



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dip. Territorio e Sistemi Agro-Forestali
(TESAF)

Dip. di Agronomia Animali Alimenti Risorse Naturali e Ambiente
(DAFNAE)

Tesi di laurea magistrale in Scienze Forestali e Ambientali;

**Analisi della competizione interspecifica
fra specie native ed esotiche di coleotteri scolitidi
(Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae)**

Relatore:

Prof. Massimo Faccoli

Correlatore:

Dott. Davide Rassati

Laureanda:

Eva Pioggiarella

Matricola n. 1110979

ANNO ACCADEMICO 2016-2017

INDICE

RIASSUNTO	5
ABSTRACT	6
1. INTRODUZIONE.....	7
1.1 Le specie invasive	7
1.2 Gli insetti del legno	8
1.2.1 Specie esotiche di insetti del legno	10
1.3 Gli scolitidi xylomicetofagi o <i>ambrosia beetles</i>	11
1.4 Impatti delle specie invasive di scolitidi xilomicetofagi nell'ambiente di introduzione.....	13
1.4.1 La competizione interspecifica tra specie esotiche e native	15
2. OBIETTIVI DEL LAVORO	17
3. MATERIALI E METODI.....	18
3.1 Le specie in esame.....	18
3.2 La raccolta degli insetti	19
3.3 L'allevamento di laboratorio	20
3.4 Schema sperimentale	21
3.5 Raccolta dei dati	22
3.6. Analisi statistica	23
4. RISULTATI.....	25
4.1 Risultati generali.....	25
4.2 Effetto della competizione intraspecifica e interspecifica.....	27
4.3 Trend temporale dello sfarfallamento	28
5. DISCUSSIONI.....	32
6. BIBLIOGRAFIA	35
7. SITOGRAFIA	44
RINGRAZIAMENTI.....	45

RIASSUNTO

Il fenomeno dell'introduzione di organismi alieni è un processo che avviene ormai da secoli ed è considerato a tutti gli effetti come una minaccia a livello globale. Tra gli insetti, le specie xilofaghe sono considerate come gli organismi invasivi di maggiore successo grazie alla loro capacità di essere trasportati all'interno di una vasta gamma di materiali legnosi, dove possono sfuggire alle misure di controllo preventivo e superare eventuali condizioni climatiche avverse che si presentano durante gli spostamenti. Una volta entrati e stabiliti all'interno del nuovo ambiente, possono causare gravi danni al patrimonio forestale del paese con conseguenze economiche e ambientali. In particolare, le specie invasive possono competere con quelle autoctone, causando degli impatti negativi sulle comunità indigene e, nei casi più gravi, l'estinzione.

Gli scolitidi xilomicetofagi, conosciuti anche come *ambrosia beetles*, si nutrono per lo più a spese di funghi con cui sono in simbiosi e che vengono "coltivati" dagli adulti all'interno delle gallerie di riproduzione scavate nello xilema. Dato che nessuno studio specifico è stato condotto per valutare l'esistenza di una concorrenza interspecifica tra scolitidi xilomicetofagi nativi ed esotici, lo scopo principale di questo studio è stato quello di indagare il possibile verificarsi di un tale meccanismo tra due specie molto comuni, *Xyleborinus saxesenii* e *Xylosandrus crassiusculus*, rispettivamente nativa e non nativa per l'Europa. La raccolta delle femmine adulte di tali specie è stata effettuata attraverso l'uso di trappole a feromoni collocate presso un parco urbano a dominanza di latifoglie situato all'interno del campus dell'Università di Padova (Legnaro, Italia). Successivamente, gli scolitidi sono stati allevati all'interno di provette con una dieta artificiale a base di segatura di faggio, conosciuto come ospite potenziale di entrambe le specie in esame. Con questo esperimento sono state testate sia la competizione intraspecifica che quella interspecifica. Nel primo caso, le femmine della medesima specie sono state forzate a riprodursi insieme, mentre nel secondo caso sono state costrette a riprodursi insieme alle femmine dell'altra specie.

I risultati hanno dimostrato l'esistenza di un meccanismo competitivo tra specie esotiche e native di scolitidi xilomicetofagi. È infatti emersa una forte diminuzione nella performance riproduttiva nel momento in cui due individui della stessa specie o di specie diversa venivano fatti crescere insieme. In particolare, *X.saxesenii* ha sofferto molto di più per la concorrenza interspecifica, mentre *X. crassiusculus* ha risentito maggiormente per la concorrenza intraspecifica.

Data la scarsità di studi riguardo la competizione tra specie di scolitidi xilomicetofagi native ed esotiche, l'obiettivo della ricerca futura sarà quello di comprendere in modo più approfondito tale meccanismo.

ABSTRACT

Invasions by alien species involve a high cost for agriculture, horticulture and forestry every year. In the last decades, the faster and more globalized commercial trade, associated with climate change, has facilitated the arrival and the establishment of alien organisms in new countries, with the result of a higher rate of alien species introductions. Among the insects, bark- and wood-boring beetles are recognized as highly successful invaders as they can be easily transported within any type of woody material, where they can shelter preventive control measures and overcome the adverse climatic conditions. Once they have entered and established in the new country, they can cause severe damage to the indigenous forests, with serious economic and environmental consequences. Specifically, invasive species can compete with indigenous ones, causing adverse impacts on indigenous communities and, in the most serious cases, extinction.

Xylomycetophagous scolytids, also known as *ambrosia beetles*, feed mostly on symbiotic fungus which are "grown" by adults within the reproduction galleries in the xylem.

Given that no specific study has been conducted to assess the existence of inter-specific competition among ambrosia beetles, the main aim of our study was to investigate the possible occurrence of such mechanisms between two very common ambrosia beetle species, *Xyleborinus saxesenii* and *Xylosandrus crassiusculus*, respectively native and non-native to Europe.

The collection of adult females of these species was carried out through the use of *multi-funnel* traps, located in a hardwood-dominated urban park located within the campus of the University of Padua (Legnaro, Italy). Subsequently, the scolytids were fed in test tubes with an artificial beech saw (*Fagus sylvatica* L.) diet known as the potential host of both the species. With this experiment both intraspecific and interspecific competition was tested. In the first case, females of the same species were forced to reproduce together, while in the second case they were forced to reproduce together with the other species.

The results demonstrated the existence of a competitive mechanism between exotic and native species of ambrosia beetles. In fact, there has been a big reduction in brood production when individuals of the same or different species were grown together. In particular, *X. saxesenii* suffered much more for interspecific competition, while *X. crassiusculus* was most affected by intraspecific competition.

Given the scarcity of studies regarding the competition between native and exotic ambrosia beetles, the objective of future research will be to understand this mechanism more thoroughly.

1. INTRODUZIONE

1.1 Le specie invasive

Le specie esotiche invasive sono animali, piante o altri organismi introdotti in luoghi situati al di fuori del loro areale di distribuzione naturale dove si stabiliscono e si diffondono, generando diversi impatti negativi sugli ecosistemi locali (IUCN 2011). Negli ultimi decenni si è assistito ad un forte aumento del numero di specie esotiche che sono state introdotte in paesi diversi da quello di origine. La crescita degli spostamenti dell'uomo ed il commercio sempre più consistente e globalizzato, unito al fenomeno dei cambiamenti climatici, ne ha favorito infatti l'introduzione, la stabilizzazione e la diffusione in nuovi territori (Hulme 2009). A tal proposito, l'Europa ospita un numero notevole di specie esotiche. Gli invertebrati terrestri rappresentano uno dei gruppi più numerosi di organismi introdotti in Europa. Finora sono 1.296 le specie provenienti da altri continenti, cui si aggiungono 221 specie cosmopolite di origine incerta. Inoltre, 964 specie di origine europea sono state "introdotte" in aree diverse dello stesso continente. Di queste ultime, più della metà sono specie originarie dell'Europa continentale recentemente osservate sulle isole, mentre un'ulteriore percentuale significativa è rappresentata da specie mediterranee da poco rilevate nelle aree settentrionali e occidentali dell'Europa (DAISIE 2009).

Gli artropodi, soprattutto gli insetti, rappresentano circa il 94% degli invertebrati terrestri esotici. Le specie di insetti alieni stabilizzate in Europa sono 1.306 ed appartengono a 16 ordini diversi già presenti nell'entomofauna nativa. Coleoptera ed Hemiptera sono quelli maggiormente rappresentati, costituendo rispettivamente il 29% e il 26%, seguiti da Hymenoptera (15%), Lepidoptera (10%), Diptera (7%), Thysanoptera (4%), Psocoptera (3%), Phtiraptera (2%), e Blattodea (2%); gli altri ordini (Orthoptera, Collembola, Siphonaptera, Phasmatodea, Dermaptera, Isoptera, Zygentoma) rappresentano meno dell'1% ciascuno (DAISIE 2009). All'interno dell'Europa, però, vi è una notevole discrepanza tra il numero di specie stabilizzate nelle diverse nazioni; in particolare, nel bacino del Mediterraneo si registra il maggior numero di specie aliene, le quali sono rappresentate soprattutto da coleotteri xilofagi (Rassati et al. 2016). Infatti, il clima caratterizzato da estati calde e secche ed inverni miti e piovosi, così come la grande diversità di specie legnose che contraddistinguono l'ambiente mediterraneo, hanno favorito l'introduzione di diverse specie di insetti alieni nel corso degli ultimi decenni (Kirkendall e Faccoli 2010; Marini et al. 2011). Ad ogni modo, considerando le specie esotiche di coleotteri xilofagi, Italia, Francia e Spagna registrano il più alto numero di specie stabilizzate (Rassati et al. 2016). Tra questi, vi sono specie potenzialmente molto dannose che stanno causando o hanno causato seri problemi sia in ambiente urbano che in ambiente naturale e sono pertanto considerate delle vere e proprie minacce.

Tra gli insetti xilofagi legati a specie di importanza ornamentale si annoverano, ad esempio, *Anoplophora chinensis* e *A. glabripennis*, due cerambicidi asiatici la cui diffusione in Italia settentrionale sta provocando gravi problemi di gestione del verde urbano. Anche le foreste sono interessate dall'arrivo di fitofagi invasivi provenienti da altri continenti, come ad esempio *Xylosandrus germanus*, uno scolitide di origine asiatica che ha recentemente invaso i castagneti ed è stato segnalato anche in popolamenti di conifere (Battisti et al. 2013).

Gli insetti xilofagi invasivi possono essere facilmente trasportati attraverso il commercio internazionale di prodotti legnosi, quali tronchi o legname per l'industria, ma soprattutto imballaggi quali pallet o casse all'interno dei quali possono eludere i controlli fitosanitari e superare le condizioni avverse che si verificano durante gli spostamenti (Brockerhoff et al. 2006b). Tutte le misure preventive come la scortecciatura, la fumigazione, l'irrigazione, i trattamenti con il calore o mediante l'utilizzo di prodotti chimici che sono imposti dalle normative internazionali (ISPM-15) non sono in grado di impedire completamente il rischio di infestazioni del materiale legnoso (Skarpaas e Økland 2009). Per queste ragioni, gli insetti xilofagi sono considerati come il gruppo di specie invasive di maggior successo (Haack 2006).

1.2 Gli insetti del legno

I coleotteri rappresentano l'ordine più numeroso della classe degli insetti e comprendono specie responsabili di gravi danni all'economia forestale e agli ecosistemi. In particolare, gli insetti xilofagi sono organismi in grado di utilizzare sostanze legnose per completare l'intero ciclo di sviluppo o parte di esso, provocando l'alterazione delle caratteristiche del legno e la possibile morte dell'albero. Essi sono insetti olometaboli che presentano una notevole varietà di forme e dimensioni, caratterizzati dalla trasformazione del primo paio di ali in strutture sclerificate, dette elitre, che proteggono le ali posteriori addette al volo. Larve e adulti sono dotati di un robusto apparato boccale masticatore che consente di tritare materiali coriacei (Battisti et al. 2013). Nonostante il gruppo di coleotteri legati al legno includa un vasto numero di famiglie, tre sono quelle più comunemente intercettate come specie esotiche: gli scolitidi (Curculionidae; Scolytinae), i cerambicidi (Cerambycidae) e i buprestidi (Buprestidae) (Kirkendall e Faccoli 2010; Sauvard et al. 2010).

La sottofamiglia dei coleotteri scolitidi comprende insetti di dimensioni piccole o piccolissime, dalla forma allungata, per lo più cilindrica e dai colori scuri (Fig. 1a). In alcune specie, le elitre presentano la parte posteriore declive e fornita di rilievi tegumentali. La struttura

degli adulti degli scolitidi rivela una speciale attitudine allo scavo di gallerie nei tessuti corticali e legnosi.

