

Corso di laurea in SFA e DISMIT  
Modulo di ecologia forestale  
Anno Accademico 2007-08

Giorgio Vacchiano – Dip. AgroSelvico  
[giorgio.vacchiano@unito.it](mailto:giorgio.vacchiano@unito.it)

## LA COMPETIZIONE IN FORESTA

AgroSelvico  
Innovazione di Agricoltura, Selvicoltura e Gestione del territorio

## Contenuti del seminario

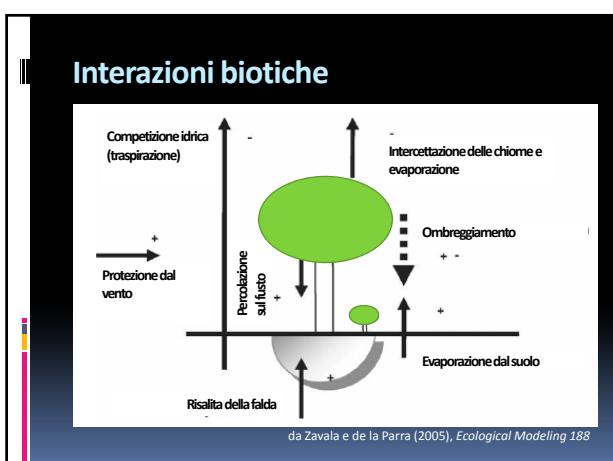
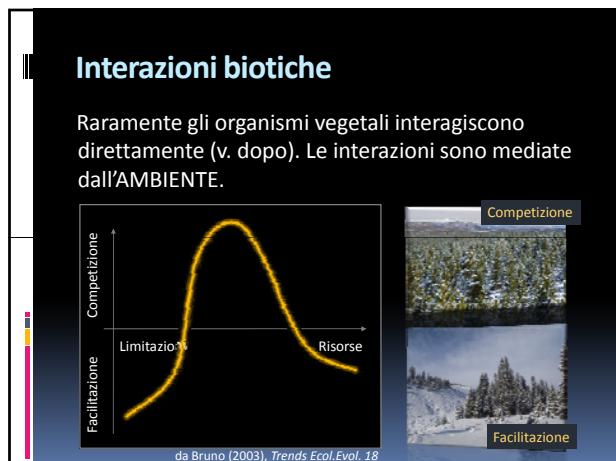
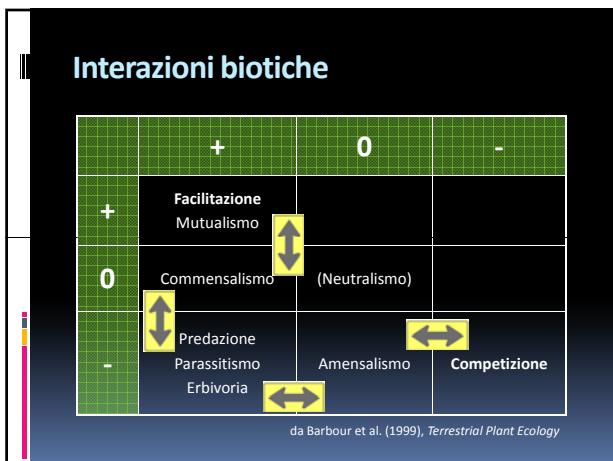
- La competizione
  - Definizione
  - Caratteristiche
  - Effetti
  - Ruolo ecologico
- L'autodiradamento
  - Definizioni
  - Significato ecologico
- Misurare la competizione
- Gestire la competizione
- Prevedere la competizione



## Interazioni biotiche

Lo studio degli ecosistemi è l'analisi delle RELAZIONI tra individui, popolazioni e comunità, di specie uguali o diverse.





### La competizione

Interazione tra individui provocata dalla comune domanda di risorse limitate e arrecante una riduzione nella performance dei competitori (accrescimento, sopravvivenza, riproduzione).

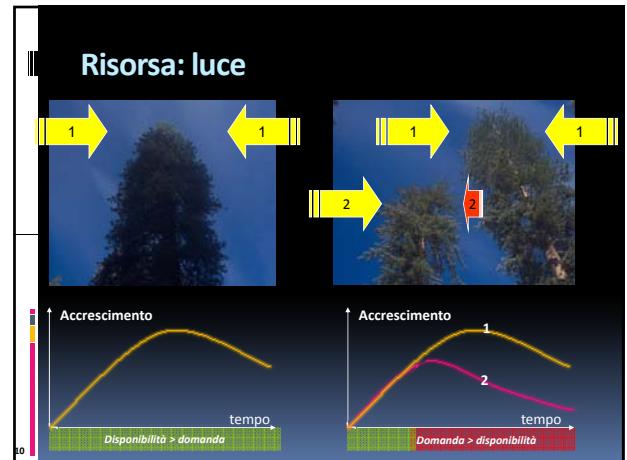
da Begon et al. (1996), *Ecology*

## La competizione

Nel mondo vegetale:

- Prossimità, spaziale o temporale
- Risorsa comune non sufficiente ("CUM-petere")
  - Luce
  - Spazio fisico
  - Acqua e nutrienti
  - (riproduttiva)

9



## Tipo di competizione

**Sfruttamento**

- Mediata da risorse
- Stabile o instabile

*Es. dominanza*

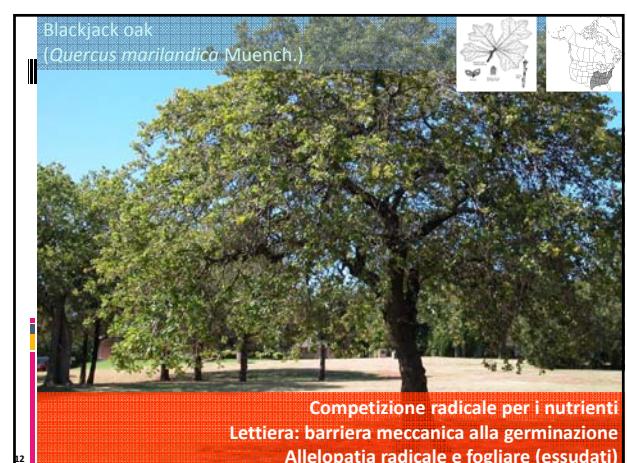
11

**Interferenza**

- Concorrenza diretta
- Equilibrio stabile

*Es. allelopattia*

12



## Tipo di competizione

*Alliaria petiolata* (garlic mustard)

©2004 Eliza K. Jewett

Sfruttamento + interferenza  
Invasione di 5 m/anno in foreste di latifoglie

da Nuzzo (1999), Biol.Inv. 1

## Tipo di competizione

### Competizione apparente

1. *Botrychium australe* in ambienti aridi
2. Invasione post-incendio di *Agrostis capillaris* (alloctona)
3. Attrazione degli erbivori, che attaccano anche l'arbusto nativo.

