

GIOVANNI BURGIO

Istituto di Entomologia "G. Grandi", Università di Bologna.

## La misurazione della biodiversità, con particolare riferimento all'entomologia agraria (\*)

### BIODIVERSITÀ: UNA DIVERSITÀ DI CONCETTI

Uno dei temi centrali dell'ecologia è costituito dalla diversità biologica. Con la crescente valorizzazione e diffusione di tecniche produttive e difesa fitosanitaria a basso impatto ambientale, anche in agricoltura tale campo d'indagine ha sempre più coinvolto operatori e ricercatori del settore. Nella lotta integrata avanzata e soprattutto nell'agroecologia, si può infatti dire che la biodiversità diventi un parametro di riferimento fondamentale nello studio del campo coltivato; basti pensare infatti a come gli approcci quantitativi nello studio della biodiversità siano sempre più visti come indicatori della qualità dell'ambiente (Altieri, 1991).

Il principio, accettato da molti, che a una crescente diversità corrisponda una aumento di stabilità (MacArthur, 1955) costituisce forse una delle prime importanti teorie ecologiche, anche se ha dato luogo, soprattutto nell'ecologia teorica e applicata, ad aspre polemiche (Contoli, 1993, per una sintesi), soprattutto in riferimento al concetto stesso di stabilità. Alcuni autori, nel corso degli anni, sono infatti passati a un concetto di stabilità legato a un ritorno allo stato iniziale dopo un perturbazione esogena (Contoli, 1994). Altri, soprattutto matematici e modellisti, si sono spinti verso un concetto di diversità legato a una minor stabilità endogena (in altre parole gli ecosistemi, più sono complessi, più sono dinamicamente fragili) (May, 1972). Da quanto esposto non c'è da meravigliarsi come lo studio e la misura della biodiversità siano circondate tutt'ora da un grande dibattito poichè, nonostante il concetto di diversità biologica possa sembrare intuitivo e facilmente definibile e misurabile, gli ecologi teorici e applicati hanno escogitato un vasto spettro di modelli e approcci, causando molto spesso notevoli divergenze metodologiche (Magurran, 1988; Contoli, 1993). Questa controversia ha portato a far nascere definizioni della biodiversità esageratamente polemiche, come ad esempio quella di "illusione ottica", o addirittura di "non concetto" (Hurlbert, 1971). Tali esasperazioni non devono sorprendere, poichè non è raro che concetti o teorie, tanto più vengano investigate e speculate – soprattutto da punti di vista

---

(\*) Lavoro accettato il 14 gennaio 1999.

e approcci metodologici diversi – tanto meno chiare finiscano per apparire. Come purtroppo capita in molte discipline, analisi condotte da differenti angolazioni possono portare a diverse percezioni di ciò che è indagato, con il rischio che, in questo caso, più che la complessità, si finisca per studiare, come è stato detto ironicamente ma con fondamenti realistici, “il grado di complicazione” di un sistema (Contoli, 1993). Del resto è pur vero che, più che un concetto, la biodiversità appare come un grappolo di concetti (forse uno in ogni indice usato per calcolarla) (Magurran, 1988; Contoli, 1993) e nessuna definizione come questa richiama una molteplicità di aspetti, soprattutto se a essere investigata è la funzionalità delle cenosi.

Il problema terminologico legato alla biodiversità è assai intricato. Una ricca revisione sulle definizioni legate a tale concetto, nonché una sintesi delle conclusioni concordi che emergono, sono fornite da Contoli (1994). Per la maggior parte degli studiosi, come l'Autore fa notare, la diversità corrisponde alla ricchezza in specie e all'equipartizione (uniformità o *evenness*), mentre altri la fanno coincidere essenzialmente al solo numero di specie.

Passiamo poi all'esigenza di una valutazione multivariata della diversità (concetto introdotto da matematici ed ecostatistici), a una di tipo “ecologico” (l'attenzione viene rivolta ai fenomeni all'interno di un singolo livello trofico e tra livelli trofici diversi), per passare all'approccio cosiddetto di tipo funzionale (May, 1972; Pimm, 1984; Contoli, 1993), fino alla diversità biotica come manifestazione dell'entropia (per un'accurata revisione di quest'ultimo argomento, vedere Contoli, 1994).

Al di là delle singole implicazioni che possono scaturire dai differenti campi d'indagine e senza voler essere troppo restrittivi, la biodiversità può essere definita in conclusione da due componenti: 1) la varietà delle specie; 2) l'abbondanza relativa di ciascuna di esse (equipartizione) (Magurran, 1988). Cosa esse siano è intuitivo: possiamo considerare la prima componente come il “catalogo” delle specie viventi in un certo areale e la seconda come la dimensione relativa delle singole popolazioni. Questa è la classica definizione di biodiversità legata al numero delle specie presenti in un areale, ma si ricorda che ci possono essere altri approcci per quantificare la diversità ecologica (Magurran, 1988). Per esempio gli studi delle nicchie ecologiche posso prendere in considerazione la “diversità delle risorse” che un organismo (o una specie) utilizza. Similmente, la “diversità di habitat” è un indice che misura la complessità strutturale dell'ambiente o il numero di comunità presenti. Un altro approccio, questa volta un po' differente, riguarda la cosiddetta  $\beta$ -diversità, definita come il gradiente di cambiamento della diversità (es. delle specie presenti) lungo una direzione o fra diversi habitat; tale approccio richiede a sua volta particolari impostazioni e accorgimenti (Magurran, 1988).

La biodiversità, in conclusione, non deve essere intesa come qualcosa di generico, o un termine elegante per demagogie mistificatrici (il termine biodiversità recentemente va molto di moda, e spesso è citato a sproposito!), ma il punto di partenza oggettivo per ogni studio strutturale e/o funzionale del campo coltivato.

## DIVERSITÀ E STABILITÀ NEL CAMPO COLTIVATO

Nell'entomologia agraria, conclusioni di fondo sulla relazione stabilità-diversità derivano da classici studi in cui è stato constatato come le specie fitofaghe rompessero l'equilibrio con maggior frequenza nelle monocolture rispetto alle policolture (Elton, 1958; Pimentel, 1961). La densità media di popolazione di un fitofago sarebbe quindi più alta nelle monocolture rispetto alle policolture (e in generale nelle condizioni di maggior diversità vegetale) e, a parità d'ampiezza delle oscillazioni, le rotture dell'equilibrio risulterebbero essere più frequenti in monocoltura. Articoli di revisione su questo complesso argomento, comprendenti anche panoramiche sulle principali applicazioni dell'agroecologia, possono trovarsi in Root (1973), van Emden e Williams (1974), Russell (1989), van Emden (1990), Andow (1991), Delucchi (1997). Altri aspetti di tale teoria, con alcuni approfondimenti di tipo critico, possono essere desunti da Sheehan (1986) e Redfearn e Pimm (1987).

Uno dei problemi centrali dell'entomologia agraria e in particolare dell'agroecologia, è il seguente: come rispondono gli artropodi, sia fitofagi che entomofagi, alle policolture e più in generale alla diversità vegetale (Andow, 1991).

Il numero dei possibili rapporti fra piante, fitofagi, predatori, parassitoidi e le relative risposte di ogni popolazione nei confronti delle altre, genera una rete complessa di interazioni. Andow (1991) riporta l'esempio teorico di un relativamente semplice ecosistema formato da 2 piante, 6 fitofagi e 6 nemici naturali. In tale contesto, dal punto di vista prettamente teorico verrebbero generate per simulazione 91 potenziali interazioni ecologiche a due vie e 364 a tre vie. Chiaramente solo un'analisi sperimentale di ogni interazione può chiarire quali siano quelle effettivamente realistiche ed esistenti, per cui tale stima è in eccesso. Questo semplice esempio, anche se teorico, ci può comunque esemplificare il binomio diversità-complessità, anche in ecosistemi fondamentalmente semplificati come quelli agrari. Nello studio di tale problematica si possono seguire fondamentalmente due diverse impostazioni (Andow, 1991):

1) la prima tenta di affrontare il problema esaminando punto per punto tutte le reti di complessità del campo coltivato, cercando essenzialmente risposte pratiche e semplici. Tale approccio cerca, ad esempio, di focalizzare quali siano le policolture economicamente utili, studiare i fitofagi e nemici naturali che gravitano su infrastrutture ecologiche non coltivate (es. siepi, corridoi ecologici, aree marginali) e definire, in generale, accorgimenti per ripristinare la complessità degli agroecosistemi.

2) la seconda cerca di spiegare le reti di complessità con eleganti teorie, coinvolgenti modelli matematici spesso complessi; tale percorso ricerca una spiegazione generale unificante delle risposte degli artropodi alle colture agrarie.

Esistono numerose dimostrazioni del fatto che la policoltura, e più in generale la diversificazione vegetale, comporti un aumento di biodiversità (Andow, 1991; van Emden e Williams, 1974): il beneficio pratico risiederebbe nell'aumento del potere tampone (tendenza a una maggior stabilità) dell'agroecosistema. Sono state formulate fondamentalmente due ipotesi per spiegare la maggior densità dei

fitofagi nelle monocolture, o in generale nelle situazioni di minor diversificazione vegetazionale (Andow, 1991):

- 1) l'ipotesi "concentrazione delle risorse";
- 2) l'ipotesi "nemici naturali".

La 1) postula che i fitofagi, e in particolare i monofagi e gli oligofagi, sono avvantaggiati, e di conseguenza tendono a esplodere a livello demografico, nelle monocolture, dove le piante ospiti sono concentrate e si realizza, soprattutto per un organismo che si è specializzato a nutrirsi di un tipo di pianta, un ambiente più favorevole alla loro colonizzazione. Uno dei primi esperimenti di campo per cercare di chiarire tale ipotesi fu fatto da Root (1973): piante del gen. *Brassica*, furono coltivate sia in monocoltura che in una situazione di policoltura, e fu dimostrato che nel secondo caso i fitofagi non raggiungevano densità critiche per la coltura. Ulteriori indagini bibliografiche ottenute su più di 150 casi studio hanno in seguito evidenziato come nella regola i fitofagi manifestino pericolosi aumenti di densità nelle situazioni di monocoltura, anche se esiste un certa variabilità di tale tendenza (Risch *et al.*, 1983). La ragione di ciò sarebbe dovuta al fatto che le piante associate alla coltura principale in un sistema multispecifico (cioè policolturale), influenzerebbero negativamente sull'abilità dei fitofagi nella ricerca e utilizzazione dei loro ospiti (mascherando ad esempio gli stimoli utilizzati dal fitofago nella ricerca della pianta bersaglio o riducendo i suoi movimenti fra una pianta e l'altra), diminuendo più in generale i tassi di colonizzazione (Root, 1973). Tale ipotesi sarebbe comunque più evidente per fitofagi monofagi od oligofagi, poiché per quelli polifagi la situazione di policoltura (o in generale di maggior diversità vegetale) non rappresenterebbe una "diluizione" di risorse così critica (Redfearn e Pimm, 1987). Alcuni ricercatori hanno chiamato la situazione in cui piante associate a specie vegetali differenti tassonomicamente soffrono meno gli attacchi dei fitofagi, "resistenza d'associazione" (Andow, 1991).

