliche delle piante sotto stress idrico. Anche e ancor più approfittano della situazione quei fitofagi “secondari”, sopra menzionati a proposito del servizio ecologico loro affidato dalla natura per l'eliminazione degli alberi vecchi e decrepiti, ma i quali (come sopra riferito) possono attaccare anche piante relativamente giovani in condizioni di stress idrico, e soprattutto quando, come spesso accade, allo stress idrico si aggiunge l'attacco di defogliatori e/o succhiatori di linfa. In questi casi, le piante stressate offrono ai fitofagi “secondari” condizioni favorevoli peculiari di insediamento e di alimentazione per sé e per lo sviluppo della prole, tali da avviare esplosioni demografiche formidabili e dalle conseguenze potenzialmente disastrose.

I lavori sperimentali al riguardo sono tanti e i risultati concordano, anche in questo caso, per piante e condizioni ambientali le più diverse, per esempio, per attacchi del Coleottero Cerambicide *Phoracantha semipunctata* su *Eucalyptus* in Portogallo (Caldera et al., 2002) e in Zambia (Selander e Bubala, 1983), di Coleotteri Scolitidi su *Pinus wallichiana* in Pakistan (Gul e Khan, 2001), su abete negli USA (Powers et al., 1999), su conifere in Ungheria (Csoka, 1997) e sull'olmo nei territori aridi tra il Volga e l'Ural in Russia, dove si lamentano anche altri gravi attacchi

di corticicoli e silofagi tra cui varie specie di *Agrilus* sulle querce e *Zeuzera pyrina* su frassino (Lindeman, 1988).

È da notare infine, che negli attacchi degli insetti silofagi alle conifere, ancor più dei fattori nutrizionali sopra menzionati, gioca un ruolo determinante il flusso delle oleoresine, il quale nelle piante in carenza idrica risulta più o meno fortemente attenuato per l'abbassamento di turgore delle cellule epiteliali dei vasi resiniferi (Vitè, 1961).

Sarebbe questa la causa principale della suscettibilità all'attacco iniziale come al successo dello sviluppo della prole degli scolitidi del pino (Coulson, 1979).

5. Conclusioni

L'influenza del regime idrico delle piante sulla vita e lo sviluppo degli insetti fitofagi potenzialmente limitanti le produzioni agrarie e forestali, si esplica attraverso una serie di fattori complessi e tra loro interagenti il cui esito finale non sempre è facilmente prevedibile.

Tuttavia, le conoscenze attuali sulle interazioni insetti-piante negli ecosistemi naturali e, comparativamente, in quelli antropizzati, consentono di fare delle previsioni sullo sviluppo demoeologico degli insetti in detti ecosistemi e in particolare circa l'impatto dei medesimi sulle colture in condizioni di siccità grave e prolungata.

Negli ecosistemi agrari le esigenze idriche delle colture rispecchiano quasi sempre quelle dei principali fitofagi (afidi, nottuidi, cavolaie, cavallette, ecc.) per cui, in ultima analisi, si può affermare tranquillamente che non ci sono problemi seri di infestazioni entomatiche legati a carenza idrica delle piante agrarie. Se mai, possono esserci, come spesso ci sono, grossi problemi entomologici associati all'irrigazione delle colture.

Non altrettanto si può dire per le piante forestali, le quali in condizioni di carenza idrica, specialmente se grave e prolungata, aumentano notevolmente il valore nutritivo dei loro tessuti per gli insetti fitofagi, i quali possono così svilupparsi più rapidamente e moltiplicarsi fino a provocare infestazioni colossali, con danni alle piante di vario genere (estese defogliazioni, sottrazioni di linfa, decadimento della corteccia e

del legno) e di varia entità, che nei casi più gravi possono culminare con la morte stessa delle piante.

Ringraziamenti

Desidero esprimere i più vivi ringraziamenti ai colleghi Luigi Masutti dell'Università di Padova per una competente lettura critica del testo, e a Riziero Tiberi dell'Università di Firenze per suggerimenti e indicazioni bibliografiche.