(b)

da Session e Kelly (2000), Oikos 96

## Tipo di competizione

**SIMMETRICA:** ogni individuo riceve una parte di risorse proporzionale alla sua richiesta

**ASIMMETRICA:** gli effetti della competizione si ripercuotono in modo più che proporzionale su uno dei competitori.

<b>Tipo di risorsa</b>	<b>Localizzazione delle risorse</b>	<b>Caratteristiche individuali</b>
<ul style="list-style-type: none"> <li>Luce – asimm.</li> <li>Acqua – simm.</li> <li><u>Interazioni</u></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Microstazioni</li> <li>Morfologia</li> <li>Spazio &amp; <u>tempo</u></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Età (dimensioni)</li> <li>Pool genico</li> <li><u>Strategia</u></li> </ul>

15

## Community ecology

### Competizione

<b>Fertilità</b>	<b>Disturbî naturali</b>	<b>Struttura spaziale</b>
------------------	--------------------------	---------------------------

	<b>Resource-ratio hypothesis</b> Competizione costante con la fertilità stazionale Equilibrio competizione-epigea-ipogea	 <b>Competition-stress hypothesis</b> Comp. proporzionale alla fertilità Equilibrio competizione-tolleranza allo stress
--	--	--

da Tilman (1987), da Grime (1977), Func.Ecol.87 Am.Nat.111

16

**Competition for light and soil moisture**  
(Shirley 1945)

**Objective:** determine the relative importance of competition for light and soil moisture to pine seedlings

- (a) Effect of competition for light. Pine seedlings were grown beneath different layers of screens to achieve different levels of sunlight (a). Growth was not satisfactory below about 65% light.
- (b) Combined effect of shade and root competition for water.
  - The overstory had three treatments: (b), (uncut, 1/3 removed, and clear cut).
  - The understory was also varied (control, all understory plants removed, weeded and trenched to sever plant roots).

The results were complex and appeared to depend on initial site moisture. In moist areas, opening the canopy, weeding, and trenching improved seedling growth. In dry areas opening the canopy decreased seedling survival, but not seedling growth.

Picea glauca, Pinus strobus, P. resinosa and P. banksiana are the overstory species in north central Minnesota, but they do not reproduce in their own shade. Usually hardwood seedlings will occur beneath the trees.

17

## Community ecology

18

## Community ecology

da Frelich & Reich (1999), *Ecosystems* 2

19

## Population ecology

20

**STAND INITIATION:** tra semenzali e con specie erbacee/arbustive

**STEM EXCLUSION:** intensa competizione intraspecifica, mortalità

**OLD GROWTH:** tra piani di vegetazione e specie diverse

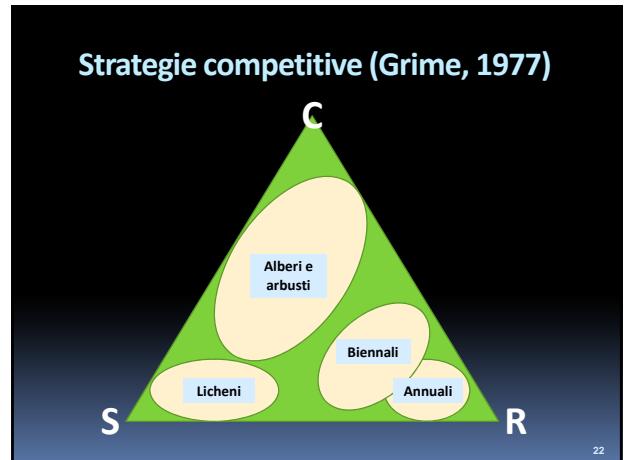
## Strategie competitive (Grime, 1977)

**Competitori (C):** allocano > risorse all'accrescimento, sfruttando quelle immediatamente disponibili nell'ambiente (alta efficienza)

**Stress-tolleranti (S):** vivono in ambienti limitanti dove sopravvivono allocando > risorse al mantenimento o alla difesa (es. deserti, tundra, prati alpini)

**Ruderari (R):** vivono in habitat temporanei e frequentemente disturbati. Allocano > risorse alla riproduzione (es. maledette)

21



### Examples of C-selected species

*Vicia cracca* (blue vetch)  
www.bruhsmeyer.info/Bilder/2011%20Vid%20or

*Poa pratensis*  
turfgrassmanagement.psu.edu/Graphics/blue.jpg

- Allocate most available resources to growth.
- Highly competitive root systems (often rhizomatous species).
- Strong competitors for nitrogen. Or are nitrogen fixers.
- High efficiency for capturing resources (water, light, nutrients) that makes it difficult for other species to compete.

23

### Examples of S-selected species

*Ledum decumbens*

*Picea mariana*

*Rhizocarpon geographicum*

- Long-lived, slow-growing plants. Often woody. Many lichens.
- Live in sites with low-levels of nutrients.
- Relatively coarse, evergreen leaves or non deciduous structures.
- High levels of tannins and other secondary metabolites. Highly defended against insect attack.
- Tend to have years of high flowering and years of low flowering.

24

### Examples of R-selected species



*E. latifolium*

- Soft, deciduous leaves, that are poorly defended against insects.
- Produce many flowers. Both produce many light seeds that are easily dispersed by wind.
- Generally short-lived plants that are replaced by other species during succession.

25

### Attributi della competizione

**INTENSITA'**: impatto assoluto dei competitori sulla pianta soggetto (accrescimento, forma, riproduzione, sopravvivenza).

**IMPORTANZA**: grado di influenza della competizione rispetto ad altri fattori che determinano la risposta osservata (es. accrescimento) ma sono indipendenti dalla densità.

26

### Attributi della competizione

Morgex (AO)	S. Maria (VB)
<b>Pineta matura a roverella</b> Bassa fertilità stazionale (basifila) Tessitura a gruppi Struttura irregolare Competizione epigea+ipogea <i>Importanza &lt; intensità &gt; (locale)</i>	<b>Pineta acidofila di invasione</b> Alta fertilità stazionale Tessitura regolare Struttura monoplana Competizione per la luce <i>Importanza &gt;, intensità =</i>

27

### Modalità di competizione

È più intensa la competizione interspecifica o quella intraspecifica?