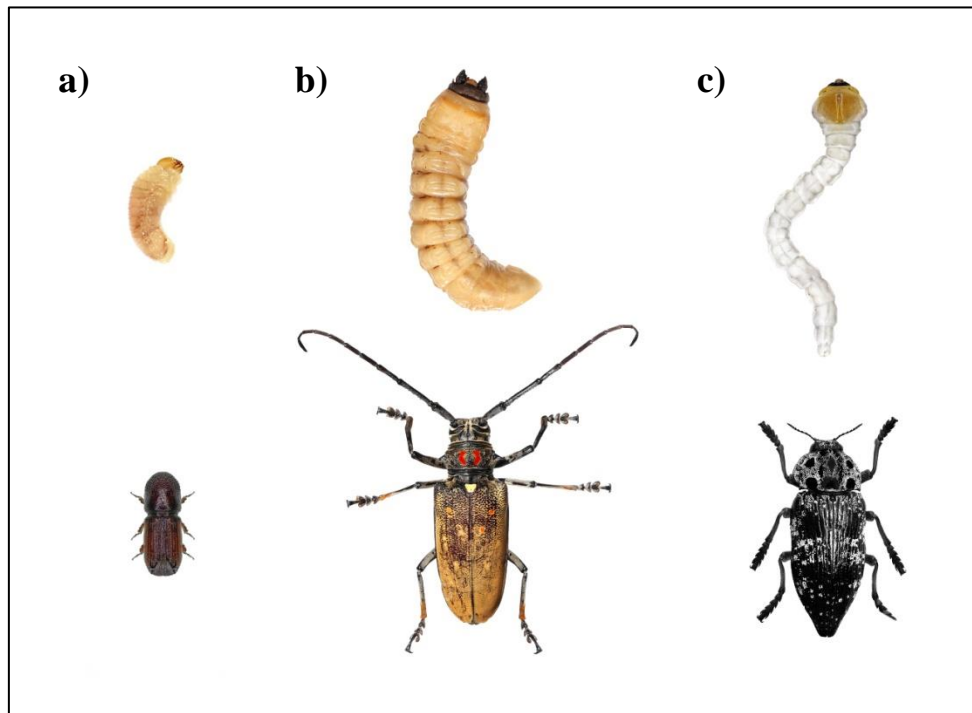


Figura 1: Adulti e larve delle principali famiglie di coleotteri di interesse forestale: a) Scolitidi; b) Cerambicidi; c) Buprestidi. Immagine tratta da “www.shutterstock.com”.

Gli scolitidi (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), sono rappresentati in tutto il mondo da poco più di 6000 specie descritte in almeno 225 generi (Knížek e Beaver 2004). Si tratta di insetti tipicamente forestali che attaccano sia alberi vivi ma indeboliti da siccità, defogliazioni, danni da neve o da vento, marciumi radicali, sia piante recentemente morte o abbattute con floema ancora fresco. Solo nel caso di forti pullulazioni possono attaccare anche piante sane e vigorose, rendendole vulnerabili tramite attacchi di massa continui nel tempo. Non sfruttano mai lo stesso substrato due volte, in quanto alterano quest’ultimo rendendolo non disponibile per la generazione successiva. Il danno è rappresentato dalla morte dell’albero nel giro di poche settimane e dall’alterazione delle caratteristiche meccaniche del legno a causa di funghi simbiotici. Per questi motivi alcuni di essi rappresentano una delle principali minacce dal punto di vista ecologico ed economico, soprattutto per quanto riguarda i boschi di conifere (Raffa et al. 2008; Lieutier 2004). Le specie appartenenti a questa famiglia, a seconda delle abitudini alimentari, presentano diversi comportamenti e vengono pertanto classificati in: floematici, xilomicetofagi e spermofagi (Battisti et al. 2013). I primi, conosciuti anche come *bark beetles*, o coleotteri della corteccia, utilizzano come cibo e sede di riproduzione i tessuti floematici; i secondi, conosciuti anche come *ambrosia beetles*, si nutrono per lo più a spese di funghi con cui sono in simbiosi e che vengono “coltivati”

dagli adulti all'interno delle gallerie di riproduzione scavate nello xilema; gli ultimi, conosciuti anche come *seed borers*, si sviluppano a spese di semi o frutti legnosi.

I coleotteri cerambicidi (Fig. 1b) hanno dimensioni medie e grandi, una peculiare forma allungata ed antenne molto lunghe che possono superare la lunghezza dell'intero corpo dell'insetto. Le larve sono bianche, di forma allungata e spesso apode; esse si sviluppano comunemente sotto la corteccia di alberi morti o deperenti (Battisti et al. 2013).

La famiglia dei buprestidi (Fig. 1c), infine, comprende insetti di medie e piccole dimensioni. Gli adulti presentano una forma più o meno allungata e talvolta sono caratterizzati da vivaci colori metallici. Le larve sono xilofaghe, bianche, molto allungate e si sviluppano tra la corteccia ed il legno o nello xilema (Battisti et al. 2013).

1.2.1 Specie esotiche di insetti del legno

Nel corso degli ultimi decenni, nelle regioni mediterranee si è assistito all'introduzione di diverse specie aliene, favorite dal clima secco e caldo con inverni miti e dalla grande diversità di specie legnose come possibili alberi ospite (Kirkendall e Faccoli 2010; Marini et al. 2011). Tra gli insetti esotici stabiliti nei paesi del Mediterraneo, la maggior parte è rappresentata da coleotteri xilofagi, che possono essere facilmente trasportati tra i continenti in tutti i tipi di materiali legnosi. Essi provengono da 6 regioni del mondo: Africa, Asia, Australia, Nord America, Centro-America e Sud-America. La maggior parte di queste specie invasive è rappresentata da scolitidi (15 generi, 18 specie) e cerambicidi (12 generi, 14 specie), mentre i buprestidi sono rappresentati da una sola specie. Tra gli scolitidi, *Xylosandrus* è il genere maggiormente rappresentato con quattro specie, mentre tra i cerambicidi, i generi più numerosi sono *Anoplophora* e *Phoracantha*, con due specie ciascuno. Le principali ragioni che spiegano perché le specie aliene sono rappresentate principalmente da scolitidi sono essenzialmente tre: in primo luogo, le piccole dimensioni li rendono difficili da rilevare; in secondo luogo, il numero di individui che arriva ai punti di entrata è generalmente più elevato per gli scolitidi; infine, la possibilità di accoppiamento e stabilimento degli scolitidi viene incrementata grazie a specifici feromoni di aggregazione, che permettono di individuare il partner all'interno dell'ambiente di introduzione (Rassati et al. 2016).

Nonostante la minor estensione, il bacino del Mediterraneo è particolarmente ricco di coleotteri xilofagi alieni rispetto alle regioni temperate d'Europa (Kirkendall e Faccoli 2010). Esistono grandi differenze nella distribuzione delle specie esotiche tra i paesi del Mediterraneo. Infatti, Italia, Francia e Spagna ospitano il maggior numero di specie esotiche (24, 15 e 10, rispettivamente), seguiti da Israele (6), Malta e Croazia (5) (Fig. 2). Inoltre, l'Italia ospita l'83% di

scolitidi esotici, tra i quali 7 specie sono presenti esclusivamente in questo paese, e il 64% dei cerambicidi esotici, di cui tre specie esclusive. La Francia, al contrario, conta solo il 50% di scolitidi alieni, di cui due specie esclusive, e il 43% di cerambicidi alieni, tutti condivisi con altri paesi. Tali differenze possono essere dovute a diversi fattori, come la lunghezza della costa, il numero e le dimensioni delle vie di ingresso e la composizione delle foreste (Haack 2001, 2006; Rassati et al 2015a). Inoltre, il monitoraggio specifico o il rilevamento precoce in un determinato paese, può pregiudicare la possibilità di registrazione di specie esotiche (Kirkendall e Faccoli 2010).

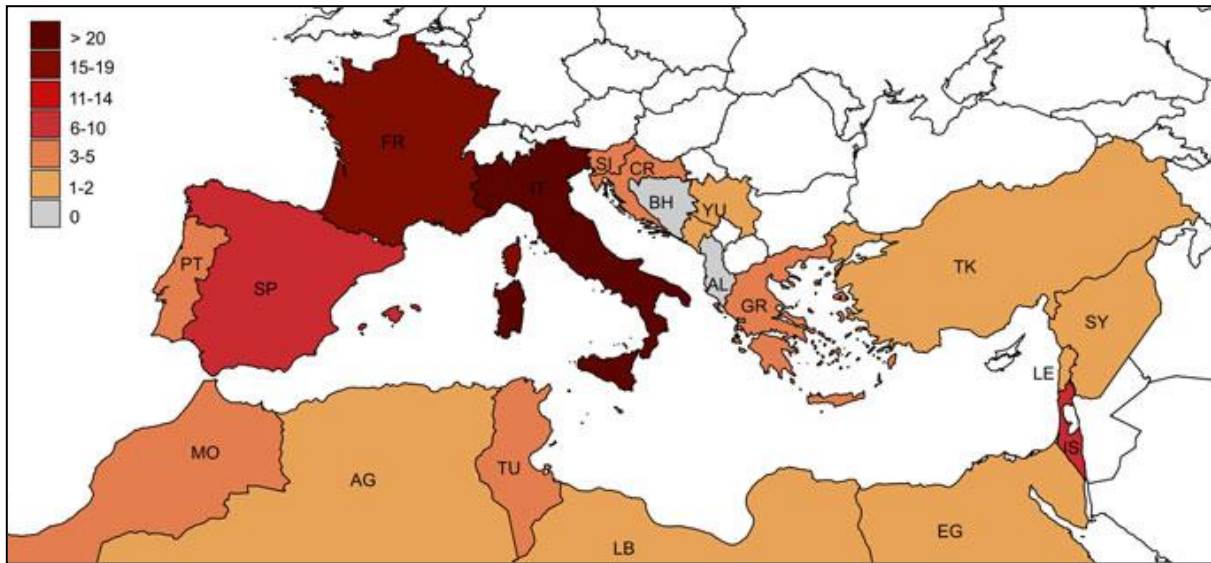


Figura 2: Colonizzazione da parte di coleotteri xilofagi alieni nei paesi mediterranei (Scolytinae, Cerambycidae, Buprestidae e Platypodinae) (Rassati et al. 2016).

1.3 Gli scolitidi xilomicetofagi o *ambrosia beetles*

Gli scolitidi xilomicetofagi sono le specie esotiche di maggior successo (Haack 2006). La facilità con cui questi insetti si stabiliscono e diffondono in un nuovo ambiente può essere spiegata da alcune caratteristiche intrinseche che essi posseggono, quali la specializzazione trofica con funghi simbionti, l'ampia gamma di potenziali ospiti, l'accoppiamento tra individui consanguinei e la riproduzione aplodiploide (Kirkendall 1983; Jordal et al. 2001; Hulcr et al. 2007a; Marini et al. 2011; Rassati et al. 2016a). Questo particolare gruppo di scolitidi vive, infatti, in simbiosi con funghi che permettono all'insetto di svilupparsi nei tessuti legnosi, notoriamente poveri di sostanze nutritive (Faccoli et al. 2015). Le gallerie sono perfettamente circolari e vengono scavate solamente dagli adulti, mentre quelle larvali sono assenti. Le femmine scavano in profondità nel legno lunghe gallerie che si ramificano o dilatano a formare vere e proprie camere entro le quali vengono deposte le uova (Fig. 3).



Figura 3: Sistema di gallerie materne scavate nel legno. Immagine tratta da “www.invasive.org”.

Le larve non si cibano direttamente del legno, ma piuttosto del micelio di funghi che vengono coltivati dagli adulti all'interno delle gallerie. Gli scolitidi appartenenti a questo gruppo, colonizzano principalmente ceppaie, tronchi e alberi morti o fortemente indeboliti e si trovano solo nel legno fresco non scortecciato. Al termine dello sviluppo larvale, dopo la metamorfosi, i nuovi adulti abbandonano i sistemi riproduttivi nei quali si sono sviluppati, ripercorrendo a ritroso le gallerie scavate dalle madri (Faccoli et al. 2015). Il numero di gallerie non è molto elevato ed i funghi simbiotici non sono molto aggressivi, pertanto il legno conserva in parte le proprie caratteristiche meccaniche. Le larve di ambrosia, a differenza della maggior parte delle larve degli olometaboli, possono muoversi e nutrirsi in modo indipendente all'interno del nido, senza necessitare di cure da parte degli adulti (Biedermann et al. 2011).

I coleotteri appartenenti al gruppo ambrosia sono altamente sociali e sono olometaboli, per cui l'individuo allo stadio giovanile presenta caratteristiche completamente diverse da quelle dell'adulto dal punto di vista morfologico, ecologico e funzionale. Infatti, durante la fase pupale, gli individui si trasformano riorganizzando la propria morfologia, che designa larve e adulti a specializzarsi in diversi compiti. La prole larvale e adulta di una singola fondatrice coopera alla cura della nidiata, alla manutenzione della galleria e alla coltura dei funghi, mostrando una chiara divisione del lavoro tra larve e adulti all'interno della colonia. Le larve partecipano alla cura della covata, ingrandiscono le gallerie e contribuiscono all'igiene di quest'ultime. Lo sforzo cooperativo delle femmine adulte nella colonia e il momento della loro dispersione, dipendono dal numero di

fratelli destinatari (larve e pupe), dalla presenza della madre e dal numero di individui adulti. Ciò suggerisce che l'aiuto altruistico è innescato dalle esigenze delle covate dipendenti dalle cure. Questa peculiare modalità di sviluppo è uno dei principali motivi alla base del loro successo ecologico (Biedermann et al. 2011).

Le abitudini riproduttive svolgono un ruolo chiave nel determinare le possibilità per gli scolitidi xilomicetofagi di stabilirsi in un nuovo paese (Jordal et al. 2001; Marini et al. 2011.). In particolare, questi ultimi si riproducono tramite “inbreeding”, ossia incroci tra individui consanguinei. Ne consegue una minor esposizione a predatori e parassitoidi durante la ricerca del partner, ma anche una maggior esposizione alla cosiddetta “inbreeding depression” che comporta l'aumento dell'espressione di alleli recessivi potenzialmente deleteri. Tuttavia, per ovviare a questo problema, la femmina può modificare la sex-ratio aumentando il numero di individui di sesso maschile che possono lasciare il nido volando per brevi distanze alla ricerca di una femmina diversa dalla madre con la quale accoppiarsi.

