

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PARMA

Dipartimento di Bioscienze – Anno accademico 2014-2015

Dottorato in Biologia Vegetale

XXVII ciclo

**Caratterizzazione ecologica e morfometrica di alcune specie
del genere *Pinguicula* L.**

Coordinatore:

Chiar.mo Prof. Marcello Tomaselli

Tutor:

Chiar.mo Prof. Marcello Tomaselli

Co-Tutor: Dr. Michele Carbognani

Dottoranda: Zaccara Bertolini Patrizia

INDICE

1. INTRODUZIONE.....	4
1.1. PIANTE CARNIVORE.....	4
1.2. PIANTE CARNIVORE IN ITALIA E TASSONOMIA DEL GENERE <i>PINGUICULA</i> L.	7
1.3. OBIETTIVI DELLA RICERCA.....	10
1.4. DESCRIZIONE DELLE SPECIE IN STUDIO	13
2. MATERIALI E METODI.....	17
2.1. AREA DI STUDIO.....	17
2.2. CARATTERISTICHE GEOLOGICHE E LITOLOGICHE.....	19
2.3. NOTE CLIMATOLOGICHE DELL'AREA IN STUDIO.....	22
2.4. DATI STAZIONALI E CAMPIONAMENTI.....	25
2.4.1. DATI LITOLOGICI.....	25
2.4.2. DATI TOPOGRAFICI.....	25
2.4.3. RADIAZIONE POTENZIALE.....	25
2.4.4. DATI PEDOLOGICI E IDROLOGICI.....	26
2.4.5. RACCOLTA E PREPARAZIONE DEI CAMPIONI DI SUOLO.....	26
2.4.6. DETERMINAZIONE DEL PH DEL SUOLO.....	26
2.4.7. CALCOLO DELLA SOSTANZA ORGANICA.....	26
2.4.8. ANALISI CHIMICHE DEI SUOLI.....	26
2.5. DATI BIOLOGICI	32
2.5.1. INDICATORI ECOLOGICI DI ELLENBERG (ELLENBERG'S INDICATOR VALUES - EIV)	32
2.5.2. CAMPIONAMENTI FLORISTICI E MORFOMETRICI.....	33
2.5.3. ANALISI ANATOMO-MORFOLOGICA DELLE RADICI E DELLE FOGLIE.....	37
2.6. ELABORAZIONE STATISTICA DEI DATI.....	38

3.	RISULTATI E DISCUSSIONE.....	40
3.6.	PARAMETRI TOPOGRAFICI E FISICO-CHIMICI.....	40
3.5.3.	LITOLOGIA DEL SUBSTRATO.....	42
3.5.4.	ALTITUDINE.....	45
3.5.5.	RADIAZIONE POTENZIALE.....	47
3.5.6.	PH DEL SUOLO E DELL'ACQUA.....	49
3.5.7.	CONDUCIBILITÀ.....	49
3.6.	ANALISI CHIMICHE DEI SUOLI.....	54
3.6.3.	ELEMENTI MINERALI.....	55
3.6.3.1.	FERRO.....	55
3.6.3.2.	MANGANESE.....	56
3.6.3.3.	NICHEL.....	57
3.6.3.4.	CROMO.....	58
3.6.3.5.	CALCIO.....	59
3.6.3.6.	MAGNESIO.....	60
3.6.3.7.	CA/MG.....	61
3.6.4.	ELEMENTI BIODERIVATI.....	62
3.6.4.1.	SODIO E POTASSIO.....	62
3.6.4.2.	FOSFORO.....	63
3.6.4.3.	AZOTO E RAPPORTO N/P.....	64
3.6.4.4.	SOSTANZA ORGANICA E RAPPORTO C/N.....	66
3.6.4.5.	COPERTURA VEGETALE.....	68
3.6.	INDICATORI ECOLOGICI DI ELLENBERG (ELLENBERG'S INDICATOR VALUES - EIV)	70
3.6.	RELAZIONI TRA I PARAMETRI ANALIZZATI.....	73
3.6.	DATI BIOLOGICI.....	75
3.9.3.	DATI FLORISTICI E CLUSTER ANALYSIS.....	75
3.9.4.	CARATTERISTICHE DELLA POPOLAZIONE DI <i>P. ARVETII</i> E <i>P. VULGARIS</i> NEI DIVERSI MICRO-HABITAT E VARIAZIONE DEI PARAMETRI MORFOMETRICI.....	82
3.9.5.	DATI MORFOMETRICI.....	85