Riguardo l'ipotesi 2), il motivo della minor densità di fitofagi negli habitat diversificati sarebbe dovuta principalmente alla maggior presenza di nemici naturali (parassitoidi e predatori), in un contesto dove le loro popolazioni risulterebbero favorite per la maggior presenza di prede alternative, sorgenti nettariifere e zuccherine (fondamentali per l'alimentazione degli adulti dei parassitoidi), e in generale microhabitat suscettibili alla loro permanenza e moltiplicazione (Andow, 1991).

C'è sicuramente da dire che le due ipotesi non si escludono a vicenda e probabilmente ognuna di loro concorre parzialmente nel determinare il risultato finale dell'aumento della stabilità. Entrando in dettaglio riguardo la seconda ipotesi, gli entomofagi generalisti dovrebbero essere più abbondanti in un agroecosistema diversificato, e perciò la loro capacità di limitare i fitofagi risulterebbe generalmente superiore. I motivi sarebbero i seguenti (Andow, 1991):

- a) utilizzazione una grande varietà di ospiti e prede, che sono del resto più abbondanti per la scalarità temporale del ciclo biologico delle diverse essenze vegetali;
- b) possibilità di attaccare ospiti che normalmente non incontrano e non utilizzano sulla monocoltura;
- c) possibilità di frequentare una grande varietà di microhabitat, nei quali sono

compresi anche potenziali siti di svernamento e nutrizione degli adulti.

In monocoltura, invece, gli entomofagi predatori e parassitoidi potrebbero portare le loro vittime alla rarefazione estrema, con conseguenze negative per le loro stesse popolazioni e per le colture: quando successivamente i fitofagi ricolonizzeranno tali monoculture (l'esperienza insegna che prima o poi ciò avviene), essi potrebbero crescere rapidamente diventando pericolosi per la produzione. In poche parole l'interazione preda-predatore (o parassitoide) sarebbe molto instabile e, dal punto di vista della dinamica delle popolazioni, altamente fluttuante, con le popolazioni del nemico naturale in estinzione in certi periodi critici.

In molti casi è stato visto che la policoltura e la diversificazione vegetale, mettendo a disposizione un ambiente fisico più umido e ombreggiato, può incrementare anche l'attività di ricerca dell'ospite di certi predatori come i Carabidi (Andow, 1991). In generale quindi, la presenza di una maggior diversificazione vegetale (aree di rifugio, siepi, policoltura, consociazioni fra colture) che permette a fitofagi non bersaglio per la coltura di persistere più a lungo nell'ambiente, stabilizza le interazioni preda-predatore e ospite-parassitoide. Questo discorso è particolarmente sentito, ad esempio, nelle colture annuali che sono distrutte o rimosse subito dopo la raccolta; la sopravvivenza dei nemici naturali può in questo caso dipendere esclusivamente da prede viventi su piante esterne alle colture. Se tali piante sono vicine alla coltura, i nemici naturali potranno colonizzare la coltura tempestivamente e in grande numero (Andow, 1991). In più, gli entomofagi viventi su prede alternative esterne alla coltura, possono costituire un'utile riserva qualora gli entomofagi sulla coltura sono uccisi con insetticidi o per mantenere un certo entomofago in un'area durante l'assenza temporanea di una coltura a causa delle rotazioni.

Per quanto riguarda gli effetti della diversità vegetale sulle popolazioni di entomofagi specialisti, a tale proposito vi sarebbero più controversie. In certi casi, la presenza di specie vegetali, rifugi, infrastrutture ecologiche, potrebbe fare in modo che prede e ospiti possano persistere maggiormente, con effetti positivi sulle dinamiche di popolazione fitofago-entomofago specialista (Andow, 1991). Gli adulti dei parassitoidi sarebbero inoltre avvantaggiati dalla maggior presenza di cibo come nettare, polline, melata, soluzioni zuccherine, e quelli dei predatori dalla presenza di rifugi e microhabitat colonizzabili in certi periodi dell'anno (van Emdem, 1990). Anche in questo caso tali concomitanze stabilizzerebbero le interazioni preda-predatore e ospite-parassitoide (Andow, 1991).

Alcuni ricercatori, come visto anche sopra, non concordano sull'ipotesi univoca di diversità-stabilità, arguendo che non esistono sistemi semplificati instabili per definizione (Redfearn e Pimm, 1987). È stato suggerito inoltre che l'ipotesi "nemici naturali", soprattutto se formulata in termini categorici e troppo generici, sia troppo semplicistica e necessiti di differenti considerazioni a seconda che si parli di entomofagi specialisti o generalisti (Sheehan, 1986). L'Autore ipotizza infatti che i parassitoidi specialisti potrebbero essere addirittura meno abbondanti nelle policolture rispetto alle monocolture a causa dei seguenti motivi: 1) i messaggeri chimici usati nella ricognizione da parte dei parassitoidi diverrebbero più difficili e confusi da captare in una situazione di varietà vegetale (ipotesi di mascheramento degli stimoli); 2) i confini indistinti nei bordi fra le colture

dovrebbero essere più difficili da esplorare e i parassitoidi sarebbero più propensi ad abbandonare le policolture. Ad esempio, la segnalazione della riduzione del parassitismo di due specie di Tachinidi dovuta a certe piante associate a quelle ospitanti il fitofago (Monteith, 1960), sembra causata da odori repellenti o mascheranti che avrebbero alterato i processi di ricerca dell'ospite. In alcuni casi inoltre, ospiti viventi su certe piante sembrano sfuggire all'attacco dei loro parassitoidi, anche se non è chiaro se tale fenomeno sia dovuto alla mancanza di stimoli per l'orientazione del parassitoide, a repellenti, barriere fisiche o al fatto che tali vegetali siano localizzati in ambienti poco graditi o sfavorevoli al parassitoide stesso (Vinson, 1985).

Del resto, la stessa ipotesi di mascheramento delle tracce provenienti dalle piante, causate da una spinta diversificazione vegetale, non sembra avere lo stesso peso per entomofagi cosiddetti *plant specialist* e *plant generalist* (Vet e Dicke, 1992). Mentre i primi mostrano di solito risposte rigide a stimoli provenienti dalle piante, i secondi (e in particolare quelli *specialist* a livello dell'insetto ospite), potrebbero esibire comportamenti di apprendimento a segnali emessi dalle piante, o ad altre tracce presenti nell'ambiente e associate alla presenza dei fitofagi (apprendimento associativo) (Vet e Dicke, 1992). Questi segnali provenienti dall'ambiente potrebbero proprio provenire da piante consociate a quelle ospitanti il fitofago. Attraverso questa "plasticità comportamentale", nemici naturali specializzati nei confronti di fitofagi polifagi, potrebbero crearsi "immagini plurime" del microhabitat del fitofago (insieme di tracce olfattive e visive). In definitiva quindi, il modo in cui la diversificazione vegetale influenza l'efficienza di un entomofago, può essere determinato in ultima analisi dalla plasticità del comportamento e dall'abilità di esibire apprendimento associativo (Vet e Dicke, 1992). Il presumibile fenomeno di mascheramento degli stimoli dovuta all'eccessiva diversità vegetale (Sheehan, 1986) sarebbe secondo Vet e Dicke (1992) sicuramente meno intenso per gli entomofagi di quanto non lo sia per i fitofagi. Il comportamento di ricerca da parte degli entomofagi *plant generalist* non sarebbe in definitiva influenzato negativamente dalle piante associate alle colture principali.

Segnalazioni raccolte da diversi Autori, confermano che le piante in policoltura fanno registrare, nella maggior parte dei casi, densità più basse di fitofagi rispetto alla monocoltura (Andow, 1991) (tab. 1).

Da tale indagine il 51% dei fitofagi (su un totale di 149 specie) hanno evidenziato popolazioni più basse su piante in policoltura, mentre solo per il 15% (44 specie) dei casi si sono riscontrate più alte densità in policoltura. Da rilevare circa un 33% di casi intermedi o non definitivi (la densità è variabile oppure non si riscontra nessun cambiamento). Anche i nemici naturali hanno mostrato maggiori densità di popolazione in policoltura rispetto alla monocoltura e tale tendenza è risultata più evidente per i parassitoidi.

## BIODIVERSITÀ E SPERIMENTAZIONE DI CAMPO

In campo agrario, la misura della biodiversità dovrebbe pertanto essere il punto di partenza da tenere in considerazione nelle indagini sulla complessità faunistica e botanica di un agroecosistema, utile per delineare le biocenosi tipiche di

Tab. 1 – Cambiamento di densità delle popolazioni di artropodi (fra parentesi è espresso il contributo %), in funzione della presenza di policolture (da Andow, 1991, modificato).

<b>Densità di popolazione di specie di artropodi in policoltura vs. monocultura</b>				
	<b>Variabile</b>	<b>Più alta</b>	<b>Nessun Cambiamento</b>	<b>Più bassa</b>
Fitofagi	58 (20.2)	44 (15.3)	36 (12.5)	149 (51.9)
Monofagi	42 (19.1)	17 (7.7)	31 (14.1)	130 (59.1)
Polifagi	16 (23.9)	27 (40.3)	5 (7.5)	19 (18.4)
Nemici naturali	33 (25.67)	68 (52.7)	17 (13.2)	12 (9.3)
Predatori	27 (30.3)	38 (42.7)	14 (15.7)	11 (12.4)
Parassitoidi	6 (15.0)	30 (75.0)	3 (7.5)	1 (2.5)

ambienti con diverso grado di antropizzazione o caratterizzate da differenti infrastrutture ecologiche. La diversità, ad esempio, può costituire un parametro utile nello studio comparato di unità aziendali aventi:

- spazi naturali di diverso tipo (siepi, boschetti, aree non coltivate) o un differente grado di maturità di essi (es. età delle siepi);
- differenti assetti colturali e/o associazioni fra piante coltivate, legati ad esempio a diverse impostazioni agronomiche o rotazioni;
- consociazioni colturali;
- diverso input chimico da fitofarmaci e/o concimazioni;
- differenze botaniche legate alla flora spontanea presente nei margini delle aree coltivate, oppure alla presenza di piante miscugli di esse (es. nettariere o colture di copertura) adiacenti alle colture.