Gli scolitidi xilematici sono inoltre, nella maggior parte dei casi, polifagi (Beaver 1979; Kirkendall 1983); la mancanza della specificità dell'ospite è considerata una delle principali ragioni per cui questi insetti sono considerati specie invasive di grande successo (Kirkendall e Faccoli 2010). La maggior parte dei coleotteri xilofagi alieni, infatti, è rappresentata da specie polifaghe (68%, di cui 12% scolitidi, 9% cerambicidi, 1% buprestidi e 1% ambrosia).

Infine, tipico degli insetti eusociali, come ambrosia beetles, è l'aplodiploidia, un fenomeno genetico di determinazione del sesso in cui le femmine sono diploidi, mentre i maschi sono aploidi, in quanto nascono da uova non fecondate. Questo fenomeno, unito al sistema di accoppiamento tra consanguinei, aumenta la relazionalità all'interno delle colonie e contribuisce all'evoluzione sociale (Biedermann et al. 2011).

1.4 Impatti delle specie invasive di scolitidi xilomicetofagi nell'ambiente di introduzione

Qualsiasi specie esotica introdotta in un ambiente diverso da quello nativo rappresenta un potenziale rischio in quanto può causare gravi danni di tipo ecologico, economico e sanitario. Se da un punto di vista ambientale le specie esotiche sono in grado di minacciare la diversità biologica attraverso una riduzione della variabilità genetica, modificare i rapporti trofici tra gli organismi nativi e determinare, nei casi più gravi, l'estinzione di specie endemiche e l'alterazione di habitat ed ecosistemi (Hulme 2007; Mooney e Cleland 2000), da un punto di vista economico possono causare gravi danni all'agricoltura, orticoltura e habitat forestali (Pimentel et al. 2005; Vilà et al. 2009). La maggiore o minor aggressività di una specie di nuova introduzione all'interno del nuovo ambiente

dipende da numerosi fattori e dinamiche spesso complesse (es. presenza di nicchie vacanti o inutilizzate, assenza di parassiti e predatori, limitata biodiversità locale, possibili disturbi verificatisi prima o durante l'invasione, ecc.) (Mack et al. 2000). Ad ogni modo, nel caso degli scolitidi xilematici, gli impatti sono stati registrati sia da un punto di vista economico che ecologico.

Sebbene la maggior parte degli insetti non nativi appartenenti al gruppo ambrosia sembra essere innocua, alcuni di essi possono causare gravi danni economici all'ambiente invaso (Hulcr & Dunn 2011; Ploetz et al. 2013; Ranger et al. 2015; Ranger et al. 2016). Un esempio è rappresentato da *Xylosandrus germanus*, uno scolitide di origine asiatica, poi introdotto in Nord America, Germania, Belgio, Francia e Svizzera. Nel 1998 è stato segnalato anche in Italia settentrionale (Battisti et al. 2013). Si tratta di una specie polifaga i cui danni, in alcuni casi, possono essere di lieve entità, a carico di piante già gravemente deperenti per altre cause, spesso in associazione con altri insetti xilofagi o funghi agenti di carie o marciumi. In altri casi si può assistere alla colonizzazione di assortimenti legnosi di prima lavorazione in bosco o in piazzale, con sensibili deprezzamenti del legname (Battisti et al. 2013). L'impatto economico deriva sia dallo scavo delle gallerie larvali sia dalla colorazione del legno causata dal fungo del quale l'insetto si nutre (Faccoli 2010b). I casi più gravi sono quelli che riguardano i castagneti da frutto o gli impianti di latifoglie da legno, in particolare di noce (Battisti et al. 2013). Un altro scolitide responsabile di gravi danni economici è *Xylosandrus crassiusculus*, una specie originaria dell'Asia tropicale, da dove è stata introdotta in diverse regioni tropicali dell'Africa, in Nord America e, dal 2003, anche in Italia (Battisti et al. 2013). Esso colonizza diverse specie arboree, sia conifere che latifoglie (Faccoli 2010). I danni tecnologici causati da questo scolitide derivano dall'intricato sistema di gallerie scavate in profondità nel legno (Battisti et al. 2013). È considerato come un potenziale parassita nei vivai, frutteti e piantagioni e la sua colonizzazione diffusa porta inevitabilmente alla morte dell'albero ospite (Pennacchio et al. 2003).

La diffusione incontrollata di specie al di fuori del loro areale di distribuzione originario, oltre a ripercussioni di carattere economico, può portare anche a seri impatti di tipo ecologico sugli ecosistemi nativi. Le specie di insetti letali per gli alberi possono influenzare fortemente la distribuzione e l'abbondanza della vegetazione arborea (Boland 2016; O'Donnell et al. 2016; Umeda et al. 2016), provocando un effetto indiretto sugli ecosistemi nativi (Chupp & Battaglia 2014). Gli impatti ecologici ai danni delle specie autoctone e degli ecosistemi possono essere esercitati attraverso diversi meccanismi, ad esempio, competendo per il cibo o per lo spazio, condividendo nemici naturali con le specie autoctone o veicolando malattie (Kenis et al. 2008). Inoltre, alcuni studi suggeriscono l'esistenza di un impatto diretto sulle comunità indigene dovuto

alla dominanza delle specie invasive rispetto a quelle native (Oliver & Mannion 2001; Bouget & Noblecourt 2005; Miller & Rabaglia 2009; Miller et al. 2015; Rassati et al. 2016b).

1.4.1 La competizione interspecifica tra specie esotiche e native

Nelle invasioni biologiche, le specie alloctone possono influenzare quelle autoctone attraverso diversi meccanismi (Mooney & Cleland 2001; Kenis et al. 2009; Gandhi e Herms 2010; Økland et al. 2011; Tobin 2015; Cameron et al. 2016). Tra questi, la concorrenza interspecifica, con conseguente esclusione competitiva o sostituzione nicchia, è molto comune negli insetti (Denno et al. 1995; Duyck et al. 2004; Bohn et al. 2007; Cheng et al. 2009; Mikissa et al. 2013; Hogg & Daane 2015; Howe et al. 2015). In generale, la competizione è un'interazione biotica negativa tra individui che si instaura quando una risorsa diviene limitata rispetto al numero di quanti la utilizzano. Essa rappresenta un forte agente selettivo, il cui effetto si esplica sulla fecondità, l'accrescimento e la sopravvivenza di una popolazione. Per gli animali, le risorse limitanti sono tipicamente il cibo e l'acqua, ma anche lo spazio fisico nel caso di organismi territoriali, il partner per l'accoppiamento, i siti di svernamento e ovideposizione nel caso degli insetti, etc. La competizione può essere distinta in intraspecifica, ossia tra individui della stessa specie, ed interspecifica, cioè tra individui appartenenti a specie diverse. Non è ancora chiaro se tali meccanismi si possano verificare tra scolitidi xilomicetofagi nativi ed esotici (Miller et al. 2015; Iidzuka et al. 2016), ma sono presenti indicazioni contrastanti.

Da un lato, la spiccata polifagia di questi insetti e, di conseguenza, la possibilità di fornire di diverse nicchie ecologiche (Wood 1982; Oliver & Mannion 2001; Hulcr et al. 2007a; Sanguansub et al. 2012; Iidzuka & Osawa 2016), porta a pensare ad una scarsa probabilità di interazione tra specie esotiche e native, escludendo la possibilità che si instauri una competizione tra di esse. D'altra parte, nell'ambiente di invasione, le specie esotiche possono mostrare preferenze verso alcune specie arboree (Ranger et al. 2015; Rassati et al. 2016b) che potrebbero sovrapporsi con quelle preferite dai coleotteri nativi, portando ad una coesistenza di più specie all'interno degli stessi alberi (Sonè et al. 1998; Kendra et al. 2011; Carrillo et al. 2014; Iidzuka & Osawa 2016). Tuttavia, non è ancora chiaro se tutto ciò possa portare all'innesco di meccanismi competitivi tra specie esotiche e native.

Per di più, data la simbiosi obbligata con i funghi, quando diverse specie di coleottero colonizzano uno stesso albero, sia gli insetti che i funghi ad essi associati possono entrare in competizione. Infatti, i coleotteri adulti di una specie possono influenzare negativamente l'altra, distruggendo le sue gallerie o diminuendo la quantità di materiale fungino a disposizione per il nutrimento delle sue

larve. Anche i funghi simbiotici possono competere per lo spazio e per le sostanze nutritive legnose (Klepzig & Wilknes 1997; Ryan et al. 2011; Castrillo et al. 2016), con conseguente ripercussione sullo sviluppo larvale o sulla produzione della covata (Castrillo et al. 2012;. Castrillo et al. 2016).

2. OBIETTIVI DEL LAVORO

Dato che al momento attuale in letteratura non è presente alcuno studio che valuti l'esistenza di una concorrenza interspecifica tra scolitidi xilomicetofagi, il principale obiettivo del presente lavoro è stato quello di indagare sull'esistenza di un possibile meccanismo competitivo che si instauri tra due specie di scolitidi xilematici molto comuni nel nord-Italia, *Xyleborinus saxesenii* e *Xylosandrus crassiuculus*, rispettivamente nativa e non nativa per l'Europa.

In particolare, tramite l'allevamento in laboratorio, si è deciso di testare:

- l'influenza della concorrenza tra queste due specie sulla produzione di covata, osservando il numero medio di discendenti emersi da ogni colonia;
- il risultato della competizione intraspecifica sulla creazione di nuovi individui per entrambe le specie;
- inoltre, è stato confrontato l'effetto della competizione interspecifica con quello della concorrenza intraspecifica, evidenziando il trend seguito dalle due specie di coleottero.

3. MATERIALI E METODI

3.1 Le specie in esame

Le specie prese in considerazione sono state due: *Xyleborinus saxesenii* Ratzeburg e *Xylosandrus crassiusculus* (Motschulsky). Entrambe appartengono alla sottotribù Xyleborina, uno dei gruppi più diversificati ed economicamente più importanti di coleotteri scolitidi, che conta circa 1400 specie per lo più originarie delle aree tropicali del pianeta (Hulcr et al. 2007). Solo sei specie sono invece note come native per l' Europa (Balachowsky 1949; Pfeffer 1995), tra le quali *X. saxesenii* (Fig. 4a e 4b) è quella più diffusa (Balachowsky 1949; Wood and Bright 1992; Pfeffer 1995). Si tratta di una specie generalmente mono o bivoltina, con le femmine che colonizzano le piante ospiti in aprile-maggio scavando gallerie nel legno (Battisti et al. 2013). Tuttavia, il numero di generazioni all'anno è correlato alla temperatura. In Europa centrale l'insetto compie da una a due generazioni, ma nei climi più caldi è probabile che la riproduzione sia continua, con tutte le fasi di sviluppo presenti in qualsiasi periodo dell'anno. Questa specie attacca soprattutto latifoglie, ma è stata segnalata anche a carico di conifere.

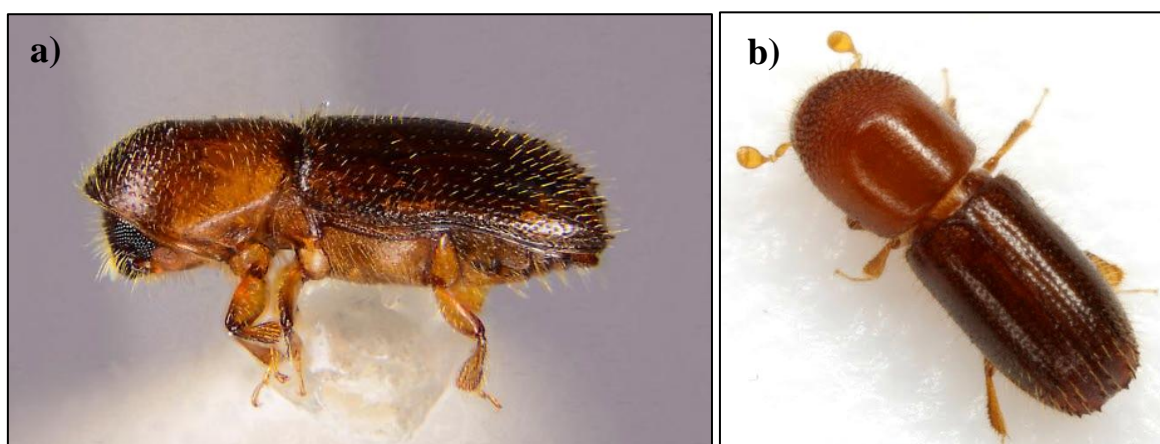


Figure 4: *X. saxesenii* vista laterale (a) e vista dorsale (b). Immagini tratte da “www.bugguide.net”.

X. crassiusculus (Fig. 5a e 5b) è una specie originaria dell'Asia tropicale e dal 2003 è presente anche in Italia (Battisti et al. 2013). La specie è estremamente polifaga su latifoglie, ma è stata segnalata occasionalmente anche su pini (Battisti et al. 2013). Essa è considerata come un potenziale parassita nei vivai, frutteti e piantagioni e la sua colonizzazione porta inevitabilmente alla morte dell'albero ospite (Pennacchio et al. 2003). Dal 2010 sono comparse gravi pullulazioni in alcune piantagioni di castagno da frutto del Veneto (Battisti et al. 2013). *X. crassiusculus* compie solitamente due generazioni l'anno, con volo primaverile di avvio della prima generazione in

maggio inoltrato e svernamento degli adulti di seconda generazione all'interno delle piante colpite durante l'estate (Battisti et al. 2013).