Bibliografia

- Austaraa Oe., Christiansen E. 1996. Drought stress and Neodiprion sertifer dynamics. Aas (Norway). Norsk Institutt for Skogforskning, 16 pp.
- Barrigossi J.A.F., Hein G.L., Higley L.G. 2001. Life tables and larval dispersal of Mexican bean beetle (Coleoptera: Coccinellidae) on dry bean in the high plains. Environmental-Entomology, 30:235-243.
- Battisti A. 2004. Orientamenti attuali nella difesa del bosco dagli insetti in Italia. Informatore Fitopatologico, LIV, 10:6-12.
- Belczewski R., Harmsen R. 2000. The effect of non-pathogenic phylloplane fungi on life-history traits of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). Experimental-and-Applied-Acarology, 24:257-270.
- Bernays E.A., Chapman R.F. 1978. Plant chemistry and acridoid feeding behavior. In: Harborne J.B. (ed.): Biochemical aspects of plant and animal coevolution, 99-141. Academic Press, London.
- Binazzi A. 1978. Contributi alla conoscenza degli Afidi delle conifere. I. Le specie dei generi *Cinara* Curt., *Schizolachnus* Mordv., *Cedrobium* Remand ed *Eulachnus* D. Gu. presenti in Italia (Homoptera, Aphidoidea, Lachnidae). Redia, LIX: 291-400.
- Bjoerkman C., Larsson S. 1999. Les insectes dans les arbres stressés par la sécheresse: quatre guildes alimentaires en une expérimentation. Symposium International: Physiologie et génétique des interactions arbre-phytophage, Gujan (France), 31 août-5 septembre 1997, Paris (France). INRA. 1999:323-335.
- Caldeira M., Fernandez V., Tome J., Pereira J.S. 2002. Effets positifs de la sécheresse du sol sur la survie et la croissance des larves de *Phoracantha semipunctata* sur l'eucalyptus. Annals of Forest Science (France), 59:99-106.
- Corcuera L.J., Argandona V.H., Zuniga G.E. 1987. Resistance of cereal crops to aphids: role of allelochemicals. In: Walker G.R. (ed.): Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry. ACS Symp. Ser. 330: 129-135. American Chemical Society, Washington.
- Coulson R.N. 1979. Population dynamics of bark beetles. Ann. Rev. Entomol., 24:417-447.

- Covassi M., Masutti L. 1998. La protezione del patrimonio forestale dagli artropodi dannosi. Atti II Congr. Naz. Selvicoltura, Venezia 24-27 giugno 1998, 301-333.
- Csoka G. 1997. Increased insect damage in Hungarian forests under drought impact. *Biologia Slovak Republic*, 52:159-162.
- Dale D. 1988. Plant-mediated effects of soil mineral stresses on insects. In: Heinrichs E.A. (ed.): *Plant stress – Insect interactions*, 35-110. John Wiley & Sons, New York.
- Denno R.F., Mc Clure M.S. 1983. *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York, London.
- Diabangouaya M., Gillon Y. 2001. Adaptation d'*Helopeltis schoutedeni* Reuter (Heteroptera: Miridae) aux eucalyptus plantés au Congo: Degats et moyens de lutte. *Bois-et-Forets-des-Tropiques*, 267:5-20.
- Dorschner K.W. 1987. Studies of insect-plant interactions: greenbugs (Homoptera: Aphididae), host-plant resistance, and drought stress in winter wheat. *Dissertation Abstracts International*, B. Sciences and Engineering, 47(10):4047B-4048B.
- Dorschner K.W., Johnson R.C., Eikenbary R.D., Ryan J.D. 1986. Insect-plant interactions: greenbugs (Homoptera: Aphididae) disrupt acclimation of winter wheat to drought stress. *Environmental Entomology*, 15:118-121.
- Farrow R.A., McDonald G. 1987. Migration strategies and outbreaks of noctuid pests in Australia. *Insect Science and its Application*, 8:531-542.
- Ferrell G.T., Orosina W.J., DeMars C.J. Jr. 1994. Predicting susceptibility of white fir during a drought-associated outbreak of the fir engraver, *Scolytus ventralis*, in California. *Canadian Journal of Forest Research (Canada)*, 24:302-305.
- Flint H.M., Naranjo S.E., Leggett J.E., Henneberry T.J. 1996. Cotton water stress, arthropod dynamics, and management of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology (USA)*, 89:1288-1300.
- Gershenson J. 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. In: Timmermann B.N., Steelink C., Loewus F.A. (eds.): *Phytochemical adaptations to stress*. Rec. Adv. in Phytochem., 18:273-320. Plenum, New York.
- Gul H., Khan M.H. 2001. A note on the die-back of blue pine (*Pinus wallichiana*) due to beetle attack. *Pakistan Journal of Forestry (Pakistan)*, 51:57-64.
- Hedin P.A. (ed.) 1983. *Plant Resistance to Insects*. ACS Symp. Ser. 208, American Society, Washington.
- Heinrichs E.A. 1988. *Plant Stress-Insect Interactions*. Wiley Interscience Publication, John Wiley & Sons, New York – ChiChester – Brisbane – Toronto – Singapore.
- Hollingsworth R.G., Hain F.P. 1994. Effect of drought stress and infestation by the balsam woolly adelgid (Homoptera: Adelgidae) on abnormal wood production in Fraser fir. *Canadian Journal of Forest Research (Canada)*, 24:2295-2297.
- Holtzer T.O., Archer T.L., Norman J.M. 1988. Host plant suitability in relation to water stress. In: Heinrichs E.A. (ed.): *Plant stress – Insect interactions*, 111-137. John Wiley & Sons, New York.
- Janssen J.A.M. 1992. Why do droughts often result in devastating insect epidemics? The African army worm, *Spodoptera exempta* (Walker), as an example. Proc. 8th Int. Symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen, 9-13 March 1992, 48-51.
- Janssen J.A.M. 1993. Soil nutrient availability in a primary outbreak area of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae), in relation to drought intensity and outbreak development in Kenya. *Bulletin of Entomological Research*, 83:579-593.
- Kamata N., Tanabe H. 1999. Importance des attaques de *Syntypistis punctatella* (Motschulsky) dans une hebraie. Symposium International: Physiologie et génétique des interactions arbre-phytophage, Gujan (France), 31 aout - 5 septembre, 1997, Paris. INRA. 1999, 313-322.
- Kramer P.J. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press, New York.
- Larsson S., Bjoerkman C. 1993. Performance of chewing and phloem-feeding insects on stressed trees. *Scandinavian Journal of Forest Research (Sweden)*, 8:550-559.
- Lindeman G.V. 1988. Moisture potential in the phloem as an indicator of water supply and resistance to attack by wood-destroying insects in droughty conditions. *Lesovedenie (AN Russia)*, 1988:20-29.
- Masutti L. 1971. Criteri per il controllo degli artropodi dannosi alle foreste. Atti VIII Congr. Naz. It. Entomologia, Firenze, 4-7 settembre 1969, 25-43.
- Mc Pherson R.M., Wells M.L., Bundy C.S. 2001. Impact of the early soybean production system on arthropod pest populations in Georgia. *Environmental Entomology*, 30:76-81.
- Meier F., Gall R., Forster B. 2003. Ursachen und Verlauf der Buchdrucker-Epidemien (*Ips typographus* L.) in der Schweiz von 1984 bis 1999. *Schweizerische Zeitschrift fuer Forstwesen. Journal Forestier Suisse*, 154:437-441.
- Michels G.J.Jr., Piccinni G., Rush C.M., Fritts D.A. 1999. Using infrared transducers to sense greenbug (Homoptera: Aphididae) infestations in winter wheat. *Southwestern-Entomologist*, 24:269-280.
- Narang D.D., Josan V.S., Dilawari V.K. 1996. Population build-up of mustard aphid, *Lipaphis erysimi* (Kalt.) on Brassica crops under water stress conditions. *Journal of Insect Science*, 9:98-99.
- Paleg L.G. and Aspinall D. (eds.) 1981. *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Academic Press, Sydney, Australia.
- Perfect T.J. 1986. *Irrigation as a factor influencing the management of agricultural pests*. The Royal Society,