In tali confronti, si cerca di studiare le fluttuazioni dei fitofagi sulle colture, e si tenta di correlarle al grado di diversità dell'ambiente o per converso, alla sua semplificazione. Un classico quesito è ad esempio chiedersi se le aziende con maggior presenza di diversità vegetale possiedano un più alto potere tampone, quantificabile quest'ultimo come minori rotture dall'equilibrio da parte dei fitofagi sulle colture, dovute a loro volta a una minor presenza di insetti nocivi, e/o a una maggior densità di predatori e parassitoidi (fattori non certo escludentisi, come visto prima) (Andow, 1991).

Lo studio di tutti questi fattori ambientali sulle popolazioni di insetti comporta diverse difficoltà e complicazioni dal punto di vista sperimentale, poiché in questo caso a essere messe a confronto non sono semplici fattori definiti a priori, dosabili e quindi isolabili dal contesto (ad es. fitofarmaci, bioinsetticidi, fertilizzanti), ma gli effetti globali di sistemi di produzione diversi, sulle cui dinamiche possono

concorrere più fattori simultaneamente e le cui fonti di variazione sono spesso difficilmente controllabili. Tale approccio ecologico, prendendo in considerazione fattori e dinamiche che per definizione mostrano eterogenetà e variabilità spaziale, richiamano più che mai il concetto di dinamica di metapopolazione (Dent e Walton, 1997). I principali problemi che insorgono sono ad esempio dovuti alle seguenti cause (Mills, 1997):

1) lo studio di organismi mobili (es. molti parassitoidi e predatori come Coccinellidi) richiede parcelle molto grandi, dell'ordine di interi appezzamenti, fatto che causa un incremento notevole dei costi rispetto ai tradizionali esperimenti su piccola scala e problemi nella pianificazione degli stessi;

2) la variabilità fra i diversi appezzamenti o le differenti aziende è spesso maggiore e meno controllabile di quella che solitamente si riscontra fra le parcelle all'interno di uno stesso campo e questo comporta repliche sia nello spazio che nel tempo;

3) il concetto stesso di popolazione, fra gli insetti, è tutt'ora molto controverso e ha dato luogo a notevoli dibattiti (Perry, 1997). Gli insetti infatti, più di ogni altro animale, manifestano risposte aggregative locali, sono fluttuanti nel tempo e nello spazio, soggette a fenomeni di immigrazione ed emigrazione e manifestano sottopopolazioni nell'ambito dei singoli siti di aggregazione. Tutti questi problemi risultano amplificati nel caso di esperimenti su vasta scala, come sono quelli tipici dell'agroecologia;

4) la randomizzazione di certi fattori complessi (distanza dai luoghi di svernamento, effetto di strisce vegetazionali di bordo, aree marginali di moltiplicazione di insetti utili) richiede molta cura e spesso non è realizzabile secondo i canoni classici, per il carattere di marginalità spaziale che essi per definizione possiedono.

Tentativi per pianificare esperimenti su vasta scala che prendono in esame tali fattori ecologici, coinvolgono disegni sperimentali complessi riguardanti particolari accorgimenti nella scelta della disposizione e dimensione parcellare, e possono trovarsi in Perry (1997).

Purtroppo, oltre a tali problemi tecnici, l'impostazione della sperimentazione sulla biodiversità risente spesso anche della carenza di basi teoriche e delle divergenze viste sopra. Una sintesi delle lacune e delle limitazioni che scaturiscono dalla sperimentazione sulla biodiversità è offerta da Contoli (1994).

## L'APPROCCIO FUNZIONALE NELLO STUDIO DELLA BIODIVERSITÀ

Figlia di un'impostazione più teorica e unificante, negli anni recenti si è fatta avanti una scuola di pensiero che ha cercato di dare maggiore importanza, nell'analisi della diversità-stabilità, alle relazioni funzionali fra i viventi (Contoli, 1993). Tale branca dell'ecologia ha privilegiato un approccio di tipo matematico-teorico (i modelli derivano dalla cibernetica e teoria dei sistemi), e ha costituito indubbiamente un ulteriore punto di riferimento per inquadrare in modo nuovo e più interpretativo il problema della diversità ecologica, anche se non sono mancate polemiche e pareri discordi.

Si è così iniziato ad affrontare il problema della diversità funzionale, e alcuni

autori, sotto tale spinta, hanno proposto di riferire gli indici di diversità a realtà funzionali (Pimm, 1984), intendendo studiare attraverso la diversità, la complessità delle relazioni che collegano i viventi, affiancando alla diversità e alle sue componenti, parametri come forza d'interazione media, connettività e connettanza, termini legati al funzionamento dei sistemi ecologici (Contoli, 1993), alcuni dei quali attinti dalla teoria dei sistemi (May, 1972). Una sintesi delle variabili e dei concetti che concorrono nella definizione di diversità, e contemporaneamente un punto di partenza per un approccio quantitativo sulla biodiversità, può essere tratta da Odum (1983) e Pimm (1984) (vedi appendice).

Teoricamente, e secondo alcuni, se molte specie sono presenti in una comunità (sistema complesso) ne dovrebbe conseguire che (Pimm, 1984):

- 1) il sistema dovrebbe essere poco connesso (connettanza minore);
- 2) le popolazioni dovrebbero essere poco resilienti;

Stabilità di resistenza e stabilità di resilienza, inoltre, sono di solito mutualmente escludentesi, essendo difficile che si sviluppino contemporaneamente (Odum, 1983): in generale ci si aspetta che gli ecosistemi in ambienti fisici favorevoli abbiano più resistenza e meno resilienza, mentre avviene il contrario in ambienti incerti, come ad esempio quelli agrari.

Vale la pena soffermarsi sul punto 1), poiché deriva da una regola empirica che afferma la relazione inversa tra connettanza (C) e diversità (quantificata ad esempio dal numero S di specie), secondo un andamento iperbolico del tipo  $S \cdot C = K$  (Redfearn e Pimm, 1987) (fig. I).

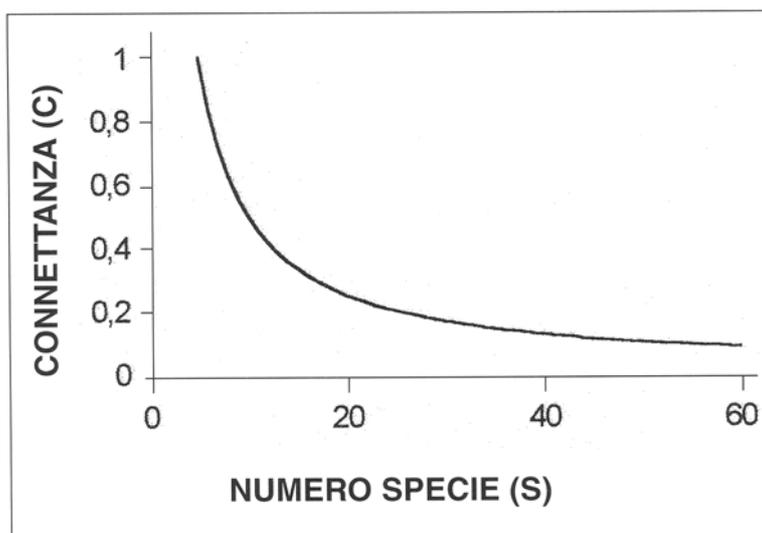


Fig. I - Relazione inversa fra connettanza e numero di specie di una cenosi. L'area sopra la curva rappresenterebbe la zona d'instabilità, mentre quella sotto, la zona di stabilità.

Tale legge, alla base dell'approccio funzionale per lo studio della diversità, ha dato luogo a pareri non sempre concordi. In parole povere, secondo tale postulato,

un sistema, quanto più è complesso, tanto meno dovrebbe essere connesso (minor numero di nessi) per mantenere la stabilità. La connettanza totale di un sistema, vale la pena ripeterlo, è definita come il rapporto tra il numero delle interazioni (nessi) reali e il numero di quelle possibili. Questa assunzione, è stata accettata e approfondita da alcuni studiosi (Margalef e Gutierrez, 1983, Pimm, 1984), anche se soprattutto dal punto di vista teorico, essendo pochi i riferimenti ai sistemi biologici complessi (McNaughton, 1978; Rejmanek e Starý, 1979; Contoli, 1993). L'evidenza empirica postula in effetti che le interazioni reali sono quasi sempre inferiori a quelle potenziali (Andow, 1991). In base a tale concetto Margalef (1989) ritiene che si possa prevedere, dall'analisi diversità/connettanza, in quali condizioni numeriche l'unità ecosistemica debba rompersi per carenza di nessi, o per il rischio di instabilità legato a un suo eccesso. Nonostante tale affermazione derivi prevalentemente dall'analisi della teoria dei sistemi e sia stata spesso verificata sperimentalmente per circuiti elettronici (Margalef e Gutierrez, 1983), esistono alcuni esempi derivati da comunità naturali. Tornando ai lavori sopracitati, McNaughton (1978) ha evidenziato una relazione inversa tra connettanza e numero di specie per comunità composte da piante e loro fitofagi nel parco nazionale Serengeti in Tanzania; per 17 sistemi estensivi a prato l'autore ha calcolato che il prodotto  $S \cdot C$  si manteneva sul valore di 4.7. Rejmanek e Starý (1979) in uno studio su 31 catene trofiche del tipo: pianta-afide-parassitoide studiate in biotopi dell'Europa centrale, hanno trovato che il prodotto  $C \cdot S$  rimaneva all'interno dei valori 2-6, range che gli stessi autori considerano come condizione di stabilità per dette catene trofiche. Ad esempio, per una rete trofica che ha alla base la consociazione vegetale: quercia-pino-betulla, gli autori riportano 37 specie con un valore di connettanza totale pari a 0,137. Nonostante tale studio abbia dato risultati interessanti e realistici, dall'altra parte sono gli stessi autori che ammettono la possibilità che la connettanza di tali sistemi possa aumentare se in tali studi vengano considerati anche iperparassitoidi e predatori, organismi che del resto rientrano nelle comunità naturali di agroecosistemi anche abbastanza semplificati. Ulteriori indagini in questa direzione sarebbero necessari per chiarire questi aspetti poiché tale studio, pur essendo abbastanza unico nel suo genere, semplifica notevolmente ciò che accade realmente in natura.