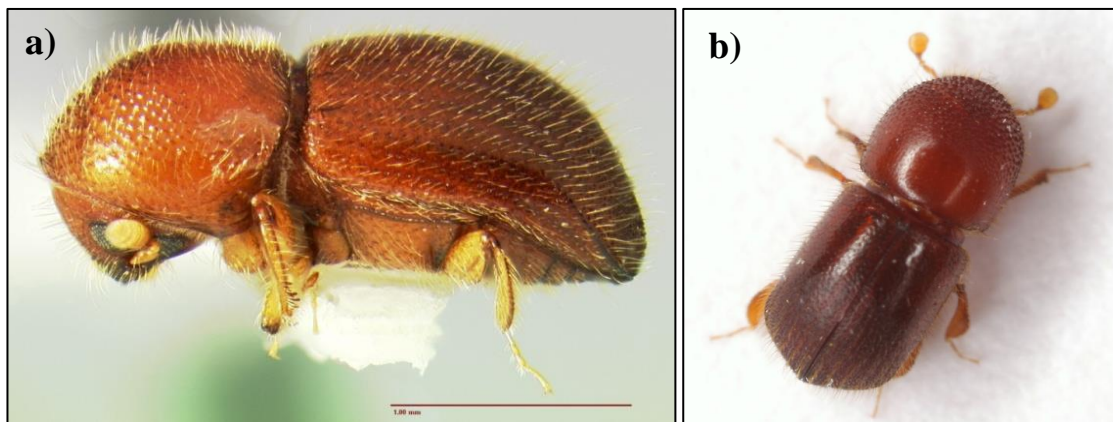


Figure 5: *X. crassiusculus* vista laterale (a) e vista dorsale (b) Immagine tratta da www.lsuinsects.org e www.bugguide.net, rispettivamente.

Pur appartenendo a differenti generi, *X. saxesenii* e *X. crassiusculus* presentano alcune caratteristiche comuni: entrambe sono altamente polifaghe ed in grado di colonizzare una grande varietà di specie di alberi (Wood 1982); sono considerate come specie invasive di grande successo, in grado di stabilizzarsi e diffondersi nei paesi in cui sono state involontariamente introdotte attraverso il commercio internazionale (Kirkendall and Faccoli 2010; Haack and Rabaglia 2013); gli adulti di entrambe le specie sono esclusivamente micetofagi, nutrendosi solamente di tessuti fungini (Kirkendall et al. 2015). Tuttavia, queste specie presentano una sostanziale differenza per quanto riguarda la simbiosi mutualistica con i funghi: *Raffaelea sulfurea* (Batra) è il principale simbionte di *X. saxesenii* (Batra 1966), mentre *Ambrosiella roeperi* (Harrington & McNew) è il principale simbionte di *X. crassiusculus* (Harrington et al. 2014).

3.2 La raccolta degli insetti

Le femmine adulte di *X. saxesenii* e *X. crassiusculus* sono state raccolte durante il periodo di volo (primavera/estate) nel 2015 presso un parco urbano a dominanza di latifoglie situato all'interno del campus dell'Università di Padova (Legnaro, Italia, Fig. 6a). Per la cattura sono state impiegate delle trappole *multi-funnel* di colore nero rese attrattive con etanolo (95%) (Fig. 6b). Gli individui catturati sono stati sterilizzati immergendoli dapprima in etanolo (95%) e successivamente in acqua distillata per pochi secondi. In seguito, sono stati trasferiti su piastre Petri sterili rivestite internamente con carta da filtro, dove sono stati lasciati per un giorno. Questa procedura ha

permesso di rimuovere funghi o batteri presenti sul corpo dell'insetto in modo da evitare successive contaminazioni.

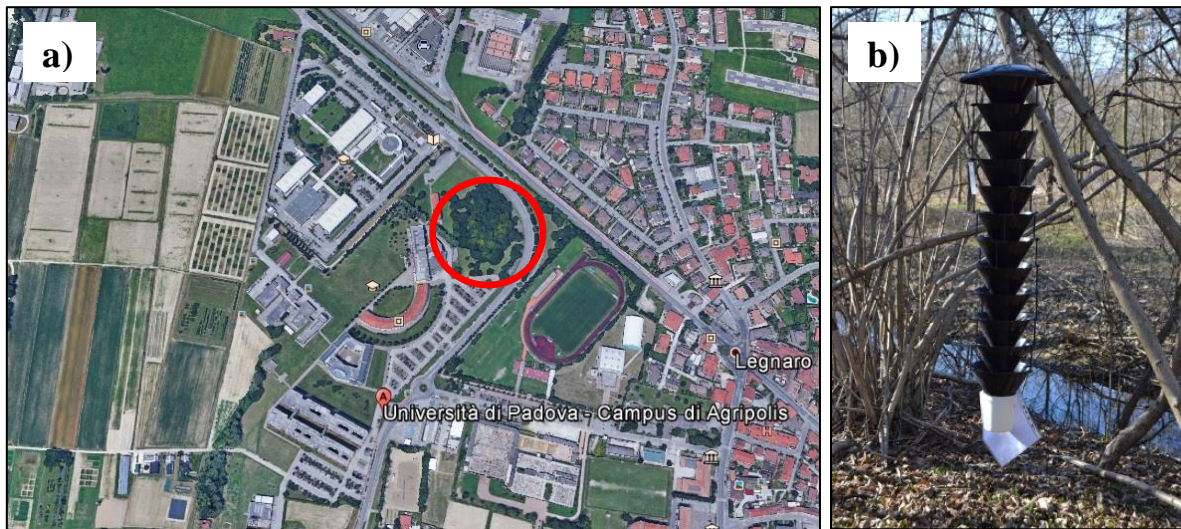


Figure 6: (a) parco urbano presso il quale sono state raccolte le specie in esame e (b) esempio di trappola multi-funnel utilizzata per la cattura di insetti del legno.

3.3 L'allevamento di laboratorio

Gli individui catturati sono stati utilizzati per iniziare un allevamento in laboratorio che potesse fornire un numero di individui sufficiente per le successive prove sperimentali. La metodologia di allevamento ha previsto l'utilizzo di una dieta artificiale a base di segatura descritta da Biedermann et al. (2009). In particolare, essa consiste in 100 g di segatura di faggio, 15 g di agar, 2,5 g di saccarosio, 5 g di amido, 2,5 g di caseina, 5 g di lievito, 0,63 g di sale di Wesson, 4 ml di etanolo (95%), 5 ml di olio di semi di arachidi e 280 ml di acqua deionizzata (Biedermann et al. 2009, Fig. 7a). La segatura è stata raccolta nell'estate del 2015 in Friuli Venezia Giulia in una segheria che elabora principalmente tronchi di faggio (*Fagus sylvatica* L.). Prima dell'utilizzo, la segatura stessa è stata setacciata in modo tale da rimuovere, qualora fossero presenti, i frammenti di dimensioni maggiori ed è stata poi conservata in congelatore ad una temperatura di -20 °C. Si è deciso di utilizzare la segatura di faggio sia perché già utilizzata con successo in studi precedenti che hanno coinvolto *X. saxeseni* e *X. crassiusculus* (Biedermann et al. 2009, 2011, 2012; Castrillo et al. 2013; Nuotclà et al. 2014), sia perché il faggio è conosciuto come ospite potenziale di entrambe le specie in esame (Wood and Bright 1982; Atkinson et al. 2011). Una volta terminata la preparazione, con l'aiuto di un imbuto si è provveduto a riempire con 10 g di terreno delle provette in polipropilene da 15 ml (Fig. 7b,c). Le provette stesse sono state poi chiuse con del foglio di alluminio, poste verticalmente all'interno di barattoli in vetro ed infine introdotte in autoclave per 20 minuti a 121 °C per effettuarne la sterilizzazione. Successivamente, sono state collocate sotto una cappa sterile a

flusso laminare ed il terreno in esse contenuto, mediante l'ausilio di un pestello, è stato compattato e lasciato poi asciugare fino alla completa scomparsa della condensa all'interno delle provette.

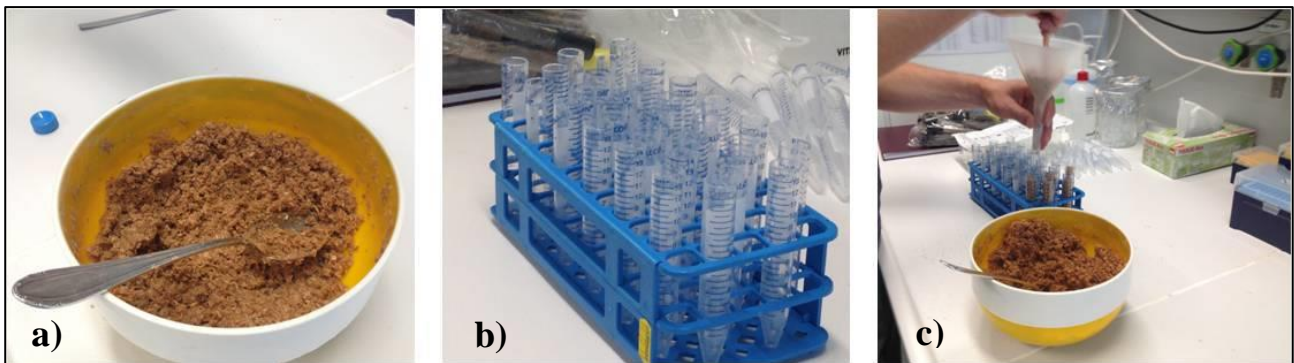


Figure 7: a) terreno costituito dalla miscela di segatura e degli altri ingredienti previsti, b) provette impiegate per l'allevamento degli insetti e c) fase di inserimento del terreno all'interno delle provette mediante un imbuto.

Con questo procedimento è stato possibile iniziare un allevamento per entrambe le specie in esame. Considerando infatti l'elevato numero di individui necessari per assicurare la messa in opera della prova, sono stati necessari diversi mesi di allevamento in laboratorio prima dell'inizio della prova stessa.

3.4 Schema sperimentale

Lo schema sperimentale ha previsto l'utilizzo di 10 blocchi, ognuno dei quali composto da 5 provette per ciascuno dei 5 trattamenti testati (Fig. 8):

- N: un individuo di *X. saxesenii* per provetta
- E: un individuo di *X. crassiusculus* per provetta
- 2N: due individui di *X. saxesenii* per provetta
- 2E: due individui di *X. crassiusculus* per provetta
- NE: un individuo di *X. saxesenii* + un individuo di *X. crassiusculus* per provetta

I trattamenti 2N e 2E sono serviti per testare la competizione intraspecifica (ovvero tra individui di una stessa specie), mentre il trattamento NE è servito per testare la competizione interspecifica (ovvero tra individui di specie diversa).

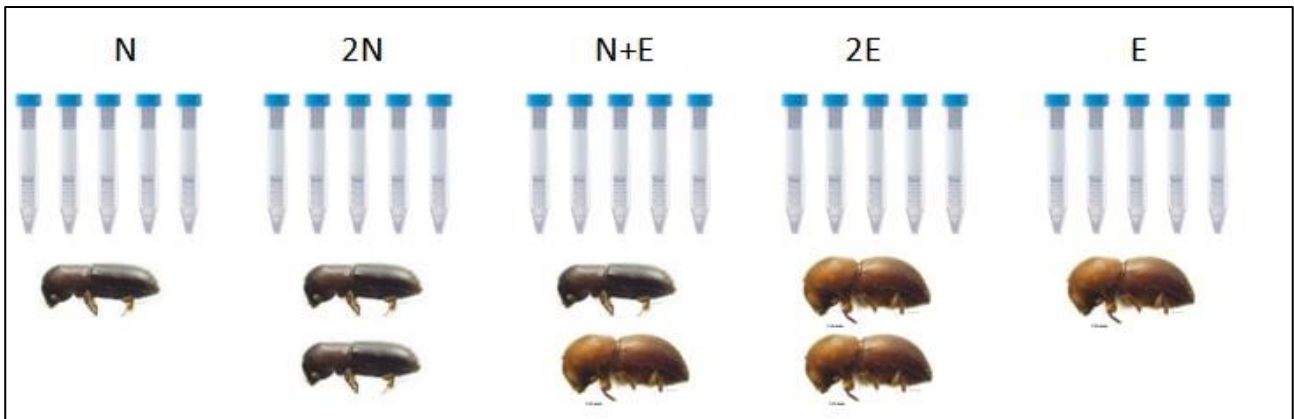


Figura 8: Schema esemplificativo raffigurante un blocco. Ogni blocco era costituito da 5 provette per ciascuno dei 5 trattamenti testati.

Dal momento che la disponibilità degli insetti poteva variare nel tempo, i vari blocchi sono stati realizzati in giorni diversi. Per realizzare ogni blocco è stato necessario disporre di 20 adulti sfarfallati nello stesso giorno per ciascuna delle due specie. Mediante l'uso di una pinzetta, le femmine adulte sono state inserite all'interno delle provette contenenti il terreno di coltura dopo essere state immerse per pochi secondi in alcool (95%), in modo tale da eliminare eventuali funghi o batteri che avrebbero potuto contaminare il terreno. Le provette sono state poi conservate a 24°C all'interno di gabbie da allevamento rivestite di rete anti-acaro in attesa del completamento del ciclo di sviluppo.