**Esclusione competitiva (Gause, 1932)**

“Due competitori identici (la cui nicchia ecologica coincide) non possono coesistere se le risorse sono limitate”.

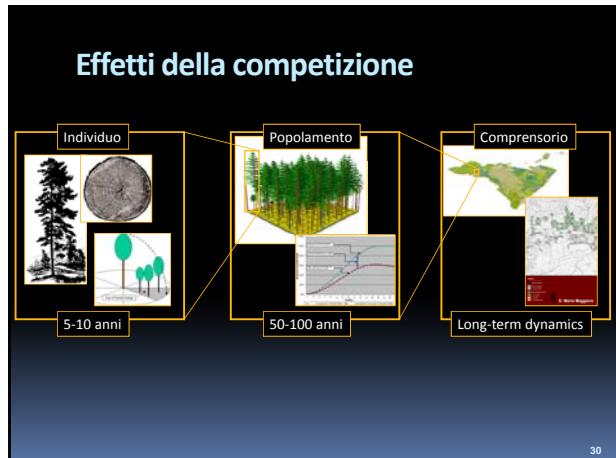
28

## Modalità di competizione

*Relazione tra copertura esercitata dagli individui e loro distanza dalla pianta soggetto in 3 specie del Chihuahuan Desert, CA.*

L'intensità della competizione (decremento della biomassa per unità di distanza) è più elevata tra conspecifici.

da Briones et al., (1996), J.Veg.Sci. 7



## Effetti della competizione

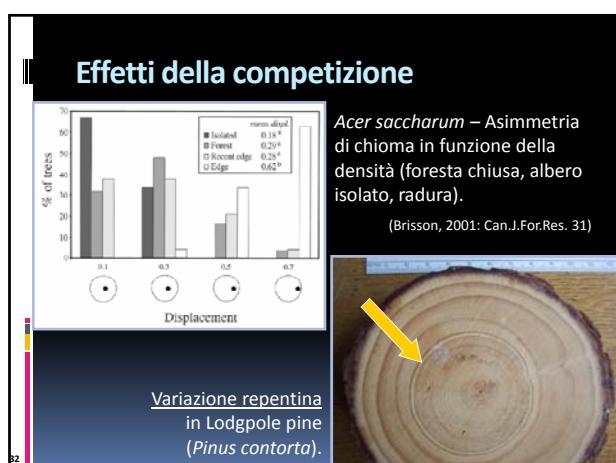
### INDIVIDUO – BREVE TERMINE:

- Morfologia
- Tasso di assimilazione delle risorse
- Allocazione delle risorse (priorità)\*
- Accrescimento, biomassa
- Fecondità, riproduzione

2 risposte possibili: plasticità o mortalità

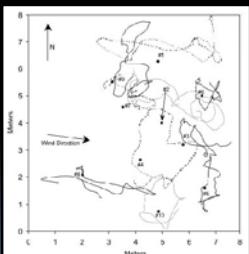
\*foglie, organi riproduttivi: alta priorità  
fusto, organi di riserva: bassa priorità (+ sensibili)

31



## Effetti della competizione

**Crown shyness** per ombreggiamento (*Dryobalanops aromatica*) o abrasione meccanica (*Pinus contorta*).

da Rudnicki et al. (2001), *Trees* 15

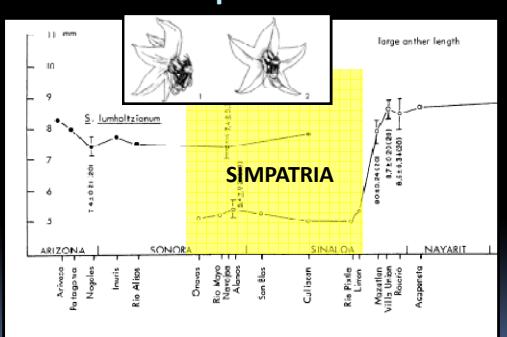
## Effetti della competizione

**Plasticità:** Abilità di alterare il proprio tasso di crescita o la propria morfologia in risposta ai cambiamenti ambientali.

**Plasticità “evolutiva” (a lungo termine):**

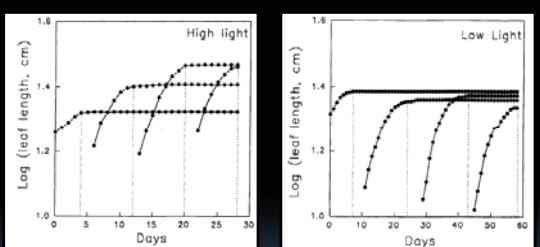
- Tolleranza o adattabilità (sp. euriecie)
- Sfuggenza (spaziale o temporale)
- Segregazione dei caratteri
- Differenziazione della nicchia ecologica (fondamentale vs. realizzata)

## Effetti della competizione



da Walen (1978), *Sys.Bot.* 3

## Effetti della competizione



Foglie di *Alocasia macrorrhiza* in diverse condizioni di luce

da Sims & Pearcy, (1992), *Am.J.Bot.* 79

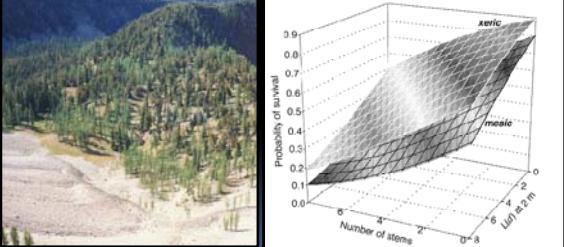
**Effetti della competizione**

**Mortalità:** quando la capacità di una pianta di compensare lo stress competitivo con una risposta plastica è superata.