L'approccio funzionale che postula la relazione inversa fra connettanza e diversità (quantificata solitamente dal numero di specie) deriva da un classico lavoro di May (1972). L'Autore, analizzando le soluzioni analitiche di matrici complesse, ha suggerito in via teorica che: *“valori troppo elevati di connettanza o di forza d'interazione media portano a instabilità”*. All'aumentare del numero di elementi nella matrice, le regioni di transizione fra stabilità e instabilità, diventavano in pratica molto vicine. In altre parole, un sistema complesso collocato vicino a tali zone di transizione, va incontro spontaneamente a catastrofe per piccole modificazioni dei parametri del sistema. I sistemi studiati da May consistono fondamentalmente di 3 parametri:

- 1)  $n$ , il numero di elementi del sistema nella matrice d'interazione;
- 2)  $\alpha$ , l'interazione media, un parametro che caratterizza l'effetto medio di ogni elemento sugli altri;  $i$ , generalmente, è compreso fra +1 e -1;
- 3)  $c$ , la connettanza.

May mostra che i sistemi complessi sono quasi certamente stabili se:

$$\alpha < (nc)^{-1/2}$$

e instabili se:

$$\alpha > (nc)^{-1/2}$$

Applicando tali modelli in un contesto ecologico, discendono secondo May (1972) due corollari:

1) due diversi sistemi, con forza d'interazione media e connettanza  $a_1-c_1$  e  $a_2-c_2$  rispettivamente, dovrebbero avere stessi caratteri di stabilità, quantificati dalla relazione:

$$\alpha_1^2 \cdot c_1 \approx \alpha_2^2 \cdot c_2$$

Da ciò deriva che all'interno di una rete trofica, specie che interagiscono con molte altre (alta connettanza), dovrebbero essere caratterizzate da deboli interazioni (il sistema dovrebbe quindi possedere bassa forza d'interazione media), e al contrario specie che interagiscono in modo forte, possono farlo in un contesto di basso numero di specie (May, 1972). Tale corollario sembra essere, secondo alcuni, tipico di molti ecosistemi naturali (Margalef, 1968).

2) usando simulazioni proposte da alcuni autori con particolari valori di alfa (May, 1972), ne deriva ad esempio che comunità di 12 specie con una connettanza del 15% hanno probabilità tendente a zero di essere stabili; mentre se le interazioni sono organizzate in tre separati blocchi di comunità (subsistemi) con 4 specie ognuna con una connettanza del 45%, il sistema così organizzato avrebbe una probabilità del 35% di essere stabile. Questo vuol dire che in queste simulazioni, mentre nessun sistema con 12 specie risulta stabile, il 35% di quelli arrangiati in blocchi, lo sono. Secondo May (1972) questi esempi suggeriscono che i modelli multispecifici di comunità, a parità di certa forza d'interazione media e connettanza, risulteranno più stabili se tendono a essere organizzati in blocchi.

Sono state proposte diverse spiegazioni alla teoria che postula la relazione inversa fra connettanza e diversità. Alcuni preferiscono spiegare questa caratteristica in termini biologici: le varie specie potrebbero interagire solo con poche altre specie, indipendentemente dal numero di quelle con le quali entrano a contatto a livello biocenotico (Pimm, 1984). Esistono spiegazioni anche in relazione all'energia pro-specie del sistema, che sarebbe limitata, soprattutto mano a mano che risaliamo verso i livelli trofici elevati. Altri come Margalef (1989) e Margalef e Gutierrez (1983) sostengono del resto come i sistemi eccessivamente connessi siano effettivamente precari, alla luce di simulazioni mediante modelli, posizione peraltro non accettata da tutti. L'applicazione di modelli matematici come quelli proposti da May pone inoltre un problema non indifferente: calcolare e validare i parametri che definiscono queste matrici complesse, per i sistemi ecologici, che sono sicuramente più complessi e meno definibili a priori di quelli cibernetici.

Margalef e Gutierrez (1983) hanno proposto, a proposito della connettanza, di inserire tale concetto in un vero e proprio indice, tramite l'espressione:

$$C = \frac{\sum a_{ij} p_i p_j}{\sum p_i p_j}$$

che può essere usata per rappresentare la connettività media di un sistema, intesa come stima delle connessioni funzionali in un ecosistema.

In tale modello, gli  $a_{ij}$  sono fattori di attività uguali a 0 se le specie  $i$  e  $j$  non sono connesse e a 1 se le specie sono connesse e in questo caso l'interazione è proporzionale alle loro densità. Ma mentre per un sistema elettronico gli elementi possono essere connessi ( $a_{ij} = 1$ ) o disgiunti ( $a_{ij} = 0$ ), gli ecosistemi naturali presentano ulteriori complicazioni e i valori possono essere intermedi, fra 0 e 1. Questi valori possono considerarsi equivalenti ai coefficienti di interazione usati in ecologia. Negli ecosistemi, inoltre, non molti organismi di specie differenti sono permanentemente connessi, come capita per parassitoidi, predatori, e, estendendo il concetto ad altri tipi di simbiosi, alle micorrize, per esempio. Le interazioni fra individui di queste specie (o anche della stessa specie) sono quindi discontinue o intermittenti. La durata del periodo di separazione dipende dalle caratteristiche biologiche, mobilità, accumulo di riserve, durata della vita. Se viene accettata l'ipotesi che un sistema di elevata diversità, per persistere, necessiti di bassa connettanza, secondo Margalef e Gutierrez (1983) può essere concluso che il carattere di discontinuità e temporaneità di molte interazioni, diventi un forte agente di stabilizzazione del sistema. Tali rapporti intermittenti, secondo gli Autori, potrebbero proprio modificare l'espressione numerica di connettanza di un sistema, ed essere un chiaro esempio di come i rapporti funzionali fra le parti di una rete si facciano enormemente più complicati (e meno prevedibili) se passiamo da un circuito elettronico (o in generale un sistema cibernetico) a una catena trofica tipica degli ecosistemi naturali.

In campo agrario, la relazione connettanza-diversità potrebbe risultare solo apparentemente in contrasto con l'ipotesi diversità-stabilità. Gli agroecosistemi infatti sono, pur in misura variabile, tendenzialmente semplificati (il grado di semplificazione è variabile in funzione del sistema di coltivazione, gestione fitoiatrica, variabili ambientali, ecc.), quindi possiamo con buon senso prevedere entro certi limiti, che un investimento nella struttura (es. diversificazione vegetale, policoltura), comporti in generale minori probabilità di rotture dall'equilibrio, situazione del resto riscontrata da Andow (1991) (tab. 1). È molto importante dire inoltre che al di là di difficili generalizzazioni e definizioni sul significato di aumento della diversità in un agroecosistema, l'equilibrio di molti fitofagi principali, è strettamente influenzato dalla presenza o dall'assenza di particolari specie vegetali "chiave" (Delucchi, 1997) e che quindi in tale ambito probabilmente risulta di fondamentale importanza il ruolo qualitativo, oltre che quantitativo, di una specie vegetale, sia coltivata che spontanea, sul ciclo di un insetto.

## LA MISURA DELLA BIODIVERSITÀ

Le misure della diversità si possono ricondurre a tre grandi categorie (Magurran, 1988):

- 1) *Indici di abbondanza* delle specie, che sono una misura del numero di specie in una definita unità campione, ad esempio l'area o la zona che si sta indagando;
- 2) *Modelli di abbondanza* delle specie, che descrivono la distribuzione statistica dell'abbondanza relativa; tali modelli statistico-matematici variano ad esempio da situazioni di alta uniformità di densità di popolazione fra le specie, ad altre in cui l'abbondanza relativa è poco uniforme;

3) *Indici di diversità* propriamente detti (o indici di abbondanza relativa), che cercano di riunire in un'unica misura il numero delle specie e la relativa abbondanza.

Purtroppo è spesso mancato, o è stato molto limitato, il tentativo da parte degli ecologi applicati, di standardizzare l'utilizzo di determinati indici o modelli, per rendere più confrontabili dati diversi fra loro (Magurran, 1988).

1) Sono gli indici più semplici e alcuni studiosi sostengono che tali parametri siano i più chiari, i meno ambigui e che costituiscano le più soddisfacenti misure della biodiversità (Whittaker, 1977; Magurran, 1988).

Se ad esempio un'area di studio può essere limitata nello spazio e nel tempo e le specie che sono presenti sono identificate, tale "campionario biologico" costituisce un'utilissima misura di diversità.

Se viene ottenuto un campione piuttosto che un catalogo completo delle specie di una comunità (e questo è senz'altro il caso più frequente, soprattutto negli studi di agroecologia), è necessario distinguere fra abbondanza numerica della specie, che non è altro che il numero di specie in un campione di individui, e densità delle specie, che è il numero di specie per una specifica area di raccolta (ad esempio numero di specie per metro quadrato, un indice usato spesso dai botanici).

Sono stati proposti alcuni indici, ottenuti dalla combinazione del numero delle specie (S), con il totale degli individui campionati (N). Un esempio è l'indice di diversità di Margalef (Magurran, 1988),

$$D_{Mg} = \frac{(S - 1)}{\ln N}$$

La facilità di calcolo è il grande vantaggio di questo indice.

Per superare il problema della differente dimensione dei campioni (il numero di specie cresce inevitabilmente all'aumentare di tale variabile), alcuni autori (Sanders, 1968, formula modificata in seguito da Hurlbert, 1971) hanno proposto una tecnica, chiamata rarefazione, per calcolare il numero di specie attese in ogni campione se questi fossero tutti di una dimensione standard, secondo la:

$$E(S) = S \left\{ 1 - \left[ \binom{N-N_i}{n} / \binom{N}{n} \right] \right\},$$

dove E(S) = numero atteso di specie; n = dimensione standardizzata del campione; N = numero totale di individui campionati; N<sub>i</sub> = numero di individui nell'ennesima specie. Il termine  $\binom{x}{y}$  è calcolato come segue:

$$= \frac{x!}{y!(x-y)!}.$$

(Per esempi pratici di calcolo, consultare Magurran, 1988). Il metodo di rarefazione offre i vantaggi di non essere legato a un modello teorico di distribuzione "specie/individui", e di permettere una sorta di "normalizzazione"

della diversità da campioni di mole diversa (Contoli, 1994). Partendo da tale concetto e in base alle curve di rarefazione proposte da Sanders (1968), è stato proposto di utilizzare, per il confronto della diversità fra siti differenti, l'area sottesa a tali curve, standardizzate a un numero comune di esemplari (Contoli e Marenzi, 1982; Contoli, 1994). Tale misura può corrispondere a un vero e proprio indice di diversità e avrebbe il vantaggio di svincolare l'evenness dai consueti metodi di calcolo e di renderla "estraibile" dall'indice di diversità, come una sua componente individuabile e separata (Contoli, 1994).