3.5 Raccolta dei dati

Dopo 30 giorni dall'inizio dell'esperimento, le provette sono state inserite singolarmente all'interno di provette Falcon da 50 ml, le quali sono state chiuse mediante un tappo forato e coperte da una rete antiacaro (Fig. 9a,b). Questo passaggio è risultato fondamentale per evitare la dispersione nell'ambiente degli individui sfarfallati e poter così effettuarne la conta. A partire dal trentesimo giorno, ogni tre o quattro giorni successivi, le falcon sono state aperte e gli adulti sfarfallati sono stati prelevati e contati, classificandoli secondo la specie e il tipo di trattamento. Le provette contaminate da funghi o muffe, così come quelle che non evidenziavano alcuna attività da parte degli adulti, sono state eliminate.

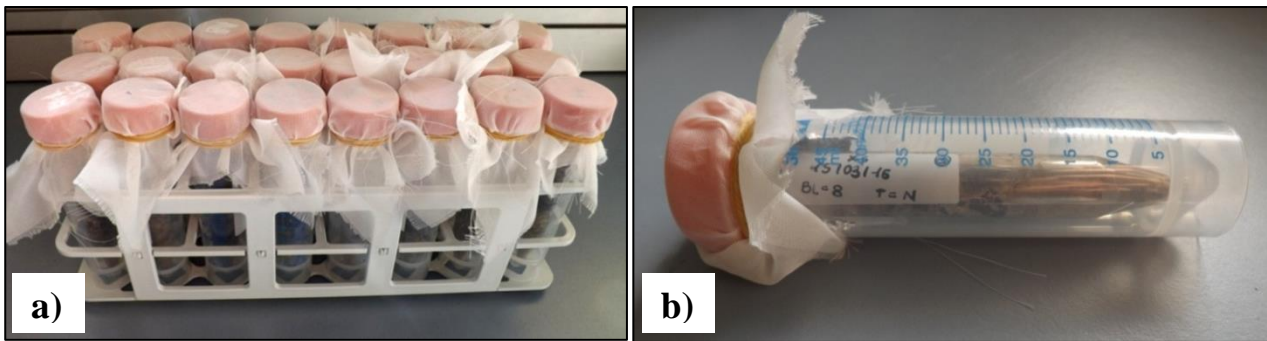


Figure 9: Esempio di blocco utilizzato nello studio (a) e provetta contenente il terreno di coltura inserita all'interno di una provetta Falcon, a sua volta chiusa mediante un tappo forato coperto da rete antiacaro (b).

Durante la fase di prelievo, è stato possibile osservare alcuni segnali di attività da parte degli insetti, come gli accumuli di segatura sulla superficie del terreno prodotti in seguito all'attività di scavo e la presenza di gallerie (Fig. 10a) accoglienti le larve (Fig. 10b) o gli individui adulti.

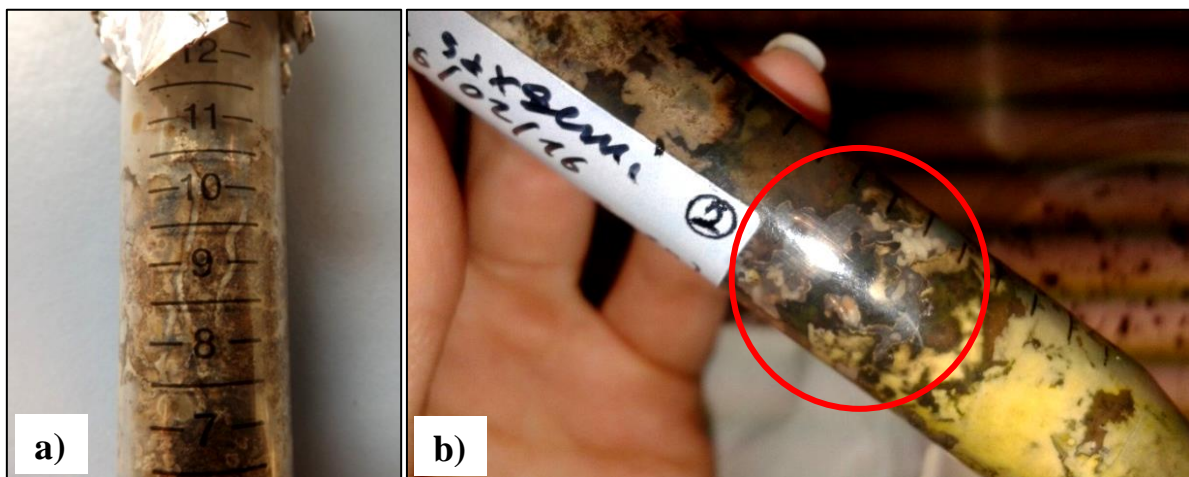


Figure 10: a) gallerie scavate nel terreno di coltura; b) le larve dopo la schiusa delle uova (masse bianche all'interno del cerchio rosso).

3.6. Analisi statistica

Il successo dell'allevamento per le due specie di coleottero (variabile categoriale) e il diverso trattamento (variabile categoriale) sono stati testati da un'analisi log lineare per una tabella di contingenza a tre vie usando il sito VassarStats (Lowry 2001). Abbiamo costruito una tabella di contingenza in cui le colonne sono state designate come il trattamento e le righe come colonia di successo o insuccesso, combinazione che è stata testata sia per *X. saxeseni* che per *X. crassiusculus*. Le statistiche del G-test ($G^2 \approx \chi^2$) sono state calcolate per gli effetti interattivi a tre vie (successo x trattamento x specie di coleottero) e a due vie (successo x specie di coleottero e successo x trattamento).

Per testare gli effetti delle specie di coleottero, dei trattamenti e delle loro interazioni sulla produzione di covata, abbiamo usato un modello lineare ad effetti misti che ha dato un esito differente a seconda del numero di prole ottenuta dopo aver forzato i coleotteri a riprodursi insieme. Ogni provetta è stata controllata durante i due mesi in cui questa procedura è stata eseguita. Il numero totale dei discendenti è stato log-trasformato per migliorare la linearità. Il modello ha incluso il blocco come fattore casuale. Al fine di rendere i diversi trattamenti comparabili, il numero di discendenti emersi dalle provette in cui gli individui della stessa specie sono stati forzati a riprodursi insieme è stato diviso per due. Lo stesso approccio è stato utilizzato per verificare l'effetto dei diversi trattamenti quando le due specie di coleottero sono state considerate separatamente.

4. RISULTATI

4.1 Risultati generali

Solo 90 provette (36%) a fronte delle 250 imbastite per gli allevamenti hanno prodotto insetti. Il successo dell'allevamento è stato significativamente influenzato dalla specie ($P < 0,01$) e dall'interazione tra trattamenti e specie ($P < 0,01$). In particolare, il numero di colonie con successo riproduttivo è stato superiore in *X. saxesenii* rispetto a *X. crassiusculus* (58 vs 32); inoltre, per *X. saxesenii* il numero di repliche di successo è stato significativamente maggiore nel caso del trattamento 2N (competizione intraspecifica, $n = 27$), sia rispetto al trattamento NE (competizione interspecifica, $n = 12$) che al trattamento N (controllo, $n = 19$). Nel caso di *X. crassiusculus*, invece, non sono state riscontrate differenze significative nel numero di colonie di successo tra i diversi trattamenti (Tab. 1 e Fig. 11). Tra le colonie che hanno avuto esito negativo, la grande maggioranza (82%) è fallita a causa di contaminazioni fungine.

Specie	N° tot colonie di successo	N° colonie di successo per competizione intraspecifica	N° colonie di successo per competizione interspecifica	N° colonie di successo per controllo
<i>X. saxesenii</i>	58	27	12	19
<i>X. crassiusculus</i>	32	11	12	9

Tabella 1: Numero di colonie riproduttive per specie in relazione alla competizione intra- ed inter-specifica, al controllo e al numero totale di colonie di successo.

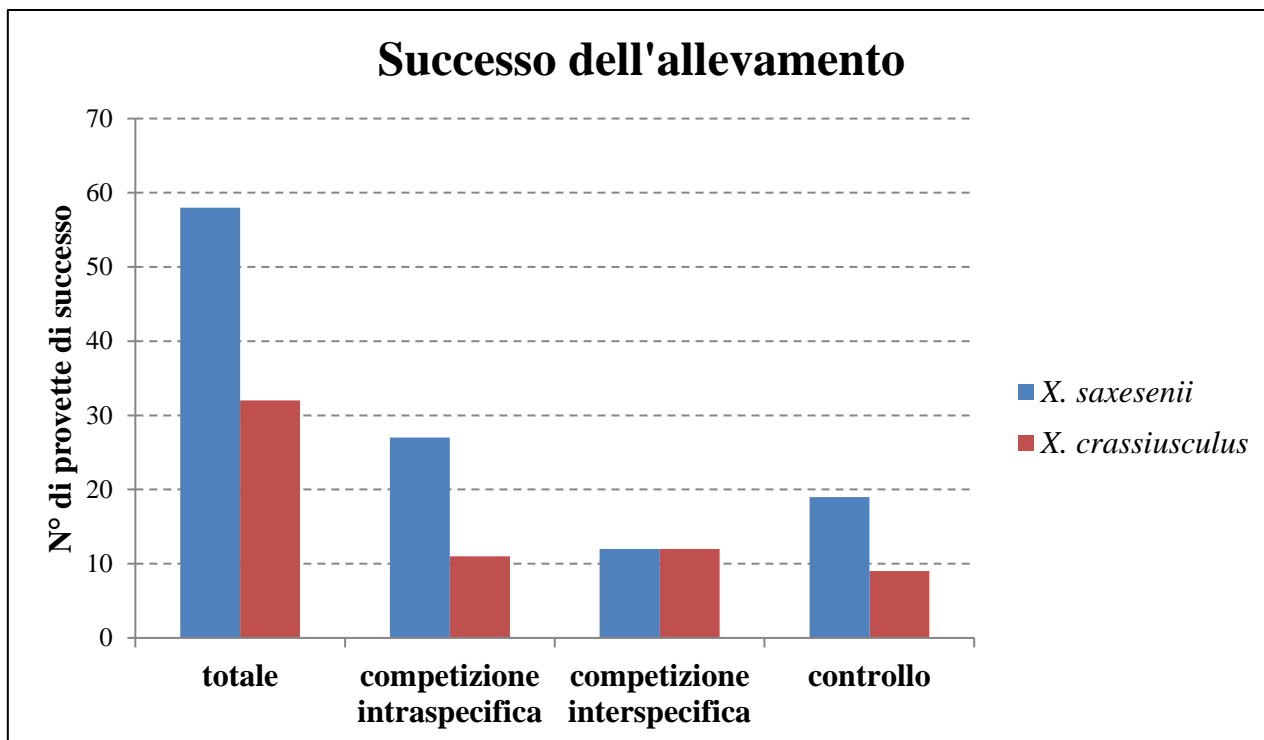


Figura 11: Successo dell'allevamento: numero di colonie di successo totali, numero di colonie di successo per la competizione intra- ed interspecifica e numero di colonie di successo per il controllo.

La fertilità media per femmina, definita come il numero medio di individui che ha avuto origine da una singola femmina, è risultata dissimile per i diversi trattamenti (Tab. 2): la fertilità più elevata è stata registrata nel trattamento N (22 individui per femmina), seguito dai trattamenti 2N (12 individui per femmina), E (8 individui per femmina), 2E (2 individui per femmina), NE riferito alla specie nativa (6 individui per femmina) e NE riferito alla specie esotica (5 individui per femmina).

Trattamento	N° medio di individui per femmina
N	22
E	8
2N	12
2E	2
NE _{nat}	6
NE _{es}	5

Tabella 2: Fertilità media per femmina in ciascun trattamento.

4.2 Effetto della competizione intraspecifica e interspecifica

Dalle provette di allevamento sono sfarfallati 1.131 individui di *X. saxesenii* e 169 di *X. crassiusculus*. In entrambe le specie, la sex ratio è risultata essere nettamente sbilanciata a favore degli individui di sesso femminile (96% per *X. saxesenii* e 93% per *X. crassiusculus*). Il numero medio di individui sfarfallati dalle provette che hanno mostrato successo riproduttivo è risultato sensibilmente più alto per *X. saxesenii* rispetto a *X. crassiusculus* (GLM, $P < 0,05$), con valori di $13,97 \pm 1,68$ e $4,59 \pm 0,66$, rispettivamente. Inoltre, in entrambe le specie il numero di individui ha risentito sia della competizione intra- che interspecifica (GLM, $P < 0,05$) (Tab. 3 e Fig. 12), anche se con un trend opposto: *X. saxesenii* ha sofferto significativamente di più la concorrenza interspecifica, mentre *X. crassiusculus* ha risentito maggiormente per la concorrenza intraspecifica. In particolare, in *X. saxesenii* il numero medio di individui sfarfallati per colonia è risultato significativamente maggiore nelle colonie in cui era stata posta una singola femmina (trattamento N, $22,31 \pm 4,01$) rispetto a quelle in cui erano state inserite due femmine della stessa specie (trattamento 2N, $11,87 \pm 1,45$) o una femmina per ciascuna delle due specie (trattamento NE, $5,5 \pm 0,89$) (Tab. 3 e Fig. 12). Per *X. crassiusculus*, invece, il numero medio di individui sfarfallati per colonia è risultato inferiore nelle colonie in cui erano state introdotte due femmine della stessa specie (trattamento 2E, $2,0 \pm 0,22$) rispetto a quelle in cui erano state inserite femmine di specie diversa (trattamento NE, $4,58 \pm 0,70$) o una sola femmina (trattamento E, $7,77 \pm 1,65$) (Tabella 3 e Fig. 12).