**Effetti della competizione**

Probabilità di sopravvivenza di *Pinus flexilis* in funzione della propria densità (competizione intraspecifica) e di quella di *Abies amabilis* (interspecifica).



da Donnegan & Rebertus (1999), *Ecology* 80

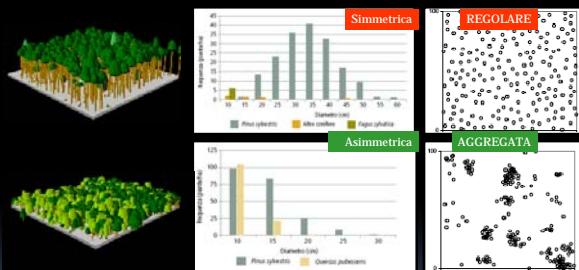
**Effetti della competizione**

**POPOLAZIONE – MEDIO TERMINE:**

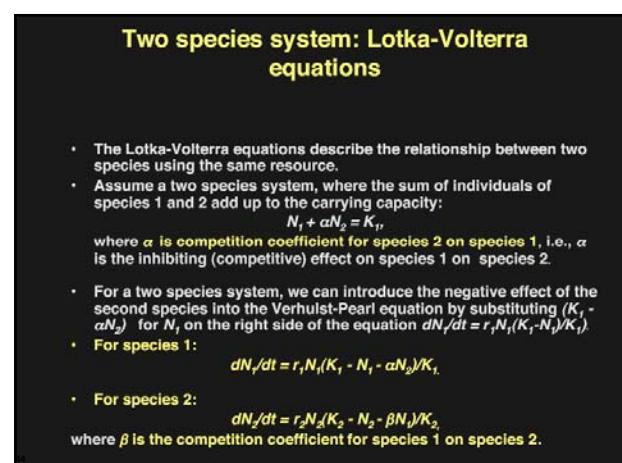
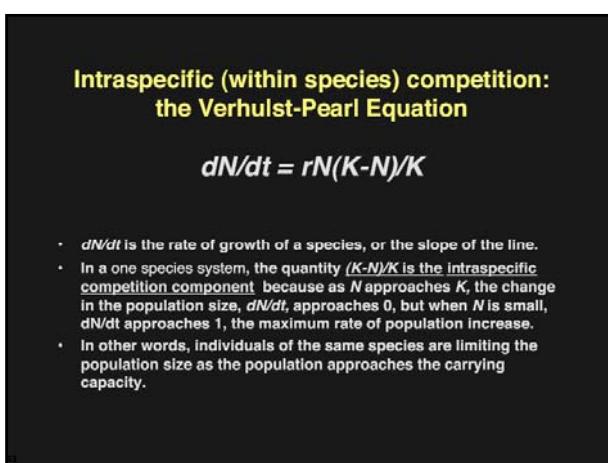
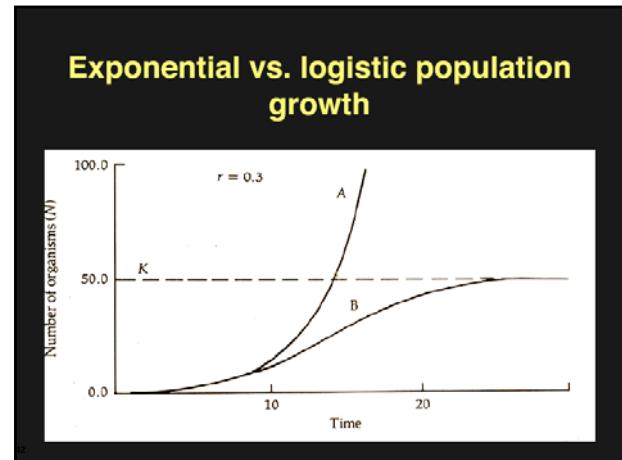
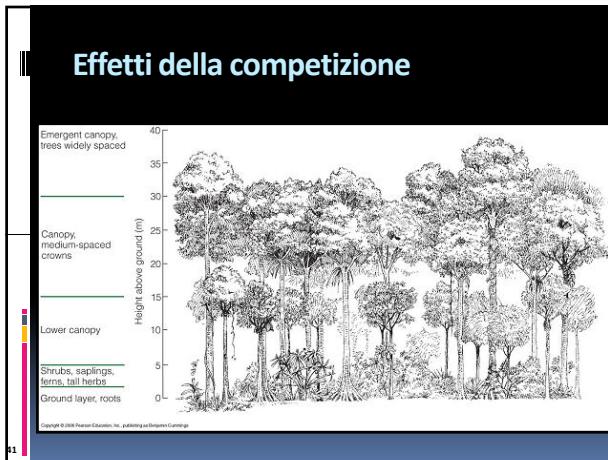
- Struttura verticale
- Struttura orizzontale
- Struttura delle età
- FUNZIONI del bosco

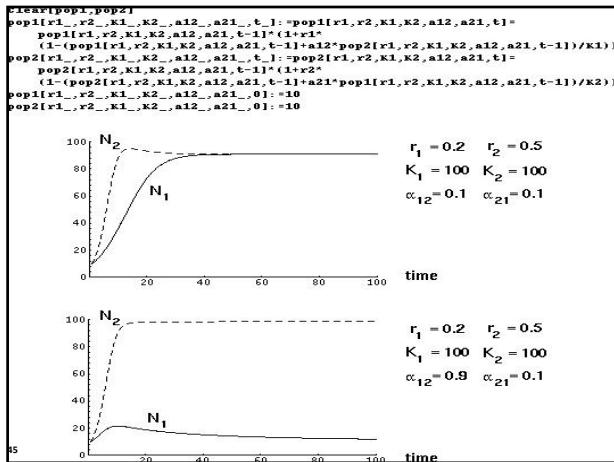
**DINAMICHE DI POPOLAZIONE**  
Modelli di Lotka-Volterra