2) I modelli di distribuzione dell'abbondanza relativa sono descritti da diverse famiglie di distribuzioni statistiche, anche se solitamente sono esaminati in base a quattro tipi fondamentali (fig. 2):

- a) distribuzione log-normale;
- b) serie geometriche;
- c) serie logaritmiche;
- d) modello di MacArthur (*broken stick*).

Tale approccio necessita il ricorso a strumenti statistico-matematici, e a causa dei calcoli a volte complessi, non è di sicuro la via più semplice qualora si auspichi ad una soluzione rapida e pratica del problema. Alcuni testi specifici trattano ampiamente le metodologie di calcolo per tale approccio (Pielou, 1975; May, 1981; Southwood, 1978; Magurran, 1988).

Per analizzare le distribuzioni dell'abbondanza delle specie, il modo più semplice, che rappresenta il punto di partenza, è tracciare un grafico in cui sulle ordinate sono rappresentate il numero delle specie, e sulle ascisse il numero di individui per specie. Altri autori propongono i cosiddetti grafici di serie d'abbondanza, in cui l'abbondanza di ogni specie sulle y (spesso in scala logaritmica) è funzione della sequenza di abbondanza delle specie sulle x (in pratica una graduatoria che va dalla più abbondante alla meno abbondante) (Magurran, 1988).

Tornando alle quattro più importanti famiglie di distribuzione, se immaginiamo di rappresentarle comparativamente mediante un grafico di serie d'abbondanza, possiamo tracciare una sequenza ideale di curve che va dalle distribuzioni meno uniformi alle più uniformi, partendo cioè dalle serie geometriche (rappresentate da poche specie dominanti e il restante con pochi individui), e passando via via verso le serie logaritmiche, la log-normale, fino al modello di MacArthur (*broken stick*) che rappresenta la massima espressione biologica di uniformità fra le abbondanze delle specie (Magurran, 1988) (fig. II). Una recente alternativa, proposta da alcuni, è costituita dai grafici di K-dominanza, in cui l'abbondanza cumulativa (scala y) è funzione del logaritmo dell'ordine d'abbondanza delle specie (scala x): in tale situazione, la curva più bassa rappresenterà la comunità con maggior diversità. (per un approfondimento di tale approccio vedi Magurran (1988).

#### - Le serie logaritmiche

Rappresenta uno dei primi tentativi di descrivere matematicamente la distribuzione dell'abbondanza delle specie (Fisher et al., 1943). Alcuni autori, fra cui

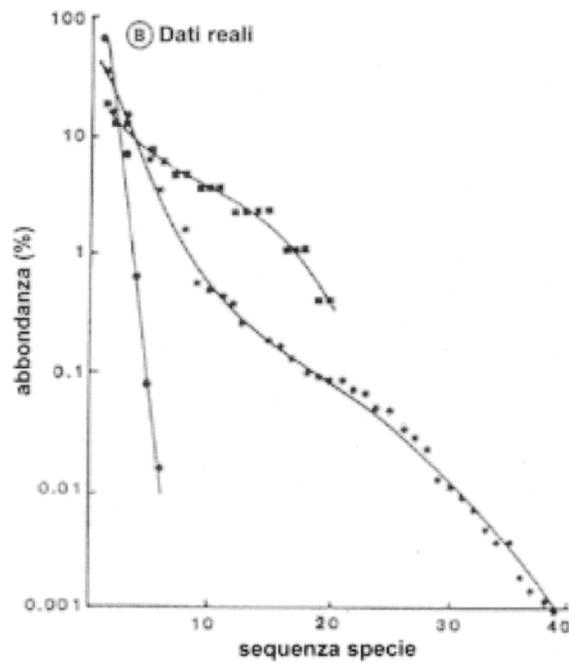
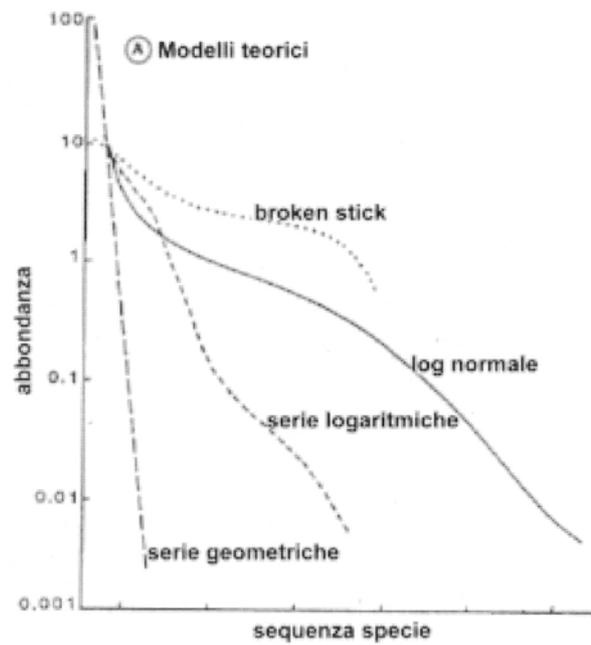


Fig. II - Modelli più comuni di distribuzione dell'abbondanza. A: forma tipica di quattro modelli teorici; B: esempi di adattamento di dati reali ad alcuni modelli (da Magurran, 1988, modificato).

Southwood (1978) distinguono le serie log dalle serie geometriche, mentre altri le considerano molto vicine (May, 1975). Mentre le serie geometriche potrebbero rappresentare una situazione in cui le specie colonizzano un habitat a regolari intervalli di tempo, occupando frazioni di nicchie rimaste, le serie log sarebbero il risultato di una colonizzazione in cui l'arrivo delle specie segue un andamento random (Magurran, 1988).

Questa distribuzione è caratterizzata dalla presenza di poche specie abbondanti e una grande presenza di specie "rare" (cioè poco abbondanti), analogamente alle serie geometriche. Questo modello sembra applicabile in situazioni in cui uno o pochi fattori dominano l'ecologia di una comunità.

Le serie log sono descritte delle seguenti espressioni:

$$\alpha x, \alpha x^2/2, \alpha x^3/3, \alpha x^n/n,$$

in cui il primo termine è il numero atteso di specie con un solo individuo, il secondo con due, ecc...

In pratica la distribuzione è definita da due parametri,  $\alpha$  (che costituisce in pratica un indice di diversità) e  $N$  (totale individui), che sono in relazione tramite l'espressione:

$$N = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$$

L'indice  $\alpha$  può essere ottenuto dalla:

$$\alpha = N(1-x)/x$$

Il numero totale di specie ( $S$ ) risulterà:

$$S = \alpha [-\ln(1-x)],$$

La costante  $x$  viene stimata in maniera iterativa dalla:

$$S/N = (1-x)/x [-\ln(1-x)],$$

dove  $N$  = numero totale di individui. In pratica  $x$  è quasi sempre  $> 0,9$  e mai  $> 1$ . Se il rapporto  $N/S > 20$ ,  $x > 0,99$ .

Per il fitting della distribuzione, è necessario calcolare quante specie sono attese possedere 1, 2, 3,  $n$  individui. Si utilizzano a tal fine le serie  $\alpha x, \alpha x^2/2, \alpha x^3/3, \alpha x^n/n$ . Le frequenze (abbondanze) attese sono confrontate con le frequenze osservate, mediante il classico chi-quadrato (test di bontà d'adattamento):

$$\chi^2_{n-1} = \sum \frac{(f.oss - f.attese)^2}{f.attese}$$

dove  $n$  = numero classi di abbondanza.

(Per un esempio approfondito sul fitting della distribuzione, consultare Magurran (1988),

3) Sono detti indici di eterogeneità perché tengono conto contemporaneamente del numero di specie e dell'abbondanza relativa delle loro popolazioni; sono chiamati anche indici non-parametrici perché sono calcolati a prescindere dei modelli di distribuzione di abbondanza delle singole specie. Hanno riscosso un

notevole successo nel corso degli anni per la loro semplicità di calcolo e praticità. Per un approccio quantitativo a tali indici, si consulti Magurran (1988). Alcuni indici utilizzati nell'ecologia sperimentale sono i seguenti.

- Indice di diversità di Shannon-Weaver

È un indice basato sull'abbondanza relativa delle specie; può essere considerato un indice di eterogeneità perchè combina uniformità e ricchezza di specie.

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

dove  $p_i (= n_i/N)$  è la frequenza o proporzione (intesa come stima) degli individui di ogni specie sul totale, essendo  $n_i$  il numero di individui di una certa specie, ed  $N$  il totale degli individui campionati. Tale indice oscilla generalmente fra 1,5 e 3,5 e raramente eccede il valore di 4,5. In teoria presupporrebbe che gli individui fossero casualmente campionati da una popolazione infinitamente ampia e che tutte le specie fossero rappresentate nel campione. È stato dimostrato (May, 1975) che nel caso di distribuzione log-normale, si supereranno valori di  $H'$  pari a 5, nel caso di  $10^5$  specie. Anche il valore  $\exp(H')$  può essere usato in luogo di  $H'$ .

È possibile calcolare anche la varianza di  $H'$  (Magurran, 1988), pari a

$$\text{Var}(H') = \{[\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2]/(N)\} + (S-1)/(2 N^2)$$

La praticità dell'indice di Shannon è dovuta al fatto che è possibile applicare il  $t$  di Student per calcolare l'eventuale differenza statistica fra la biodiversità di due campioni (Magurran, 1998):

$$t = \frac{H1-H2}{\sqrt{\text{Var}H1+\text{Var}H2}}$$

dove i gradi di libertà si calcolano con:

$$df = \frac{(\text{Var}H1+\text{Var}H2)^2}{[(\text{Var}H1)^2 / N1]+[(\text{Var}H2)^2 / N2]}$$

È stato inoltre notato che se l'indice di Shannon è calcolato per un certo numero di campioni, in termini statistici è replicato, tali valori saranno distribuiti normalmente. Tale proprietà rende possibile l'applicazione di altre statistiche parametriche, come per esempio l'analisi della varianza, per confrontare diversi set di campioni nei quali è stata computata la biodiversità.