Specie	% femmine sfarfallate	Produzione covata	N° medio di prole per colonia dal controllo	N° medio di prole per colonia dalla competizione intraspecifica	N° medio di prole per colonia dalla competizione interspecifica
<i>X. saxesenii</i>	96	$13,97 \pm 1,68$	$22,31 \pm 4,01$	$11,87 \pm 1,45$	$5,5 \pm 0,89$
<i>X. crassiusculus</i>	93	$4,59 \pm 0,66$	$7,77 \pm 1,65$	$2,0 \pm 0,22$	$4,58 \pm 0,70$

Tabella 3: Effetto della competizione sulla produzione di covata.

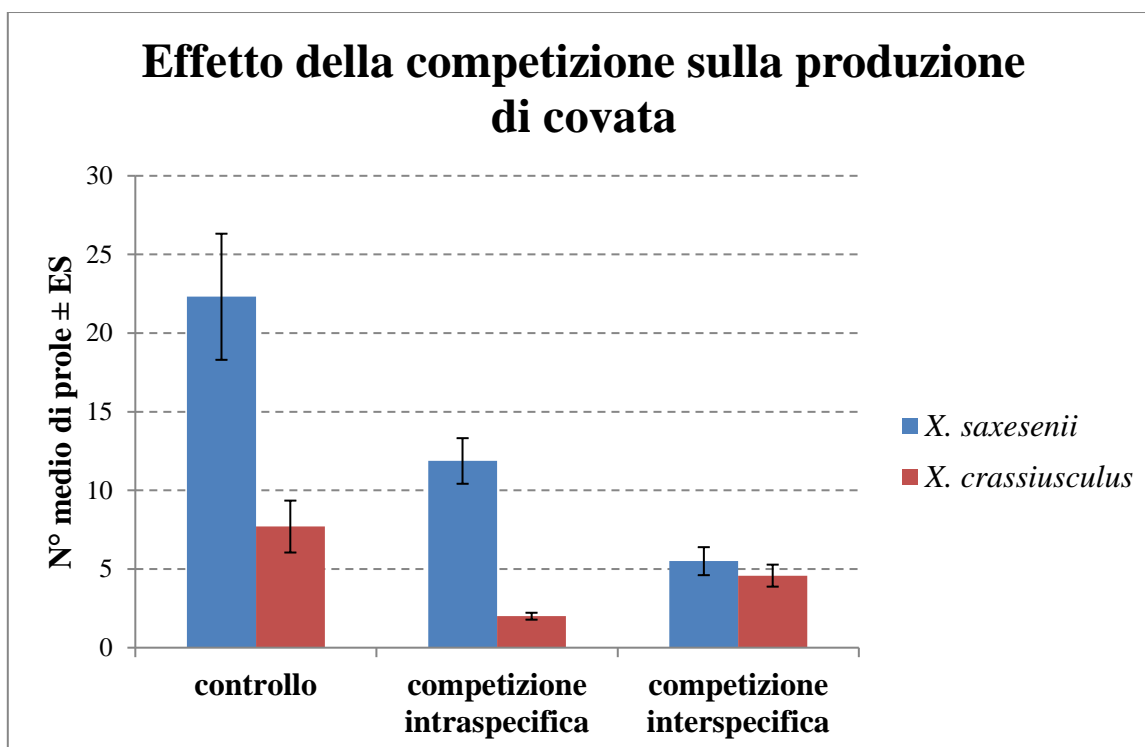


Figura 12: Media \pm errore standard (ES) del numero di prole di *X. saxesenii* (grigio scuro) e *X. crassiusculus* (grigio chiaro) emersa da colonie fondate da una singola femmina, da due femmine della stessa specie (concorrenza interspecifica) e da due femmine di specie diverse (concorrenza intraspecifica).

4.3 Trend temporale dello sfarfallamento

Lo sfarfallamento degli adulti maturi ha avuto inizio il trentesimo giorno rispetto all'inizio dell'esperimento ed è terminato il centotrentacinquesimo. Il primo individuo sfarfallato è emerso dai trattamenti 2E ed NE, in corrispondenza del primo giorno di raccolta dei dati (giorno 30).

È interessante notare come il trend temporale di sfarfallamento dei nuovi adulti sia dissimile fra i diversi trattamenti. In particolare, i trattamenti 2N ed N, relativi alla sola specie nativa (*X. saxesenii*), sono stati gli unici a evidenziare un'elevata attività di sfarfallamento, caratterizzata da due picchi piuttosto accentuati; il trattamento 2N ha registrato 81 individui sfarfallati dopo 63 giorni dall'inizio dell'esperimento, mentre il trattamento N ne ha registrati 105; il secondo picco di sfarfallamento è avvenuto dopo 68 giorni dall'inizio dell'esperimento ed ha registrato 99 e 104 nuovi individui per i trattamenti 2N ed N rispettivamente. Inoltre, nel trattamento N l'attività di sfarfallamento è cominciata dopo rispetto a quanto avvenuto per il trattamento 2N (Tab. 4 e Fig. 13). Al contrario, i restanti trattamenti hanno evidenziato un'attività di sfarfallamento piuttosto scarsa e costante, senza picchi evidenti (Tab. 4 e Fig. 13).

Intervallo temporale	2E	2N	E	N	NEnat	NEes	Xs	Xc
30	0,5	0	0	0	1	0	1	0,5
36	0,5	0	0	0	0	0	0	0,5
38	3,5	1	2	0	0	2	1	7,5
42	1	4,5	5	1	0	2	5,5	8
45	1	8,5	0	0	0	1	8,5	2
49	1	10	8	0	0	0	10	9
52	1	3	0	0	0	3	3	4
56	0	28	2	42	2	1	72	3
59	0,5	26	9	19	2	0	47	9,5
63	2	40,5	5	105	2	5	147,5	12
66	1	5	3	2	2	2	9	6
70	0,5	16	0	2	0	3	18	3,5
73	0	12	1	12	2	6	26	7
78	2,5	49,5	1	104	10	4	163,5	7,5
80	1,5	15	9	29	4	0	48	10,5
85	0,5	4,5	0	8	5	4	17,5	4,5
87	1	19	3	28	1	4	48	8
92	1	15	3	29	11	2	55	6
94	1	8	4	10	2	1	20	6
98	0	19,5	7	8	4	9	31,5	16
105	0	8,5	0	7	3	5	18,5	5
112	0	8	3	4	7	0	19	3
121	0,5	2,5	0	1	2	3	5,5	3,5
135	1	5,5	0	3	4	0	12,5	1

Tabella 4: Confronto del trend temporale di sfarfallamento tra i diversi trattamenti e tra *X. saxesenii* e *X. crassiusculus*. Nel trattamento relativo alla competizione interspecifica, le specie nativa ed esotica sono state considerate separatamente in modo da evidenziarne la rispettiva curva di sfarfallamento. I valori relativi ai trattamenti 2N e 2E sono stati riportati al singolo individuo dividendoli per due, in modo da renderli confrontabili con gli altri trattamenti.

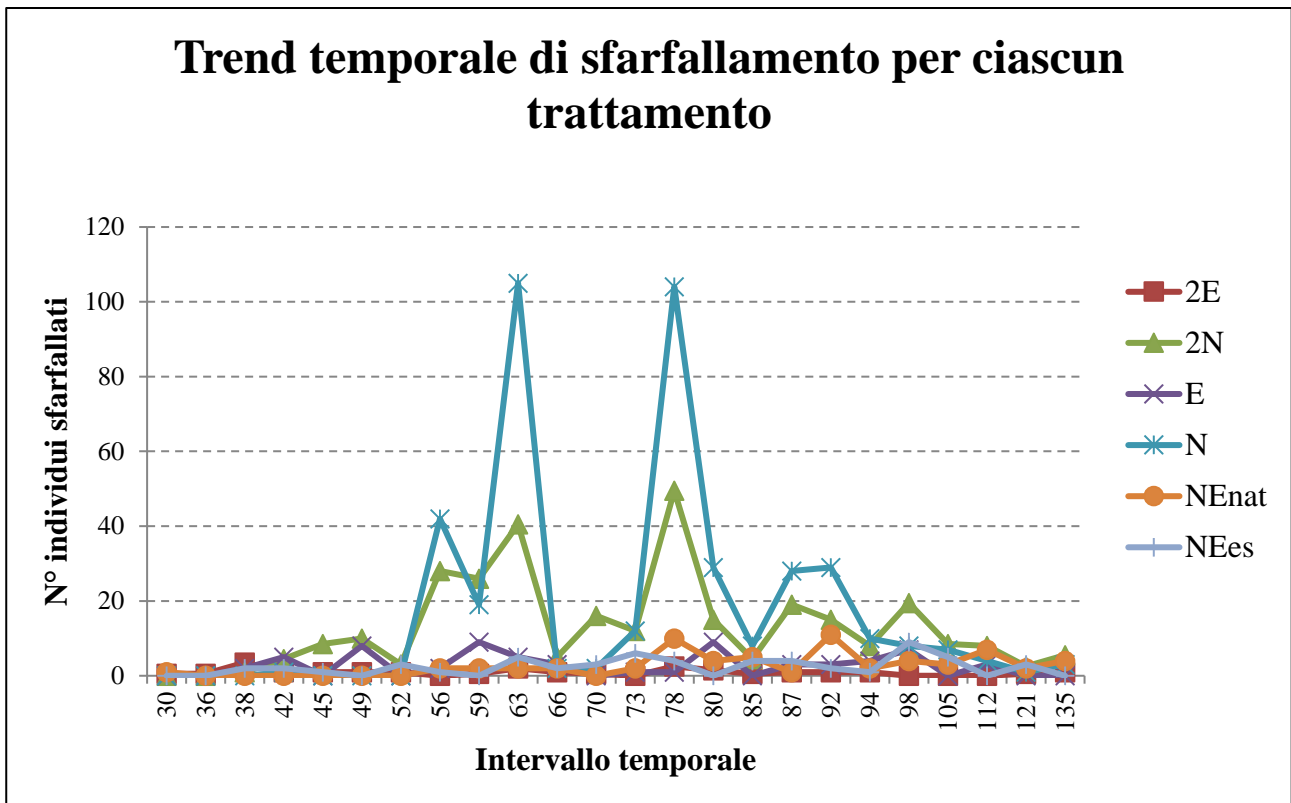


Figura 13: Curve di sfarfallamento dei nuovi individui suddivisi per trattamento; in rosso trattamento 2E, in verde trattamento 2N, in viola trattamento E, in azzurro trattamento N, in arancione trattamento NE riferito alla specie nativa, in azzurro chiaro trattamento NE riferito alla specie esotica.

A conferma di quanto detto sopra, dal confronto delle curve di sfarfallamento distinte per le due specie, *X. saxesenii* e *X. crassiusculus*, si può notare come la maggior parte dei nuovi individui sfarfallati appartenga alla specie nativa, con due picchi molto accentuati in corrispondenza del sessantatreesimo e settantottesimo giorno dall'inizio dell'esperimento, a differenza di quanto avviene per *X. crassiusculus* (Fig. 14).

Trend temporale di sfarfallamento delle specie in esame

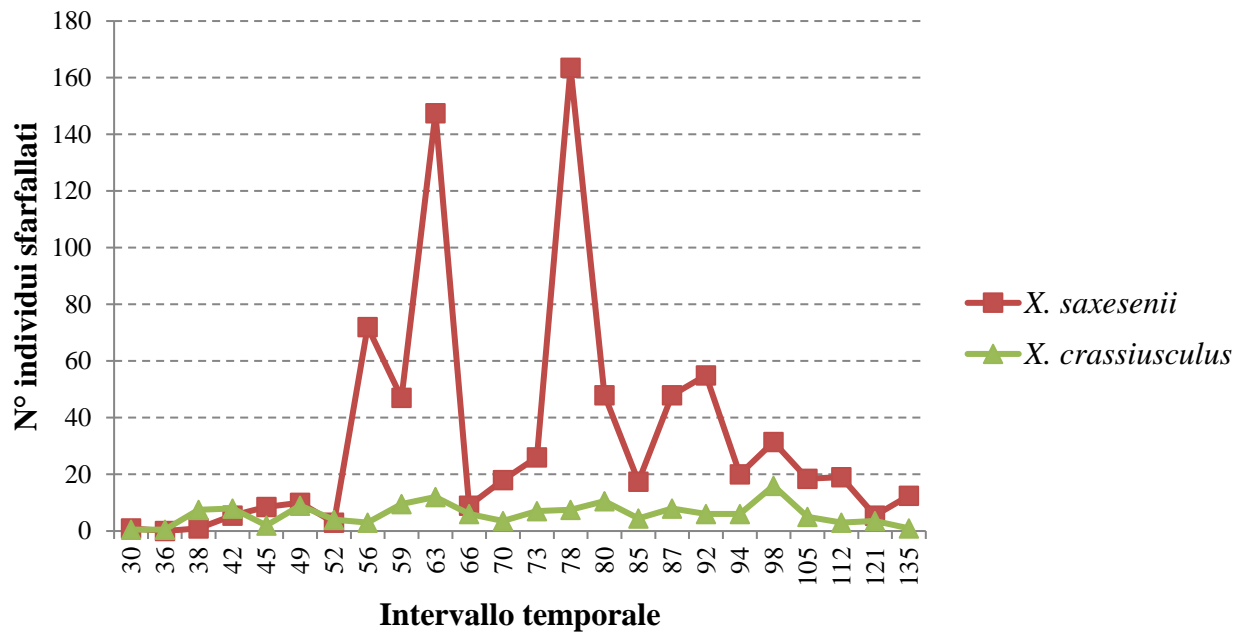


Figura 14: Curve di sfarfallamento dei nuovi individui suddivisi per specie; in rosso *X. saxesenii*, in verde *X. crassiusculus*.