**Effetti della competizione**



Struttura e tessitura in due pinete di pino silvestre delle Alpi



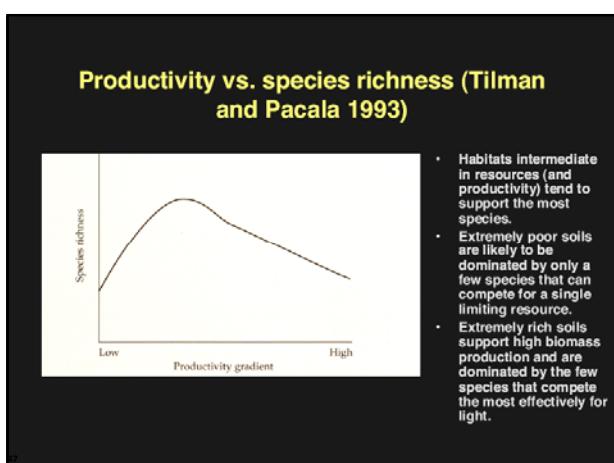


## Effetti della competizione

### COMUNITÀ – LUNGO TERMINE:

- Biodiversità
- Successione
- Rapporti trofici
- Selezione naturale

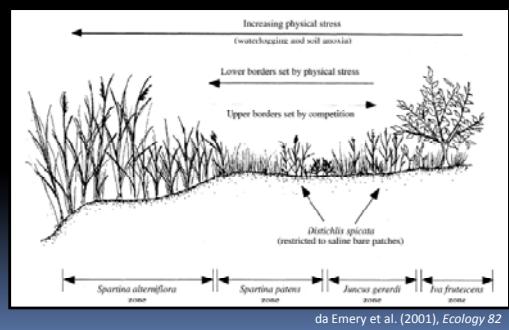
46



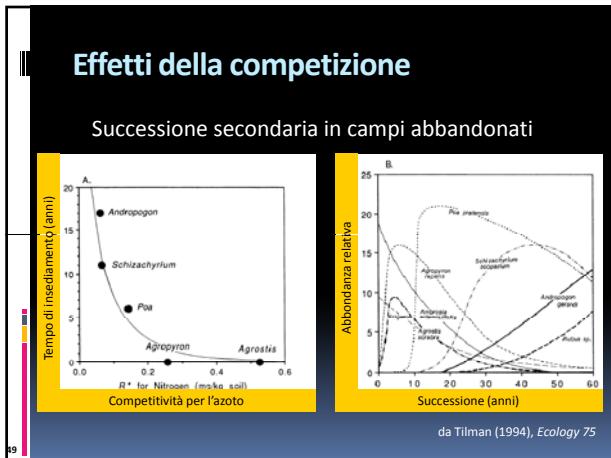
47

## Effetti della competizione

### Zonizzazione della vegetazione in paludi salmastro



48



**Resource-ratio hypothesis**  
(Huston and Smith 1987, Tilman 1988)

**"Differences in the relative supply rates of limiting resources should lead to differences in the composition of plant communities."**

**Models of competition along resource gradients: root vs. shoot competition (Wilson and Tilman 1991)**

Wilson & Tilman 1991, cited in Barbour et al. 1999.

**Root vs. Shoot competition**

- Wilson and Tilman examined the survivorship of roots vs. shoots in little bluestem, *Schizachyrium scoparium* along a nutrient gradient.
- When N availability was low, root competition was relatively high, and when N availability was high, shoot competition became more important.

**Allocation to maintenance: High root-shoot ratios**



- Plants in highly stressful environments such as the alpine or arctic often have high root to shoot ratios.

Courtesy of Nwes LTER web site

**Plants with high reproductive strategies**



- Many annuals and biennials (ruderal species) in weedy environments; produce abundant early germinating seeds; palatable leaves; fast growing; need lots of light; low root to shoot ratios.
- Desert annuals, plants able to take advantage of short moist periods with rapid growth, flowering, and seed set. Can endure long periods of time in dormant state as seeds.

**Ruolo ecologico**

... perché competere?



**Ruolo ecologico**

... perché competere?

Competizione = 

Sfruttamento risorse Produttività      Struttura popolazioni e comunità      Dinamica Successione      Selezione nat. Diversità Evoluzione

## Ruolo ecologico

*Abies balsamea* (Thibault et al., 1982)  
*Araucaria cunninghamia* (Bevege, 1968)  
*Cunninghamia lanceolata* (Zhang, 1993)  
*Picea abies* (Gallet, 1994; Pellissier, 1994)  
*Picea mariana* (Mallik and Newton, 1988)  
*Pinus radiata* (Chu-chou, 1978)  
REPLANT PROBLEM (frutteti ed erbacee)

**Autoallelopatia:** inibisce la rinnovazione di conspecifici.  
Comporta VANTAGGI EVOLUTIVI per la dispersione del seme, la regolazione della densità e distribuzione degli individui, la repulsione di predatori, la riduzione della competizione futura.

da Singh et al. (1999), *Crit.Rev.Plant.Sci.* 18

## L'autodiradamento

### Processo gerarchico:

interazione di livelli spaziali e temporali.

Individuo  
Popolamento  
Proprietà EMERGENTI  
5-10 anni  
50-100 anni

## Autodiradamento

Mortalità da competizione che si verifica progressivamente al crescere degli individui.

Data una certa capacità portante esiste un numero limite di alberi di una certa dimensione che possono coesistere sulla stessa area.

A causa della competizione intraspecifica, **dimensioni massime** degli individui e densità sono inversamente proporzionali.

## Autodiradamento

Popolamenti puri, coetanei, indisturbati.

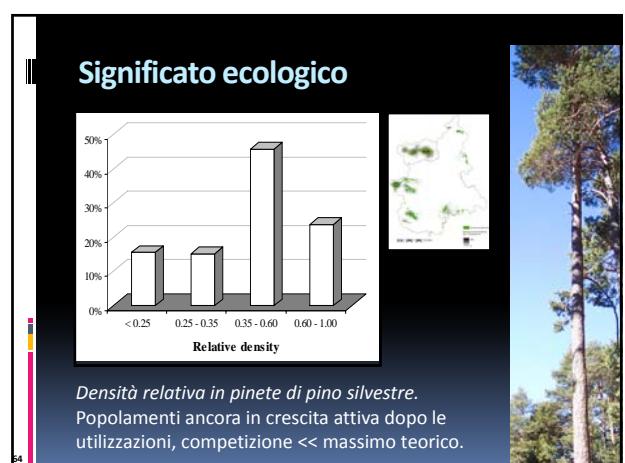
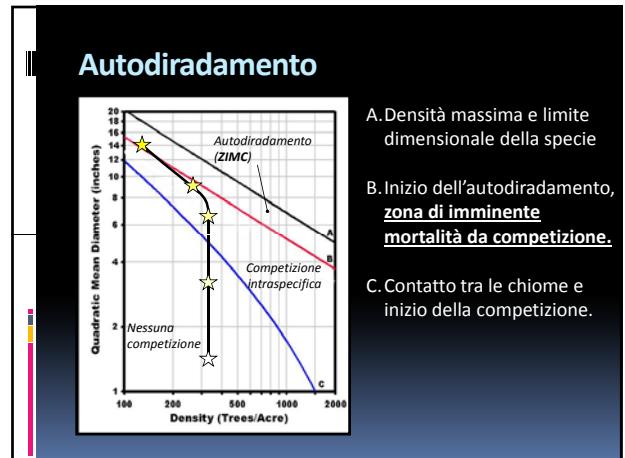
**Linea di max densità,** pendenza =  $(-3/2)$ .