Quando la randomizzazione di un campione non è garantita (es. catture con trappola luminosa) si consiglia di usare l'indice di Brillouin (Magurran, 1988):

$$(HB) = \frac{\ln N! - \sum \ln ni!}{N}$$

Solitamente, a parità di ambiente esaminato, l'indice di Brillouin è caratterizzato da un valore leggermente più basso, anche se fondamentalmente i due indici risultano molto simili. Tale indice risulta dal punto di vista dei calcoli, più complesso del Shannon.

- Indice di Uniformità (Eveness)

$$E = H'/\ln S$$

dove S è il numero delle specie e H' è l'indice di Shannon-Weaver. In S rappresenta la massima diversità ottenibile ( $\ln S = H_{\max}$ ), possibile in una situazione dove le specie sono egualmente abbondanti. Questo indice è compreso fra 0 e 1.0, essendo 1.0 una situazione in cui tutte le specie sono egualmente abbondanti.

La diversità in specie, di solito misurata mediante l'indice di Shannon, è correlata positivamente con l'eveness, in accordo a una relazione curvilinea (Rossi e Giavelli, 1983).

- Indici di dominanza

Questo secondo gruppo di indici sono chiamati così perché sono pesati sull'abbondanza delle specie più comuni, non misurando in senso stretto la ricchezza di specie. Uno dei più comuni è l'indice di Simpson (1949), che deriva da quello proposto da Gini già nel 1912 (Contoli, 1994):

$$D = \sum \left( \frac{n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)} \right)$$

essendo  $n_i$  il numero di individui dell'ennesima specie, ed N il totale degli individui campionati. Al crescere della diversità, il valore di D diminuisce, e per questo motivo tale indice viene espresso come  $1-D$  o  $1/D$ . L'indice di Simpson è fortemente calibrato sulle specie più abbondanti, mentre è meno sensibile al numero di specie. È stato visto che con più di 10 specie, la distribuzione dell'abbondanza relativa è molto importante nel determinare il valore di D. Ad esempio, in situazioni dove le abbondanze delle specie sono distribuite mediante serie logaritmiche, l'indice di Simpson è poco sensibile al cambiamento di abbondanza delle specie. Magurran (1988) riporta un esempio in cui, nel caso di una serie logaritmica con  $\alpha=5$ , l'indice di Simpson non aumenta oltre il valore di 10. Il caso contrario succede per le distribuzioni più uniformi, come la *broken stick*, dove D aumenta drammaticamente all'aumentare della diversità (Magurran, 1988).

Un'alternativa al Simpson è l'indice di Berger-Parker, che presenta un'elevata facilità di calcolo e quindi una certa praticità nell'utilizzo. Esso è definito dalla:

$$d = \frac{N_{\max}}{N}$$

dove  $N_{\max}$  = numero individui della specie più abbondante. Tale indice è indipendente dal numero delle specie ma è influenzato dalla dimensione del campione. Anche in questo caso di solito si considera il reciproco del valore calcolato dall'indice; un aumento del valore quindi, è correlato con una crescente diversità e una riduzione della dominanza.

- Indici di somiglianza

Non rappresenterebbero in senso stretto una misura di biodiversità, ma

ricorrono spesso nei confronti della diversità biotica; per tale motivo si è scelto di presentarli per offrire un quadro il più vasto possibile. Quantificano la similarità esistente fra due siti e quindi non rappresentano, come detto, un vero e proprio indice di diversità; essi sono tuttavia utili nel caso di confronti a coppie fra diverse realtà (siti). Tali indici sono uguale a 1 in caso di completa similarità (le specie presenti sono identiche) e 0 in caso di completa dissimilarità (i siti non hanno in comune nessuna specie). Il grande vantaggio di questi indici è la semplicità di calcolo. Uno dei più usati è l'indice di Sorenson:

$$C_s = \frac{2j}{(a+b)}$$

dove  $j$  è il numero di specie di comune,  $a$  è il numero di specie nel sito A,  $b$  è il numero di specie nel sito B.

Il principale difetto di questo indice è invece il fatto che non tiene conto dell'abbondanza relativa delle specie; per tale motivo è stata proposta un versione alternativa, chiamato indice di Sorenson quantitativo :

$$C_N = \frac{2jN}{(aN+bN)}$$

dove  $aN$  = numero totale di individui nel sito a,  $bN$  = numero totale di individui nel sito B e  $jN$  = somma delle abbondanze nel sito a più bassa abbondanza totale.

Un indice molto simile al Sorenson, e che può essere utilizzato in sua alternativa, è quello di Jaccard:

$$C_j = \frac{j}{(a+b-j)}$$

Utilizzando tali indici, risulta spesso utile costruire matrici che quantificano la somiglianza fra coppie di siti (tab. 3).

Tab. 3 – Matrice di somiglianza calcolata con l'indice di Sorenson in una ricerca sulle specie di Sirfidi presenti in cinque aziende della provincia di Bologna. Ogni numero esprime il valore del confronto a coppia (da Burgio et. al., 1997). L'indagine confronta la similarità faunistica fra i diversi siti.

	AZ. 1	AZ. 2	AZ. 3	AZ. 4	AZ. 5
AZ. 1	1	-	-	-	-
AZ. 2	0.83	1	-	-	-
AZ. 3	0.66	0.75	1	-	-
AZ. 4	0.65	0.71	0.66	1	-
AZ. 5	0.61	0.68	0.62	0.61	1

Tali matrici di somiglianza, possono essere la base per calcolare dendrogrammi di similarità mediante tecniche di analisi multivariata come la cluster analysis

(Pielou, 1984; Magurran, 1988). Questi grafici possono essere molto utili per valutare le affinità faunistiche fra diversi siti, riguardo la loro composizione in specie, e sono spesso utilizzate nell'entomologia (fig. III, da Chemini et al., 1985). Per approfondimenti sulla cluster analysis consultare Pielou (1984).

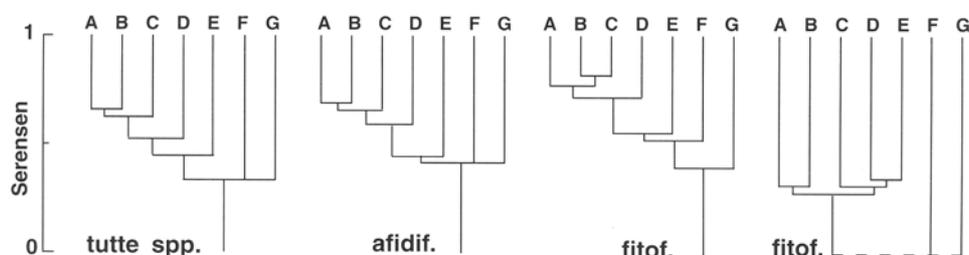


Fig. III - Dendrogrammi di similarità faunistica fra siti (indice di Sorensen) per il totale di specie di Sirfidi, e per i tre principali tipi di regime alimentare larvale. A=vigneto pianura, B=vigneto collina, C=frutteto, D=palude, E=ostrieto, F=faggeta, G=lariceto (da Chemini et al., 1985).

#### La tecnica del *jack-knifing*

Questa tecnica può essere applicata a qualsiasi statistica, quando si voglia affinare la stima di una serie di parametri o di indici precedentemente calcolati, nel caso si abbiano valori replicati. La duttilità di tale metodo è che non richiede nessuna assunzione a priori riguardo la distribuzione statistica dei dati.

Si basa su una serie di stime calcolate mediante un tipo di tecnica, su cui vengono calcolati dei cosiddetti pseudovalori. Tali pseudovalori sono di norma distribuiti normalmente e la loro media costituisce la miglior stima della statistica considerata (Magurran, 1988). In aggiunta, è possibile calcolare i relativi intervalli di confidenza a tale stima. La sua principale applicazione risiede nello studio della diversità biologica, in situazioni in cui sono stati raccolti campioni replicati.

Se applichiamo ad esempio la tecnica del *jack-knifing* all'indice di Simpson, in un esperimento tratto da Magurran (1988), nel quale sono stati raccolti un certo numero di campioni (ad es. 5 stazioni, che costituiscono cioè altrettante repliche), per prima cosa dovremo calcolare l'indice su tutte le stazioni insieme (in questo caso  $V = 4.96$ ). Poi ricalcoleremo la diversità togliendo di volta in volta un campione a turno, ottenendo un certo numero di "stime *jack-knife*"  $V_{ji}$  (dipendenti ovviamente dal numero dei campioni). Ogni valore ricalcolato viene convertito, mediante una formula, in relativi pseudovalori  $V_{pi}$ , usando la seguente espressione:

$$V_{pi} = (nV) - [(n-1) (V_{ji})],$$

dove  $n$  = numero campioni.

La media fra i diversi pseudovalori ( $V_{pi}$ ) rappresenterà la miglior stima del parametro calcolato (nel nostro esempio 4,59), in questo caso ad esempio dell'indice di Simpson (vedi tab. 4). La differenza fra esso e la stima iniziale, è una misura di ciò che è chiamato *sample influence function* (Magurran, 1988).

Tab. 4 - Esempio pratico di applicazione della tecnica del *jack-knifing* (da Magurran, 1988, modificato).

Stazioni escluse	$V_{ji}$	$V_{pi}$
1	4,89	5,24
2	5,29	3,64
3	4,93	5,08
4	5,52	2,72
5	4,63	6,28

MEDIA = 4,59

#### CHE APPROCCI SCEGLIERE PER MISURARE LA BIODIVERSITÀ?

Secondo alcuni (Magurran, 1988) gli indici, per essere realmente utili, dovrebbero essere in grado di evidenziare sottili differenze fra i diversi siti, avere cioè una buona capacità discriminatoria. Uno dei criteri per testare l'efficienza di un indice o una misura di diversità, potrebbe essere l'effettiva capacità di mostrare differenze fra siti o campioni che non lo sono così chiaramente (Taylor, 1978). Questo è un attributo molto importante perché un'applicazione molto usata delle misure di diversità è quantificare ad esempio gli effetti che fattori di perturbazione esercitano su comunità di organismi di riferimento; in certi casi, può essere anche funzionale scegliere ambienti anche simili fra loro, per propositi di conservazione. Sempre Taylor (1978) ha esaminato la capacità discriminante di diversi approcci usando l'analisi della varianza per testare la variazione riguardo al totale di lepidotteri catturati in 9 diversi siti. Il parametro  $\lambda$  estrapolato dalle serie logaritmiche risultò il più efficace, seguito dall'indice di Shannon, la ricchezza in specie (S), il parametro  $\lambda$  dalla distribuzione log-normale, il reciproco dell'indice di Simpson, la biomassa (logaritmo del numero di individui). In generale si può dire che gli indici pesati sull'abbondanza delle specie sono più utili per evidenziare differenze fra i siti rispetto agli indici che enfatizzano la componente dominanza/uniformità della diversità.