- London, UK., Scientific aspects of irrigation schemes, 1986:347-353.
- Pires C.S.S., Price P.W., Fontes E.G. 2000. Preference-performance linkage in the neotropical spittlebug *Deois flavopicta*, and its relation to the Phylogenetic Constraints Hypothesis. *Ecological Entomology*, 25:71-80.
- Powers J.S., Sollins P., Harmon M.E., Jones J.A. 1999. Plant-pest interactions in time and space: A douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. *Landscape Ecology*, 14:105-120.
- Quiros-Gonzalez M. 2000. Phytophagous mite populations on Tahiti lime, *Citrus latifolia*, under induced drought conditions. *Experimental and Applied Acarology*, 24:897-904.
- Schmidt D.J., Reese J.C. 1987. The effects of physiological stress on black cutworm (*Agrotis ipsilon*) larval growth and food utilization. *J. Insect Physiology*, 34:5-10.
- Scriber J.M., Slansky F. Jr. 1981. The nutrition ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 26:183-211.
- Selander J., Bubala M. 1983. A survey of pest insects in forest plantations in Zambia. Kitwe, Zambia: Division of Forest Research.
- Solinas M. 1992. Verso sistemi più naturali di controllo degli insetti fitofagi. *Atti Acc. Georgofili XXXIX* (168° dall'inizio), Quaderni 1992, III:23-47.
- Spurgin P.A., Chomba R.S.K. 1999. The Bahi Plains: An additional red locust outbreak area in central Tanzania? *Insect-Science and its Application*, 19:277-282.
- Tallamy D.W., Raupp M.J. (eds.) 1991. *Phytochemical induction by herbivores*. J. Wiley & Sons Inc., New York.
- Turner N.C., Kramer P.J. (eds.) 1980. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley Interscience Publication, New York.
- Vité J.P. 1961. The influence of water supply on oleoresin exudation pressure and resistance to bark beetle attack in *Pinus ponderosa*. *Contrib. Boyce Thompson Inst. Pl. Res.*, 21:37-66.
- Wangboonkong S. 1981. Chemical control of cotton insect pests in Thailand. *Tropical-Pest-Management*, 27:495-500.
- White T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63:90-105.
- Wyn Jones R.G. 1984. Phytochemical aspects of osmotic adaptation. In: Timmermann B.N., Steelink C., Loewus F.A. (eds.): *Phytochemical adaptations to stress*. *Rec. Adv. in Phytochem.*, 18:55-78. Plenum, New York.
- Zocchi R. 1959. Il problema delle epidemiologie negli insetti. *Ann. Acc. It. Sc. For.*, VIII:1-30.