5. DISCUSSIONE

Il fenomeno delle specie invasive rappresenta una problematica oramai riconosciuta a livello mondiale in quanto destinata ad aumentare di intensità nei prossimi anni a causa dei cambiamenti climatici e del costante aumento degli scambi commerciali a livello internazionale (Hulme 2009). In questo contesto, gli insetti xilofagi sono considerati come il gruppo di specie invasive di maggior successo (Haack 2006), in ragione sia della facilità con la quale vengono trasportati attraverso il commercio internazionale di prodotti legnosi sia della particolare attitudine a stabilirsi e diffondersi in un nuovo ambiente (Brockhoff et al. 2006b). La diffusione incontrollata di specie al di fuori del loro areale di origine rappresenta un potenziale rischio, poiché può causare gravi danni di tipo ecologico, economico e sanitario. In particolare, la competizione interspecifica tra specie esotiche e native è molto comune negli insetti (Bohn et al. 1995; Duyck et al. 2004; Bohn et al. 2007; Cheng et al. 2009; Mikissa et al. 2013; Hogg & Daane 2015; Howe et al. 2015) e può comportare degli impatti negativi sulle comunità di specie indigene. Per quanto riguarda gli insetti del legno e in particolare gli scolitidi xilomicetofagi, è ancora poco chiaro se effettivamente meccanismi di competizione intra e interspecifica si vengano a instaurare tra specie native ed esotiche (Miller et al. 2015; Iidzuka et al. 2016). Proprio per questo motivo, l'obiettivo di questo studio è stato quello di indagare sulla possibile esistenza di tale meccanismo, utilizzando due specie, *Xyleborinus saxesenii* e *Xylosandrus crassiusculus*, rispettivamente nativa e non nativa per l'Europa.

La tecnica di allevamento utilizzata in questa tesi è risultata relativamente efficiente, garantendo un successo del 36% delle provette imbastite per l'allevamento degli insetti, anche se questo è stato maggiore per *X. saxesenii* (38%) che per *X. crassiusculus* (18%). Questi risultati confermano quando riportato da un precedente studio condotto da Biedermann et al. (2009) su tre specie di scolitidi appartenenti alla sottotribù Xyleborina (*X. affinis*, *X. saxesenii* e *X. germanus*), allevate con la medesima dieta artificiale impiegata nel presente studio. L'obiettivo era quello di verificare l'idoneità della tecnica di allevamento e confrontare il successo di quest'ultimo per le tre specie di scolitidi xilomicetofagi. La percentuale di successo dell'allevamento ottenuta nell'esperimento condotto nel 2009 relativamente a *X. saxesenii*, era di 23,9%, non molto distante da quella ottenuta in questa tesi (38%). Il successo dell'allevamento relativo a *X. crassiusculus* non è stato testato, ma piuttosto viene considerata una specie appartenente al suo stesso genere, *X. germanus*, per la quale è stato ottenuto un successo del 28,6%, decisamente più elevato rispetto a quello raggiunto nel nostro studio per *X. crassiusculus* (18%). Per quanto riguarda *X. crassiusculus*, il numero medio di prole per colonia trovato nell'attuale studio è stato di $7,77 \pm 1,65$, decisamente inferiore rispetto a quello rilevato in un precedente esperimento condotto sulla produzione di covata

di *X. germanus* (Castrillo et al. 2012). La progenie totale media \pm SE per le femmine che producono covata su faggio americano era $29,2 \pm 1.7$ (n. 104).

Per quanto riguarda il trend temporale di sfarfallamento, l'andamento è risultato in linea con quello riscontrato in un precedente studio riguardante la dispersione femminile e la riproduzione in *X. saxesenii* (Biedermann et al. 2012). In entrambi i casi, infatti, la tendenza della curva di sfarfallamento è quella di descrivere un tratto prima ascendente, e poi, una volta raggiunto un picco più o meno accentuato, discendente. In particolare, nel presente studio, le femmine di *X. saxesenii* relative al controllo hanno dato origine al primo individuo sfarfallato in corrispondenza del quarantaduesimo giorno. Sono stati poi registrati due picchi di sfarfallamento in corrispondenza del sessantatreesimo e settantottesimo giorno, che hanno riportato un numero di individui pari a 105 e 104 rispettivamente. Lo studio condotto nel 2012 da Biedermann et al., ha registrato il primo individuo sfarfallato in corrispondenza del sessantesimo giorno rispetto alla fondazione della colonia da parte della femmina. Anche in questo caso, sono stati registrati due picchi di sfarfallamento, questa volta in corrispondenza del settantottesimo e novantacinquesimo giorno dall'inizio dell'esperimento e hanno entrambi registrato un numero di individui pari a 5. Pertanto, si può constatare come l'andamento della curva di sfarfallamento di *X. saxesenii* sia simile nei due studi considerati, sebbene vi siano alcune differenze riguardanti l'inizio dello sfarfallamento ed i picchi di sfarfallamento, nel nostro caso verificatisi in anticipo rispetto all'esperimento del 2012. Vi è inoltre una differenza nel numero di individui sfarfallati, risultato di molto superiore nel presente studio, nonostante la dieta artificiale e la temperatura alla quale gli individui sono stati fatti sviluppare fossero le medesime. È interessante osservare come l'attività di sfarfallamento sia iniziata molto avanti rispetto al momento del campionamento, indice del fatto che, probabilmente, non si aveva a che fare solo con adulti svernanti, ma con diverse generazioni sovrapposte. Tale circostanza è tipica del ciclo biologico del coleottero *Xyleborinus saxesenii* (Peer & Taborsky 2007; Biedermann et al. 2011) ed è considerata una condizione preliminare per le interazioni cooperative e un primo passo verso l'evoluzione di una più elevata socialità (Gadagkar 1990; Queller 1994).

Per quanto concerne il fenomeno della competizione, dallo studio è emersa un'evidente diminuzione nella produzione di covata nel momento in cui due individui della stessa specie o di specie diversa venivano fatti crescere insieme. Entrambe le specie hanno risentito sia della competizione intra- che interspecifica, ma con un trend opposto: *X. saxesenii* ha sofferto molto di più per la concorrenza interspecifica, mentre *X. crassiusculus* ha risentito maggiormente per la concorrenza intraspecifica. Si può pertanto confermare l'esistenza di un possibile meccanismo competitivo tra specie esotiche e native di scolitidi xilomicetofagi, come avvalorato da un precedente studio che, dal campionamento di specie native e non native condotto tramite trappole

collocate in 25 foreste dell'Italia nord-orientale, ha registrato un chiaro effetto della composizione forestale sulla ricchezza e sulla densità delle specie non native: le specie esotiche più abbondanti erano *Xylosandrus germanus*, *Xylosandrus crassiusculus* e *Ambrosio philusatratus* (Rassati et al. 2016). La competizione è un fenomeno comune negli insetti, come viene documentato in studi precedenti. Denno et al. (1995), ad esempio, nel quale è stata valutata l'importanza della concorrenza interspecifica nella biologia della popolazione di insetti fitofagi appartenenti a diversi ordini (Homoptera, Hemiptera e Thysanoptera, Orthoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera e Diptera). Da questo esperimento è risultato che nel 76% delle interazioni si è verificata concorrenza. Un ulteriore studio (Light et al. 1983) è stato condotto su due specie di scolitidi nativi per la California settentrionale, *Ips pini* e *Ips paraconfusus*, per testare l'esistenza di competizione inter- ed intraspecifica. È stato dimostrato che quando questi coleotteri vengono forzati a costruire gallerie e a deporre uova in presenza di risorse limitate, si verifica un fenomeno di concorrenza.

Per meglio capire quali sono i meccanismi coinvolti, è necessario considerare anche il ruolo potenziale dei funghi simbiotici, in quanto questi permettono all'insetto di svilupparsi nei tessuti legnosi poveri di sostanze nutritive. L'instaurarsi di un meccanismo di competizione potrebbe essere ricondotto alla simbiosi obbligata con i funghi. Infatti, quando diverse specie di coleottero colonizzano uno stesso albero, sia gli insetti che i funghi a essi associati possono entrare in competizione (Rassati et al. 2016). Ad esempio, gli adulti di una specie possono potenzialmente influenzarne un'altra diminuendo la quantità di materiale fungino a disposizione per le sue larve, con conseguente ripercussione sullo sviluppo larvale (Ayres et al. 2000; Bleiker & Six 2007). Questi aspetti sono attualmente in fase di valutazione.

Anche se è innegabile che le specie aliene possano competere con specie autoctone, la competizione tra insetti scolitidi è un fenomeno per lo più sconosciuto e in letteratura non sono disponibili molte informazioni a riguardo. Per la ricerca futura, sembra quindi essenziale una migliore comprensione dei meccanismi di concorrenza.

6. BIBLIOGRAFIA

- Anderbrant, O., Schlyter, F. & Birgersson, G. (1985) Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos*, 45:89–98.
- Atkinson, T.H., Foltz, J.L., Wilkinson, R.C. & Mizell, R.F. (2011) Granulate ambrosia beetle, *Xylosandrus crassiusculus* (Motschulsky) (Insecta: Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Entomology Circular, 310.
- Ayres, P.M., Wilkens, R.T., Ruel J.R., Lombardero, M.J. & Vallery E. (2000) Nitrogen budget of phloem-feeding bark beetles with and without symbiotic fungi. *Ecology*, 81:2198–2210.
- Balachowsky, A. (1949) Coléoptères Scolytidae. Librairie de la Faculte des Sciences, Paris.
- Batra LR (1966) Ambrosia fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. *Science*, 153:193–195.
- Battisti A., De Battisti R., Faccoli M., Masutti L., Paolucci P. e Stergulc F. (2013). Insetti e foreste. Lineamenti di zoologia forestale, *Padova University Press*.
- Beaver RA (1979) Host specificity of temperate and tropical animals. *Nature* 281:139–141.
- Biedermann, P.H.W. & Taborsky, M. (2011) Larval helpers and age polyethism in ambrosia beetles. *Proceedings of the National Academic of Sciences*, 108:17064–17069.
- Biedermann, P.H.W., Klepzig, K.D. & Taborsky, M. (2009) Fungus cultivation by ambrosia beetles: behavior and laboratory breeding success in three xyleborine species. *Environmental Entomology*, 38:1096–1105.
- Biedermann, P.H.W., Peer, K. & Taborsky, M. (2012) Female dispersal and reproduction in the ambrosia beetle *Xyleborinus saxesenii* Ratzeburg (Coleoptera; Scolytinae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 18:231–235.
- Bleiker, K.P. & Six D.L. (2007) Dietary benefits of fungal associates to an eruptive herbivore: potential implications of multiple associates on host population dynamics. *Environmental Entomology*, 36:1384–1396.
- Bøhn, T., Amundsen, P.A. & Sparrow, A. (2008) Competitive exclusion after invasion?. *Biological Invasions*, 10:359–368.

- Boland, J.M. (2016) The impact of an invasive ambrosia beetle on the riparian habitats of the Tijuana River Valley, California. *PeerJ*, 4:2141.
- Bouget, C. & Noblecourt, T. (2005) Short-term development of ambrosia and bark beetle assemblages following a windstorm in French broadleaved temperate forests. *Journal of Applied Entomology*, 129:300–310.
- Brockerhoff E.G., Bain J., Kimberley M.O. e Knizek M. (2006b). Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide. *Canadian Journal of Forest Research*, 36:289-298.
- Brockerhoff, E.G., Bain, J., Kimberley, M.O. & Knizek, M. (2006) Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytinae) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide. *Canadian Journal of Forest Research*, 36:289–298.
- Cameron, E.K. Vilà, M. & Cabeza, M. (2016) Global meta-analysis of the impacts of terrestrial invertebrate invaders on species, communities and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 25:596–606.
- Carrillo, D., Duncan, R.E., Ploetz, J.N., Campbell, A.F., Ploetz, R.C. & Peña, J.E. (2014) Lateral transfer of a phytopathogenic symbiont among native and exotic ambrosia beetles. *Plant Pathology*, 63:54–62.
- Castrillo, L.A., Griggs, H. & Vandenberg, J.D. (2013) Granulate ambrosia beetle, *Xylosandrus crassiusculus* (Coleoptera: Curculionidae), survival and brood production following exposure to entomopathogenic and mycoparasitic fungi. *Biological Control*, 67:220–226.
- Castrillo, L.A., Griggs, M. H. & Vandenberg, J.D. (2016) Competition between biological control fungi and fungal symbionts of ambrosia beetles *Xylosandrus crassiusculus* and *X. germanus* (Coleoptera: Curculionidae): mycelial interactions and impact on beetle brood production. *Biological Control*, 103:138–146.
- Castrillo, L.A., Griggs, M. H. & Vandenberg, J.D. (2016) Competition between biological control fungi and fungal symbionts of ambrosia beetles *Xylosandrus crassiusculus* and *X. germanus* (Coleoptera: Curculionidae): mycelial interactions and impact on beetle brood production. *Biological Control*, 103:138–146.