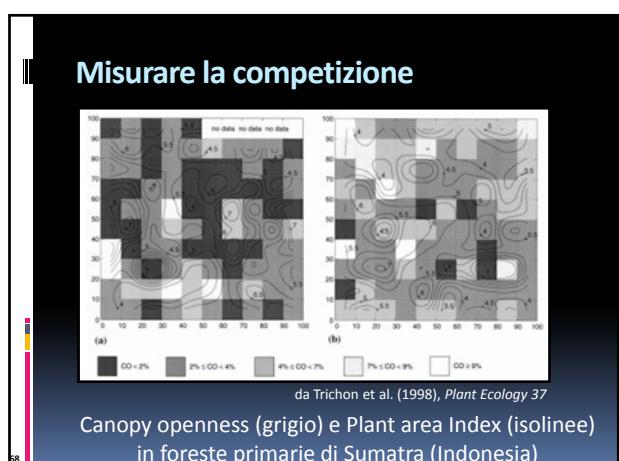
MEAN TREE VOLUME ( $m^3$ )  
DENSITY (trees/ha)

da Drew & Flewelling, (1977, 1979)

## Autodiradamento

- Pendenza: costante (??)
- Intercetta: variabile (sciafile > eliofile, conifere > latifoglie)
- Ciascuna specie si dirada lungo una parte della linea globale di autodiradamento.





## Misurare la competizione

Effetti:

Individuo      Popolamento      Comunità

## Misurare la competizione

Quantificare gli effetti individuali

- stress
- risposta
- relazione

## Misurare la competizione

Numero e dimensione  
dei competitori

↓

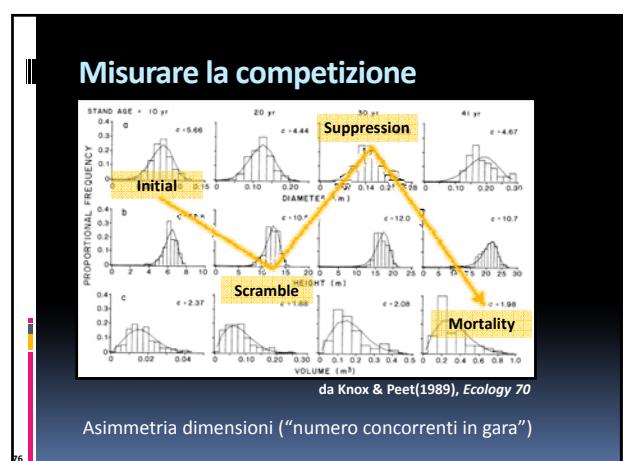
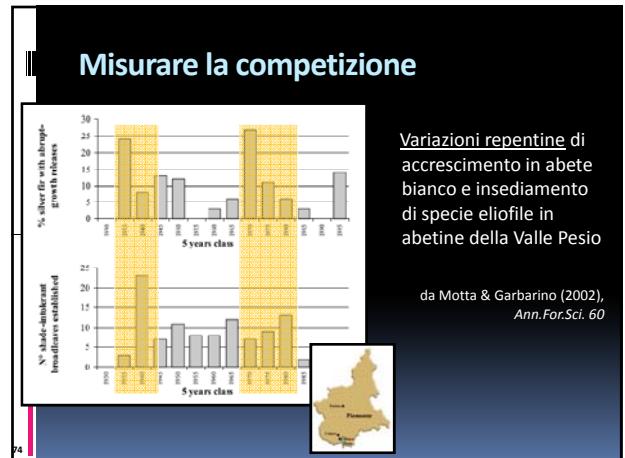
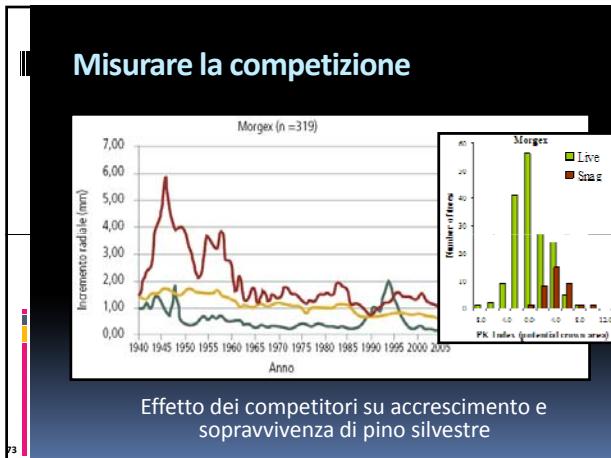
Accrescimento,  
sopravvivenza

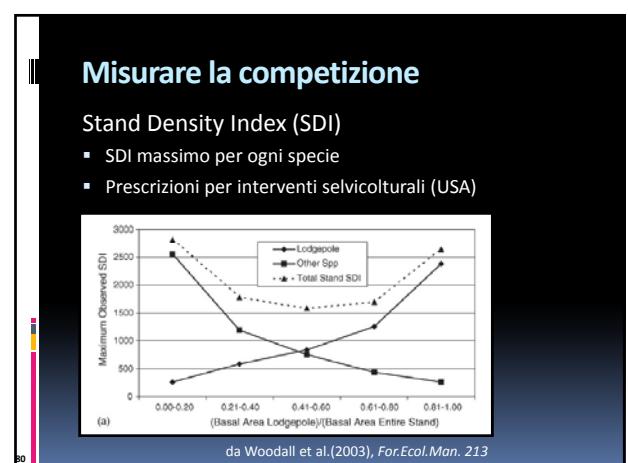
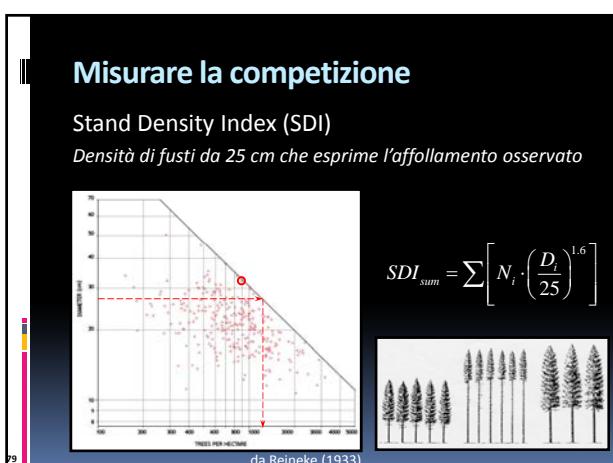
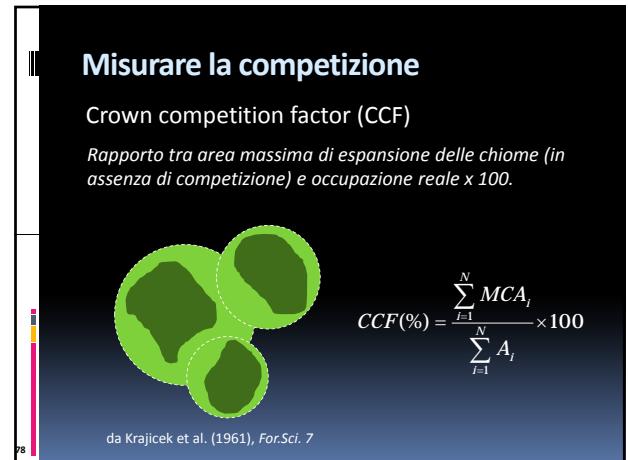
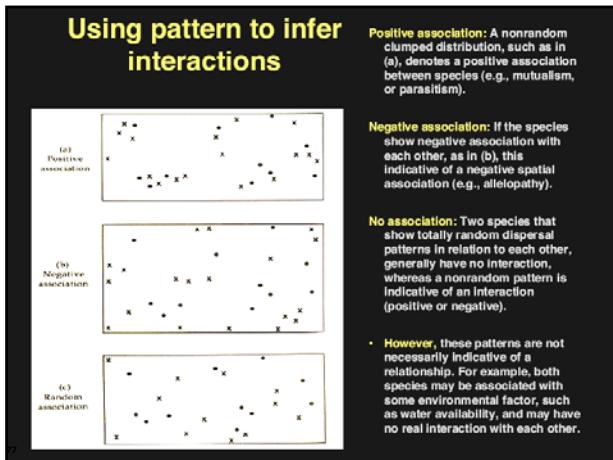
## Misurare la competizione