Come alcuni studiosi hanno dimostrato (Goodman, 1975), gli indici di diversità sono spesso correlati fra loro e la scelta spesso può essere dominata da fattori come la semplicità di calcolo o l'adeguamento ad approcci standard. C'è chi ha suggerito anche che le misure di eterogeneità (gli indici che combinano il numero di specie col totale degli individui) possono essere divisi in 2 tipi: gli indici di Tipo 1 (ad es. l'indice di Shannon), maggiormente influenzati dalle specie rare (cioè la ricchezza in specie), e quelli di Tipo 2 (es. gli indici di dominanza, come l'indice di Simpson), più sensibili a cambiamenti nell'abbondanza delle specie più comuni (Magurran, 1988; Contoli, 1994).

Alcuni Autori inoltre, specialmente nel caso in cui lo scopo dello studio sia di classificare od ordinare biotopi in funzione della loro composizione faunistica (es. insetti utilizzati come indicatori biologici), preferiscono altri approcci, come le tecniche di analisi multivariata (*principal component analysis*, PCA; *non pametric multiple dimensional scaling*, NMDS) (Pielou, 1984; Samways, 1994).

C'è invece chi, come visto sopra, basandosi su una definizione multivariata della diversità, cerca di spiegare il variare del complesso delle componenti di

questa attraverso cause fisiche generali (es. energetiche) (consultare, per un'esauriente revisione, il lavoro di Contoli, 1994). Un esempio di tale approccio è fornito da Odum (1975), che coinvolge il concetto di flusso energetico attraverso gli ecosistemi per spiegare le variazioni di diversità. Altre teorie unificanti sentono l'esigenza di una lettura della diversità mediante un approccio di tipo termodinamico (Contoli, 1994): la tendenza evolutiva dei sistemi viventi verso una crescente complessità (sotto tutti i punti di vista) deriva dal secondo principio della termodinamica, nel senso che i processi che conducono alla complessità stessa costituiscono la via per la quale l'informazione termodinamica derivante dall'energia solare, può venire dissipata (Wicken, 1979). Gli ecosistemi più stabili nel tempo tendono a passare da "sistemi aperti" lontani dall'equilibrio, a sistemi prossimi a un vero "stadio stazionario" e quindi all'equilibrio. Attraverso tale cambiamento si matura sempre più un ruolo relativamente meno importante del flusso energetico con l'esterno rispetto ai sistemi di flusso interno. Questo fatto viene espresso dalla diminuzione del rapporto produttività/biomassa nel corso della successione di ecosistemi chiusi. Mediante questo approccio, la rete trofica può costituire il sistema dissipativo più efficiente per la compensazione entropica entro il macrosistema ecologico, al centro del quale costituisce il raccordo funzionale tra sottosistemi biotici e abiotici. L'approfondimento in tale direzione, anche se non certo facile, potrà dare interessanti contributi in questi studi e dare una visione più generale e unificanti di tali problemi anche in campo agrario.

Alcuni Autori sottolineano del resto come l'affannosa ricerca di nuovi indici possa celare una seria carenza di chiarezza teorica sulla diversità e, contemporaneamente, altri esprimono l'esigenza di un chiarimento a monte del significato ecologico della diversità (Contoli, 1994).

Tornando al problema della misurazione, come Southwood (1978) ha argutamente osservato: "*non ci sono indici universalmente migliori degli altri, mentre esistono ricche opportunità per un loro uso inadeguato.*" Ogni approccio, avendo caratteristiche e assunzioni proprie, può essere più indicato di un altro a seconda delle circostanze.

L'indice di Shannon è stato molto usato e ha trovato un impiego esteso fra entomologi ed ecologi (Magurran, 1988) probabilmente per la semplicità di calcolo e per la versatilità (sono state sviluppate come visto sopra formule per eseguire test statistici di confronto, come ad esempio il t di Student). Tale indice ha comunque ricevuto critiche da alcuni, che sostengono come i valori numerici calcolati con esso non possiedano nessuna interpretazione di tipo biologico e quindi manchino di consistenza (Goodman, 1975; Samways, 1994). Inoltre, in certi casi, tale indice va applicato con prudenza o addirittura non usato, come ad esempio per i Carabidi (Brandmayr e Pizzolotto, 1994). L'indice di Shannon infatti, è solitamente usato con cautela per la valutazione delle taxocenosi di tali insetti, per la non perfetta rispondenza fra densità reali e densità di attività rilevate con catture mediante trappole. Inoltre, può capitare che per tale gruppo di insetti, in una serie di degrado crescente la diversità di specie solitamente in un primo tempo aumenti, per l'apposto invasivo di specie fitofaghe od opportunistiche (Brandmayr e Pizzolotto, 1994).

C'è chi preferisce l'indice di Simpson o di Brillouin, e chi, come Taylor (1978), il parametro  $H'$  calcolato mediante le serie logaritmiche. Oltre alla complicazione

che quest'ultimo approccio è più elaborato dal punto di vista matematico, uno svantaggio è dovuto al fatto che tale metodo è basato puramente sul numero totale di specie (S) e di individui (N) e non può discriminare situazioni dove S e N rimangono costanti, ma si verifica un cambiamento nell'uniformità (Magurran, 1988).

Southwood (1978) ha proposto una sorta di linee-guida da seguire in uno studio sulla biodiversità:

1) assicurare, laddove possibile, che i campioni da confrontare siano delle stesse dimensioni e rappresentativi (importanza a priori di un corretto metodo di campionamento).

2) disegnare un grafico di abbondanza, evidenziando ad esempio la distribuzione dell'abbondanza fra le diverse specie. Un tipo comune di rappresentazione consiste ad esempio nell'indicare sulle ascisse il numero degli individui e sulle ordinate il numero delle specie. Questo primo grafico potrebbe dare una prima indicazione riguardo alla distribuzione dell'abbondanza delle specie.

3) calcolare alcuni indici di diversità, iniziando dai più semplici e diretti (ad es. il Margalef, il Berger-Parker) per avere una prima idea sulla diversità. In seguito, si potrebbe passare ad indici più complessi come Shannon o Simpson.

4) cercare di calcolare le serie logaritmiche. Il parametro a estrapolato da questa distribuzione è, secondo alcuni studiosi, un indice molto efficace e potente per l'analisi della biodiversità.

5) avendo a disposizione programmi di calcolo, in uno studio dove la diversità costituisce il tema di base, si potrebbero saggiare le distribuzioni delle più importanti specie mediante i modelli esaminati precedentemente.

6) nel caso di campioni ripetuti può essere utile calcolare l'analisi della varianza per evidenziare differenze statistiche fra i siti confrontati.

7) il metodo *jack-knife* è molto utile per migliorare la stima di statistiche sulla biodiversità (nel caso di campioni ripetuti) e per abbinare intervalli di confidenza.

8) a volte è importante e funzionale allo studio confrontare i propri dati con altri e in questo caso può essere di grande praticità adottare indici largamente utilizzati (es. Shannon) che, anche se è vero che possono non fornire una diretta interpretazione biologica, possono dare sempre informazioni utili.

Riepilogo delle principali indici e statistiche di diversità, in cui sono evidenziate le caratteristiche di ogni metodo (da Magurran, 1988, modificato).

<b>indici e statistiche</b>	<b>Capacità discriminante</b>	<b>Sensibilità alla dimensione del campione</b>	<b>Componente su cui è basato</b>	<b>Calcolo</b>	<b>Utilizzo</b>
$\alpha$ (serie logaritmiche)	Buona	Bassa	Abbondanza	Intermedio	Frequente
$\lambda$ (log-normale)	Buona	Moderata	Abbondanza	Complesso	Poco usato
S (Abbondanza specie)	Buona	Alta	Abbondanza	Semplice	Frequente
Margalef	Buona	Alta	Abbondanza	Semplice	Poco usato
Shannon	Media	Media	Abbondanza	Intermedio	Frequente
Brillouin	Media	Media	Abbondanza	Complesso	Poco usato
Simpson	Media	Bassa	Dominanza	Intermedio	Frequente
Berger-Parker	Scarsa	Bassa	Dominanza	Semplice	Poco usato
Eveness (su Shannon)	Scarsa	Media	Uniformità	Semplice	Poco usato
Eveness (su Brillouin)	Scarsa	Media	Uniformità	Complesso	Poco usato

Appendice.

Variabili e concetti ricorrenti nella definizione di diversità (da Odum, 1983 e Pimm, 1984).

<b>Variabile-concetto</b>	<b>Definizione</b>
<i>Abbondanza delle specie</i>	Numero delle specie in un sistema
<i>Connettanza</i>	Rapporto tra il numero delle interazioni (o nessi) reali e di quelle possibili (cioè teoriche)
<i>Forza d'interazione</i>	Misura media delle interazioni interspecifiche: quantifica l'effetto che una certa specie manifesta sul tasso di crescita delle altre specie
<i>Eveness</i>	Misura l'uniformità fra le abbondanze delle diverse specie del sistema
<i>Stabilità</i>	Un sistema è stabile se tutte le variabili che lo definiscono sono in grado di ritornare all'equilibrio iniziale in seguito a una perturbazione. È localmente stabile se questo ripristino è consentito per piccole perturbazioni, globalmente stabile se invece è valido per ogni possibile perturbazione. Definita da unità adimensionali di tipo binario (es. 0 = instabile, 1 = stabile)
<i>Resilienza</i>	Rappresenta la capacità di recupero quando il sistema è modificato da una perturbazione (disturbo). Misura in pratica quanto velocemente le variabili ritornano alla condizione d'equilibrio dopo una perturbazione. Definita da unità di tempo. Tempo di ritorno = è il tempo che occorre in seguito a una perturbazione, per ripristinare $1/e$ (37%) del valore iniziale
<i>Resistenza</i>	Rappresenta la capacità di un sistema di resistere alle perturbazioni e mantenere la sua struttura e funzione intatte. Misura il grado in cui una variabile cambia, a seguito di una perturbazione.
<i>Persistenza</i>	Misura il tempo in cui una variabile persiste, prima di passare a un nuovo valore.
<i>Variabilità</i>	Varianza delle densità di popolazione nel tempo, o analoghe misure come la ds o cv delle densità di popolazione. Alcuni autori hanno proposto la variabilità annua (AV).