- Castrillo, L.A., Griggs, M.H. & Vandenberg, J.D. (2012) Brood production by *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Curculionidae) and growth of its fungal symbiont on artificial diet based on sawdust of different tree species. *Environmental Entomology*, 41:822–827.
- Cheng, X.Y., Xie, P.Z., Cheng, F.X., Xu, R.M. & Xie, B.Y. (2009) Competitive displacement of the native species *Bursaphelenchus mucronatus* by an alien species *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae): a case of successful invasion. *Biological Invasions*, 11:205–213
- Chupp, A.D. & Battaglia, L.L. (2014) Potential for host shifting in *Papiliopalamedes* following invasion of laurel wilt disease. *Biological Invasions*, 16:2639–2651.
- Denno R.F., McClure M.S., Ott J.R. (1995). Interspecific interactions in phytophagous insect: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, pp. 297-324.
- Denno, R.F., McClure, M.S. & Ott, J.R. (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, 40:297–331.
- Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29:511–520.
- Faccoli M (2010). Bark beetles. In: Arthropod Invasions in Europe (Ed. Roques A, Kenis M, Lees D, Lopez-Vaamonde C, Rabitsch W, Rasplus J-Y & Roy DB). *BioRisk* 4:896-903.
- Faccoli M., 2015. Scolitidi d'Europa: tipi, caratteristiche e riconoscimento dei sistemi riproduttivi. WBA Handbooks, 5, Verona: 1-160.
- Gadagkar, R. 1990. Evolution of eusociality: the advantage of assured fitness returns. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 329:17-25.
- Gadagkar, R. 1990. Evolution of eusociality: the advantage of assured fitness returns. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 329:17-25.
- Gandhi, K.J.K. & Herms, D.A. (2010) Direct and indirect effects of alien insect herbivores on ecological processes and interactions in forests of eastern North America. *Biological Invasions*, 12:389–405.
- Haack R.A. (2006). Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions. *Canadian Journal of Forest Research*, 36:269-288.

- Haack RA & Petrice TR (2009). Bark- and wood-borer colonization of logs and lumber after heat treatment to ISPM 15 specifications: the role of residual bark. *Journal of Economic Entomology*, 102:1075-1084.
- Haack RA (2001) Intercepted Scolytidae (Coleoptera) at U.S. ports of entry: 1985–2000. *Integrated Pest Management Review*, 6:253–282
- Haack, R.A. & Rabaglia, R.J. (2013) Exotic bark and ambrosia beetles in the USA: potential and current invaders. *Potential invasive pests of agricultural crops* (ed. by J.E. Penã), pp. 48–74. CAB International, Wallingford.
- Harrington, T.C., McNew, D., Mayers, C., Fraedrich, S.W. & Reed, S.E. (2014) *Ambrosiella roeperi* sp. nov. is the mycangial symbiont of the granulate ambrosia beetle, *Xylosandrus crassiusculus*. *Mycologia*, 106:835–845.
- Hogg, B.N. & Daane, K.M. (2015) Impacts of exotic spider spillover on resident arthropod communities in a natural habitat. *Ecological Entomology*, 40:69–77.
- Howe, A.G., Ransijn, J. & Ravn, H.P. (2015) A sublethal effect on native *Anthocoris nemoralis* through competitive interactions with invasive *Harmonia axyridis*. *Ecological Entomology*, 40:639–649.
- Hulcr, J., Dole, S.A., Beaver, R.A. & Cognato, A.I. (2007b) Cladistic review of generic taxonomic characters in Xyleborina (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Systematic Entomology*, 32:568–584.
- Hulcr, J., Mogia, M., Isua, B. & Novotny, V. (2007a) Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest. *Ecological Entomology*, 32:762–772.
- Hulme P.E. (2007). Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses. *Biodiversity Under Threat*, 25:56-80.
- Hulme PE (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of applied ecology*, 46:10-18.
- Iidzuka, H. & Osawa, N. (2016) Horizontal niche differentiation of ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) within the standing trunk of *Quercus serrata*. *Journal of Forest Research*, 21:319–323.

- Iidzuka, H. & Osawa, N. (2016) Horizontal niche differentiation of ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) within the standing trunk of *Quercus serrata*. *Journal of Forest Research*, 21:319–323.
- Jordal BH, Beaver RA, Kirkendall LR (2001) Breaking taboos in the tropics: incest promotes colonization by wood-boring beetles. *Glob EcolBiogeogr* 10:345–357
- Kendra, P.E., Sanchez, J.S., Montgomery, W.S., Okins, K.E., Niogret, J., Peña, J.E., *et al.* (2011) Diversity of Scolytinae (Coleoptera: Curculionidae) attracted to avocado, lychee, and essential oil lures. *Florida Entomologist*, 94:123–130.
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M.J.W., *et al.* (2009) Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11:21–45.
- Kirkendall L.R. e Faccoli M. (2010).Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) alien to Europe. *ZooKeys*, 56:227-251.
- Kirkendall LR (1983) The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera:Scolytidae and Platypodidae). *Zool J Linn Soc*, 77:293–352.
- Kirkendall LR, Faccoli M (2010) Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae,Platypodinae) alien to Europe. *ZooKeys* 56:227–251.
- Kirkendall, L.R. & Faccoli, M. (2010) Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) non-native to Europe. *ZooKeys*, 56: 227–251.
- Kirkendall, L.R. (1983) The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 77:293–352.
- Kirkendall, L.R., Biedermann, P.H. & Jordal, B.H. (2015) Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*. (ed. by F.E. Vega & R.W. Hofstetter), pp. 85–156. Academic Press, San Diego, California.
- Knizek M. e Beaver R. (2004). Taxonomy and Systematics of Bark and Ambrosia Beetles. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*, 5:41-54.
- Lieutier F. (2004). The bawbilt context in Europe. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*, 1:3-10.

- Light, D.M., Birch, M.C. & Paine, T.D. (1983) Laboratory study of intraspecific and interspecific competition within and between two sympatric bark beetle species, *Ips pini* and *I. paraconfusus*. *Journal of Applied Entomology*, 96:233-241.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M. e Bazzaz F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological application*, 10:689-710.
- Marini L, Haack RA, Rabaglia RJ et al (2011) Exploring associations between international trade and environmental factors with establishment patterns of alien Scolytinae. *BiolInvas* 13:2275–2288.
- Marini L, Haack RA, Rabaglia RJ et al (2011) Exploring associations between international trade and environmental factors with establishment patterns of alien Scolytinae. *BiolInvas*, 13:2275–2288
- Mikissa, J.B., Jeffery, K., Fresneau, D. & Mercier, J.L. (2013) Impact of an invasive alien ant, *Wasmannia auropunctata* Roger., on a specialised plant–ant mutualism, *Barteria fistulosa* Mast. And *Tetraponera aethiops* F. Smith., in a Gabon forest. *Ecological Entomology*, 38:580–584.
- Miller, D.R. & Rabaglia, R.J. (2009) Ethanol and (-)- α -pinene: attractant kairomones for bark and ambrosia beetles in the southeastern US. *Journal of Chemical Ecology*, 35:435–448.
- Miller, D.R., Doods, K.J., Hoebeke, E.R., Poland, T.M. & Willhite, E.A. (2015) Variation in effects of conophthorin on catches of ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in ethanol-baited traps in the United States. *Journal of Economic Entomology*, 108:183–191.
- Mooney H.A. e Cleland E.E. (2000). The evolutionary impact of invasive species. PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America). 98:5446-5451.
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academic of Sciences*, 98:5446–5451.
- Mueller, U. G., N. M. Gerardo, D. K. Aanen, D. L. Six, and T. R. Schultz. 2005. The evolution of agriculture in insects. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:563–595.

- O'Donnell, K., Libeskind-Hadas, R., Hulcr, J., Bateman, C., Kasson, M.T., Ploetz, R.C., *et al.* (2016) Invasive Asian *Fusarium–Euwallacea* ambrosia beetle mutualists pose a serious threat to forests, urban landscapes and the avocado industry. *Phytoparasitica*, 44:435–442.
- Økland, B., Erbilgin, N., Skarpaas, O., Christiansen, E. & Långström, B. (2011) Inter-species interactions and ecosystem effects of non-indigenous invasive and native tree-killing bark beetles. *Biological Invasions*, 13:1151-1164.
- Oliver, J.B. & Mannion, C.M. (2001) Ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytidae) species attacking chestnut and captured in ethanol-baited traps in Middle Tennessee. *Environmental Entomology*, 30:909–918.
- Oliver, J.B. & Mannion, C.M. (2001) Ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytidae) species attacking chestnut and captured in ethanol-baited traps in Middle Tennessee. *Environmental Entomology*, 30:909–918.
- Peer K, Taborsky M (2007) Delayed dispersal as a potential route to cooperative breeding in ambrosia beetles. *Behav Ecol Sociobiol*, 61:729–739.
- Peer, K. & Taborsky, M. (2007): Delayed dispersal as a potential route to cooperative breeding in ambrosia beetles. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 61: 729-739.
- Pennacchio F., Roversi P.F., Francardi V. *et al* (2003) *Xylosandrus crassiusculus* (Motschulsky) a bark beetle new to Europe (Coleoptera Scolytidae). *Redia* 86:77–80.
- Pfeffer, A. (1995) Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera, Scolytidae, Platypodidae). *Entomologica Basiliensia*, 17:5–310.
- Pimentel D., Zuniga R. e Morrison D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52:273-288.
- Queller, D. C. 1994. Extended parental care and the evolution of eusociality. *Proc. R. Soc. Lond. B* 256:105-111.
- Raffa K.F., Aukema B.H., Bentz B.J., Carroll A.L., Hicke J.A., Turner M.G. e Romme W.H. (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience*, 58:501-517.

- Ranger, C., Reding, M., Schultz, P., Oliver, J., Frank, S., Adesso, K., *et al.* (2016) Biology, ecology, and management of *Xylosandrus* spp. ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in ornamental tree nurseries. *Journal of Integrated Pest Management*, **7**:1–23.
- Ranger, C.M., Schultz, P.B., Frank, S.D., Chong, J.H. & Reding, M.E. (2015) Non-native ambrosia beetles as opportunistic exploiters of living but weakened trees. *PlosONE*.
- Rassati D, Faccoli M, PetruccoToffolo E et al (2015a) Improving the early detection of alien wood-boring beetes in ports and surrounding forests. *J ApplEcol*, **52**:50–58.
- Rassati, D., Faccoli, M., Battisti, A. & Marini, L. (2016b) Habitat and climatic preferences drive invasions of alien ambrosia beetles in deciduous temperate forests. *Biological Invasions*, **18**:2809–2821.
- Rassati, D., Faccoli, M., Battisti, A. & Marini, L. (2016b) Habitat and climatic preferences drive invasions of alien ambrosia beetles in deciduous temperate forests. *Biological Invasions*, **18**:2809–2821.
- Ryan, K., Moncalvo, J.M., de Groot, P. & Smith, S.M. (2011) Interactions between the fungal symbiont of *Sirexnoctilio* (Hymenoptera: Siricidae) and two bark beetle-vectored fungi. *The Canadian Entomologist*, **143**:224–235.
- Sanguansub, S., Goto, H. & Kamata, N. (2012) Guild structure of ambrosia beetles attacking a deciduous oak tree *Quercus serrata* in relation to wood oldness and seasonality in three locations in the Central Japan. *Entomological Science*, **15**:42–55.
- Sauvard D, Branco M, Lakatos F, Faccoli M, Kirkendall L (2010). Weevils and bark beetles(Coleoptera, Curculionidae). In: Roques A et al (eds) Alien terrestrial arthropods of Europe. *BioRisk*, vol 4. Pensoft Publishers, Sofia, pp 219–266.
- Skarpaas O & Økland B (2009) Timber import and the risk of forest pest introductions. *Journal of Applied Ecology*, **46**:55–63.
- Soné, K., Mori, T. & Ide, M. (1998) Spatial distribution pattern of attack of the oak borer, *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae), and scolytid ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae) on fresh logs. *Journal of Forest Research*, **3**:225–229.
- Tobin, P.C. (2015) Ecological consequences of pathogen and insect invasions. *Current Forestry Reports*, **1**:25–32.

- Umeda, C., Eskalen, A. & Paine, T.D. (2016). Polyphagous Shot Hole Borer and Fusarium Dieback in California. *Insects and Diseases of Mediterranean Forest Systems* (ed. by T.D. Paine & F. Lieutier), pp. 757–767. Springer International Publishing, Zurich.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarosik V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y. & Pyšek P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14:702-708.
- Wood, S.L. & Bright, D.E. (1992) A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic Index Volume A. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 13:1–833.
- Wood, S.L. (1982) The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 6:1–1359.

7. SITOGRAFIA

<http://www.ambrosiasymbiosis.org/>

<http://www.ansa.it/>

<http://www.arpat.info/>

<http://www.bugguide.net/>

<http://www.europe-aliens.org/> (DAISIE)

<http://www.invasive.org/>

<http://www.iucn.org/>

<http://www.lsuinsects.org/>

<http://www.shutterstock.com/>

<http://www.vassarstats.net/>

RINGRAZIAMENTI

Desidero ringraziare tutti coloro che mi hanno aiutato nella realizzazione della tesi con suggerimenti, critiche e osservazioni.

Ringrazio anzitutto il Prof. Massimo Faccoli, relatore di questa tesi di laurea, per avermi dato l'opportunità di realizzare questo lavoro.

Un ringraziamento speciale va al Dott. Davide Rassati, per la disponibilità e pazienza dimostratemi durante la realizzazione di questa tesi.

La mia profonda gratitudine va a mia madre e mio padre che mi sono sempre stati accanto. Senza il loro supporto e incoraggiamento non sarei arrivata fin qui.

Ringrazio tutti i parenti per il sostegno che, consapevolmente o meno, mi hanno dato.

Ringrazio il mio fidanzato, che mi ha incoraggiato e sopportato anche nei momenti difficili.

Vorrei infine ringraziare tutti i miei amici che hanno condiviso con me questi anni di gioie e sacrifici.

Un sentito grazie a tutti!