INDICI DI COMPETIZIONE: Basati su numero, dimensioni e  
distanza dell'albero soggetto e dei suoi competitori.

*C<sub>i</sub>* = indice di jettatura  
*r<sub>i</sub>* = radice tangenziale  
*D<sub>i</sub>* = diametro tangenziale  
*D<sub>j</sub>* = diametro del competitor  
*L<sub>ij</sub>* = distanza tra i centri

Distance-weighted size ratio





**Misurare la competizione**



Confronto la performance degli individui sottoposti a una crescente pressione competitiva

DISEGNI Sperimentali

**Replacement series experiments  
(De Wit 1960)**

- The ratio of seeds planted for two species, A and B, is compared to the ratio of some measure, such as biomass, of the resulting crop.
- Input ratio = (seeds sown of A)/(seeds sown of B)
- Output ratio = (biomass A)/(biomass B)

**Application of replacement series to study weed competition (Fischer et al. 2000)**



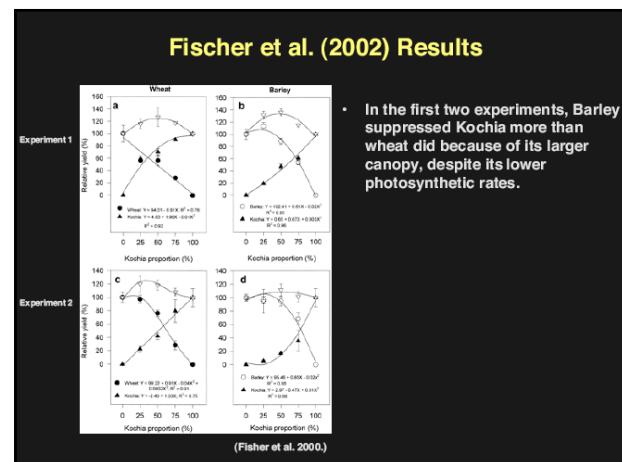
*Kochia scoparia (Kochia)*  
[http://serangeli.tamu.edu/agronomy/news/kochia\\_ko](http://serangeli.tamu.edu/agronomy/news/kochia_ko)

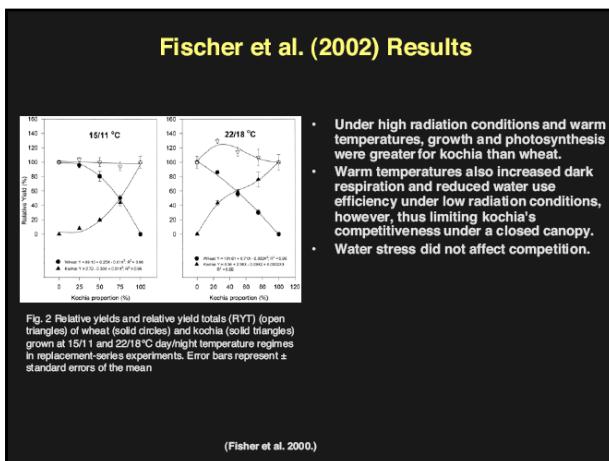
*Hordeum distichum (Barley)*  
<http://www.hort.psu.edu/~larsen/htm/imag/Horley.jpg>

*Triticum aestivum (Wheat)*  
[www.oza-net.kau.edu](http://www.oza-net.kau.edu)

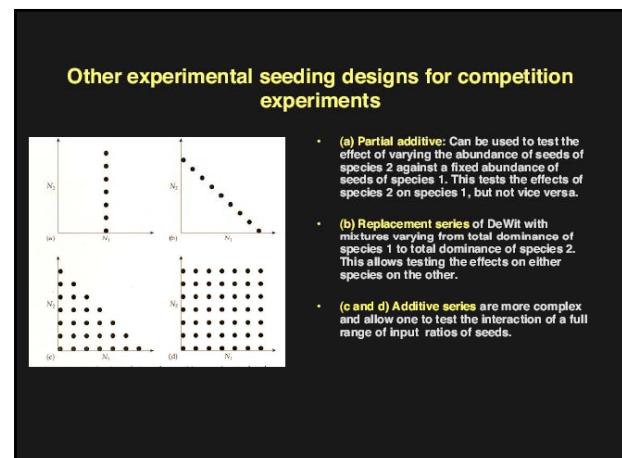
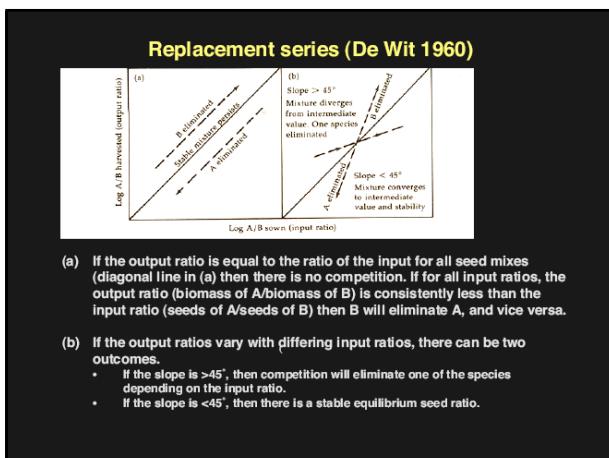
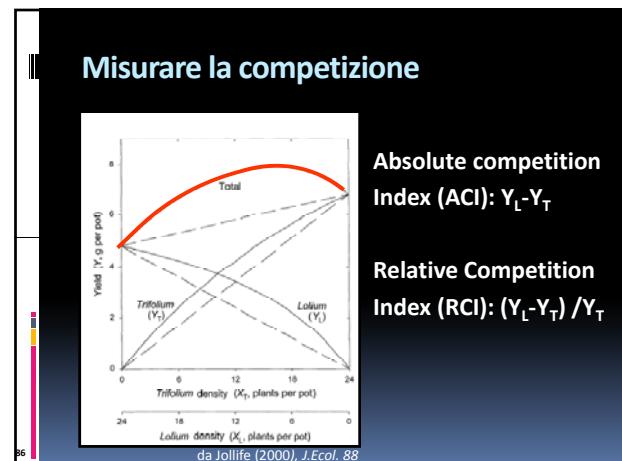
- Kochia is a weed infecting cereal crops, severely reducing yields and has developed resistance to herbicides. Alternatives are needed for integrated management of the weed.
- Replacement series experiments with barley and wheat were conducted under a variety of temperature, soil moisture, and light conditions to determine what environmental conditions would render Kochia susceptible to competition by small grained crops.