## RINGRAZIAMENTI

Questo lavoro è stato eseguito nell'ambito del Progetto di Agroecologia, finanziato da CRPV e Regione Emilia-Romagna. Si ringrazia il Prof. Giorgio Celli (Istituto Entomologia "G. Grandi", Univ. Bologna) per aver suggerito e stimolato la presente ricerca, e il dott. Longino Contoli (Centro genetica evolutiva, CNR, Roma) per i fondamentali e cordiali consigli forniti nella revisione del lavoro.

RIASSUNTO

La diversità biologica ha sempre costituito uno dei temi centrali dell'ecologia ed è la base di uno dei più complessi dibattiti della ricerca teorica e applicata, anche in agricoltura. Con la valorizzazione e diffusione di tecniche produttive e difesa fitosanitaria a basso impatto ambientale, la biodiversità è diventata un parametro di riferimento fondamentale nello studio del campo coltivato. Nonostante il concetto di diversità biologica possa sembrare intuibile e facilmente definibile, gli ecologi teorici e applicati hanno escogitato un vasto spettro di approcci e modelli, causando molto spesso notevoli divergenze metodologiche e contenutistiche, anche nelle definizioni dei concetti basilari. Notevoli difficoltà compaiono inoltre al momento della misura e quantificazione della diversità biologica, poichè la moltitudine di tecniche e metodi disponibili, hanno portato alla mancanza di procedure unitarie e standardizzate a cui fare riferimento. Con questa nota si è cercato di fare il punto sul rapporto diversità biologica-agroecosistema, trattando schematicamente i diversi approcci che si possono seguire nella quantificazione della biodiversità in campo entomologico, nonché delle problematiche connesse a tali ambiti.

PAROLE CHIAVE: agroecologia, biodiversità, misura della biodiversità, lotta integrata.

Measuring biological diversity in applied entomology

SUMMARY

Biological diversity has always been one of the central theme of ecology. It has generated controversial debate in applied and theoretical researches, also in agricultural sciences. As result of the reevaluation and diffusion of IPM and agroecology, biological diversity has become a fundamental parameter in studying agroecosystem. Although the concept of biological diversity may seem evident and easy to define, researches have designed a vast range of approaches, often creating methodological divergences. Moreover difficulties arise when measuring biological diversity, because excessive number of techniques and methods have prevented unitary and standardize procedures. The aim of this paper is to focus on relationship between biological diversity and agroecosystem, providing an overview of the different approaches to measuring diversity in applied entomology.

KEY WORDS: agroecology, biological diversity, measurement of diversity, IPM.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ALTIERI M.A., 1991. - Agroecologia. - Franco Muzzio editore, 275 pp.
- ANDOW D.A., 1991. - Vegetational diversity and arthropods population response. - *Ann. Rev. Entomol.*, 36: 561-586.
- BRANDMAYR P., PIZZOLOTTO R., 1994. - I Coleotteri Carabidi come indicatori delle condizioni dell'ambiente ai fini della conservazione. - *Atti XVII Congr. Naz. Ital. Ent., Udine, 13-18 giugno 1994*: 439-444.
- BURGIO G., FERRARI R., BORIANI L., 1997. - Il ruolo delle siepi nell'ecologia del campo coltivato: analisi di comunità dei Ditteri Sirfidi in aziende della provincia di Bologna. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 51: 69-77.
- CHEMINI C., DACCORDI M., MASON F., 1985. - La componente afidifaga in alcuni popolamenti di Ditteri Sirfidi nelle province di Trento e Verona. - *Atti XIV Congr. Naz. Ital. Ent. Palermo, Erice, Bagheria*: 73-79.
- CONTOLI L., MARENZI A.R., 1982. - La valutazione della diversità col metodo di rarefazione applicata al sistema trofico Micromammiferi terragnoli-*Tyto alba*. CNR, AQ/5/36, Roma.
- CONTOLI L. 1993. - Complessità o complicazione. La diversità dei sistemi funzionali come approccio alla complessità ecologica. - *Il Passaggio*, 6 (2): 45-50.
- CONTOLI L., 1994. - Sulla diversità biotica come manifestazione ecologica dell'entropia. - *Atti e Memorie dell'Ente Fauna Siciliana*, 2: 23-86.
- DELUCCHI V., 1997. - La nuova frontiera: la gestione ambientale come prevenzione. - *Atti della Giornata sulle strategie bio-ecologiche di lotta contro gli insetti nocivi. Sassari, 11 aprile 1997*: 35-57.

- DENT D.R., WALTON M.P., 1997. - Methods in ecological & agricultural entomology. Cab International, 387 pp.
- FISHER R.A., CORBET A.S., WILLIAMS C.B., 1943. - The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. - *J. Anim. Ecol.*, 12: 42-58.
- GOODMAN D., 1975. - The theory of diversity-stability relations in ecology. - *Q. Rev. Biol.*, 50: 237-266.
- HURLBERT, 1971. - The non-concept of species diversity; a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-586.
- MACARTHUR R.H., 1955. - Fluctuations of animal population and a measure of community stability. - *Ecology*, 36: 533-536.
- MAGURRAN A.E., 1988. - Ecological diversity and its measurement.- Chapman and Hall, 179 pp.
- ROOT R.B., 1973. - Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). - *Ecol. Monogr.*, 43: 95-124.
- MARGALEF R., Gutierrez E., 1983. - How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity. - *The Am. Nat.*, 121 (5):601-607.
- MARGALEF R., 1989. - On diversity and connectivity, as historical expressions of ecosystems. - *Coenoses*, 4 (3): 121-126.
- MCCAUGHTON S.J., 1978. - Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, 274: 251-253.
- MAY R.M., , 1972. - Will a large complex system be stable? - *Nature*, 238: 413-414.
- MAY R.M., 1975. - Patterns of species abundance and diversity. In: Cody M.L. and Diamond J.M. (eds) - *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press. - Cambridge, MA: 81-120.
- MAY R.M., 1981. - Patterns in multi-species communities. In: May R.M. (eds) - *Theoretical ecology: principles and applications*. - Blackwell, Oxford: 197-222.
- MILLS N., 1997. - Techniques to evaluate the efficacy of natural enemies. In: . In: Dent D.R., Walton M.P. (eds) - *Methods in ecological agricultural entomology*. - Cab International: 271-291.
- MONTEITH L.G., 1960. - Influence of plants other than the food plants of their host on host-finding by tachinid parasites. - *Canad. Ent.*, 92: 641-652.
- ODUM E.P., 1975. - Diversity as function of energy flow. In: Van Dobben W.H., Lowe R.H. (eds) - *Unifying concepts in ecology* - McConnel, Junk, The Hague: 11-14.
- ODUM E.P., 1988. - *Basi di ecologia*. - Piccin, Padova, 544 pp.
- PERRY J.N., 1997. - Statistical aspects of field experiments. In: Dent D.R., Walton M.P. (eds) - *Methods in ecological agricultural entomology*. - Cab International: 171-201.
- PIELOU E.C., 1975. - *Ecological diversity*. - Wiley, New York, 166 pp.
- PIELOU E.C., 1984. - The interpretation of ecological data. - John Wiley and sons, 263 pp.
- PIMM, 1984. - The complexity and stability of ecosystems. - *Nature*, 307: 321-326.
- REJMANEK M., STARY P., 1979. - Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. - *Nature*, 280: 311-313
- RUSSELL E.P., 1989. - Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. - *Environ. Entomol.*, 18: 590-599.
- REDFEARN A., PIMM S.L., 1987. - Insect outbreaks and community structure. In: Barbosa P., Schultz J.C. (eds) - *Insect outbreaks*. - Academic Press: 99-133.
- ROSSI O., GIARELLI G., 1983. - Some comments and perspectives on the utilization of species diversity indices in ecology. - *Acta Naturalia de l'Ateneo Parmense*, 19: 25-34.
- SAMWAYS M.J., 1994. - *Insect conservation biology*. - Chapman and Hall, 358 pp.
- SHEEHAN W., 1986. - Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystems diversification: a selective review. - *Environ. Entomol.*, 15: 456-461.
- SIMPSON E.H., 1949. - Measurement of diversity. - *Nature*, 163: 688.
- SOUTHWOOD 1978. - *Ecological methods*. - Methuen and Co Ltd, London, 391 pp.
- VAN EMDEN H.F., WILLIAMS G.F., 1974. - Insect stability and diversity in agro-ecosystems. - *Annu. Rev. Entomol.*, 19: 455-475.
- VAN HEMDEN H.F., 1990. - Plant diversity and natural enemy efficiency in agroecosystems. In: Mackauer M., Ehler L.E., Roland J. (eds) -. *Critical issues in biological control*, pp 63-80. Intercept Ltd.
- RISCH S.J., ANDOW D.A., ALTIERI M.A., 1983. - Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions.- *Environ. Entomol.*, 12: 625-629.
- TAYLOR L.R., 1978. - Bates, Williams, Hutchinson-a variety of diversities. In: Mound L.A., Warloff N. (eds) - *Diversity of insect faunas: 9<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society*, Blackwell, Oxford: 1-18.

- VET L.E.M., DICKE M., 1992. - Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. - *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 141-172.
- VIGGIANI, 1994. - Lotta biologica e integrata nella difesa fitosanitaria. - Volume I, Liguori editore, 517 pp.
- VINSON S.B., 1985. - The behavior of parasitoids. In: Kerkut G.A., Gilbert L.I. (eds) - *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, vol. 9, pp 417-469. Pergamon Press.
- WHITTAKER R.H., 1977. - Evolution of species diversity in land communities. - *Evol. Biol.*, 10: 1-67.
- WICKEN J.S., 1979. - The generation of complexity in evolution: a thermodynamic and information-theoretical discussion. - *J. Theor. Biol.*, 77: 349-366.

Indirizzo dell'Autore:

Istituto di Entomologia "G. Grandi", Via F. Re, 6 - 40126 Bologna  
e-mail: gburgio@entom.agrsci.unibo.it