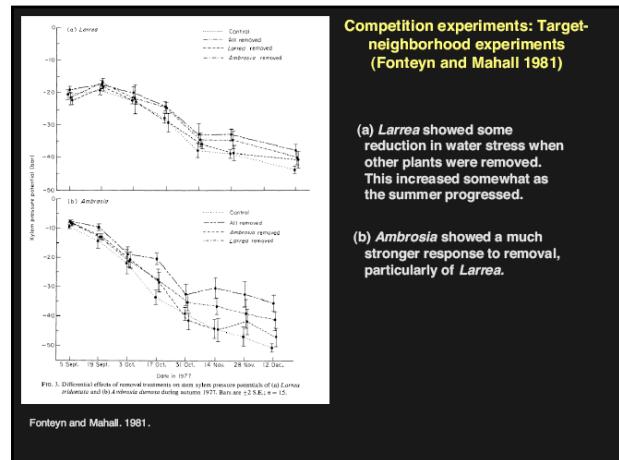
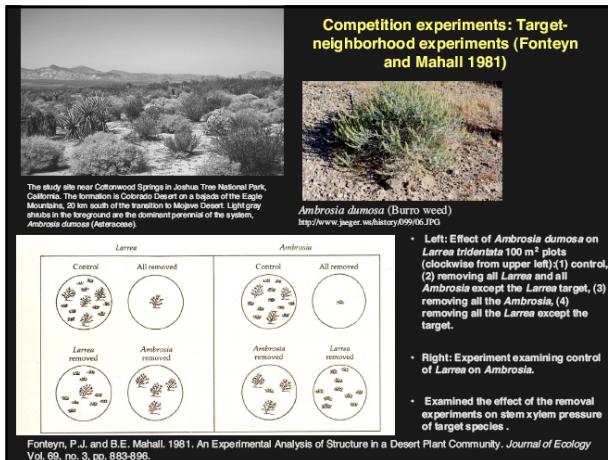
Fischer, et al. 2000. Interference between spring cereals and Kochia related to environment and photosynthetic pathways. *Agron. J.* 92:173-181.





- Under high radiation conditions and warm temperatures, growth and photosynthesis were greater for kochia than wheat.
- Warm temperatures also increased dark respiration and reduced water use efficiency under low radiation conditions, however, thus limiting kochia's competitiveness under a closed canopy.
- Water stress did not affect competition.





## Gestire la competizione

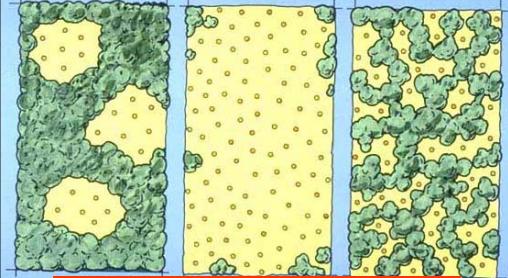
### Interventi selvicolturali:

- Alterano i rapporti competitivi
- Riducono la densità
- Concentrano l'accrescimento sugli individui desiderati.



## Gestire la competizione

Taglio a buche      Taglio raso      Tagli successivi

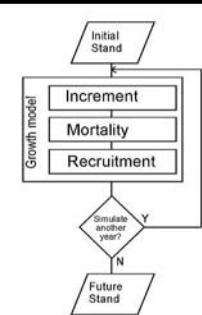
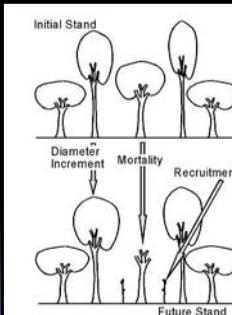


## Gestire la competizione



Prima e dopo un diradamento in *Pinus jeffreyi*, Lassen National Forest, CA.

## Prevedere la competizione



Modello di simulazione

da Vanday (1994)

## I prossimi passi

- Letture consigliate (sul sito)
- Casi di studio: osservare & misurare
- Seminario: modelli di simulazione
- Esercitazioni in campo

## Lecture consigliate

- Antonovics J., Levin D. A. (1980), *The ecological and genetical consequences of density dependent regulation in plants*, Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 411-452.
- Hutchings M.J., Budd C.S.J. (1981), *Plant competition and its course through time*, BioScience, 3: 640-645.
- Long J.N., Dean T., Roberts S. (2004). *Linkages between silviculture and ecology: examination of several important conceptual models*. Forest Ecology and Management 200: 249-261
- Long J.N., Smith F.W. (1984), *Relation between size and density in developing stand: a description and possible mechanism*, Forest Ecology And Management, 7: 191-206.
- White J., Harper J.L. (1970), *Correlated changes in plant size and number in plant populations*, Journal of Ecology, 58: 467-485.
- Tilman D. (1987), *On the Meaning of Competition and the Mechanisms of Competitive Superiority*, Functional Ecology, 1: 304-315.
- Zeide B. (1985), *Tolerance and self-tolerance of trees*, Forest Ecology and Management 13: 149-166.