3.9.6. RELAZIONE TRA PARAMETRI TOPOGRAFICO-FISICO-CHIMICI.....	92
E MORFOMETRICI	
3.9.7. CARATTERISTICHE ANATOMO-MORFOLOGICHE DELLE RADICI	96
E DELLE FOGLIE DI <i>PINGUICULA</i>	
4. CONCLUSIONI.....	104
5. BIBLIOGRAFIA.....	108
RINGRAZIAMENTI.....	115

1. INTRODUZIONE

1.1 PIANTE CARNIVORE

La definizione di organismo vegetale porta immediatamente a pensare ad un organismo statico, che trae il suo alimento dal terreno circostante, la cui interazione con il mondo animale consiste soprattutto nel fornire cibo, o in senso mutualistico, nello scambiare polline con gli insetti.

Le piante carnivore forniscono una visione, per certi versi inquietante: sono piante in grado di catturare insetti e di fare attivamente quello che è patrimonio del regno animale: la predazione. Infatti le piante carnivore, intrappolando i tessuti animali con cui vengono a contatto per nutrirsi, ribaltano la normale interazione animale-pianta e rappresentano una grande anomalia nel convenzionale ordine trofico della vita (Zamora *et al.*, 1998). Per questo hanno sempre affascinato gli uomini, con un corredo di rappresentazioni fantastiche, in cui l'attributo "carnivoro" diventa coincidente con "antropofago" (fig 1.1.1).

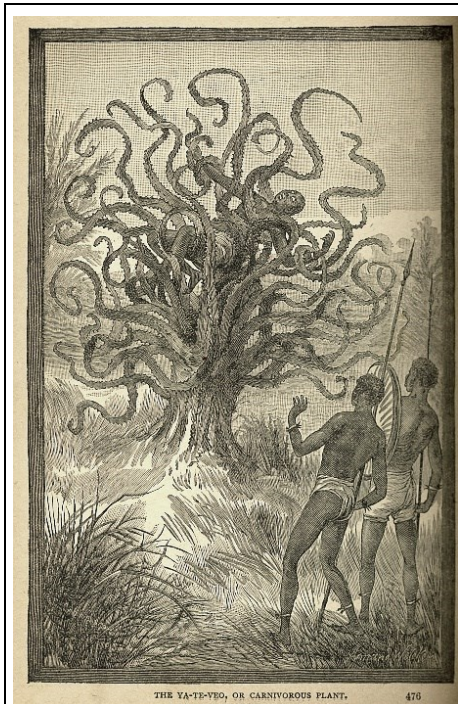


Figura 1.1.1: nativi divorati dall'albero carnivoro Ya te veio (Buel, 1887)

In realtà vengono definite carnivore quelle specie appartenenti al regno vegetale (fig. 1.1.2) che, mediante meccanismi diversi, sono in grado di catturare e digerire delle prede. Prede, che al di là delle rappresentazioni leggendarie, sono al massimo piccoli insetti. Alle piante carnivore appartengono molte angiosperme che, pur provenendo da famiglie distinte e talora filogeneticamente distanti, hanno subito un processo di convergenza morfologica e/o funzionale (Ellison & Gotelli, 2009).

Queste piante sono presenti in tutto il mondo con oltre 600 specie (Adamec, 1997), ma la maggior ricchezza in specie e abbondanza numerica si ha in luoghi umidi, aperti e poveri di nutrienti (Givnish *et al.*, 1984; Nicholas *et al.*, 2003).

I primi studi sulle piante carnivore furono effettuati da Darwin stesso. Darwin, infatti, ne fu ammaliato tanto dallo scrivere in una lettera a Charles Lyell, come riportato dal figlio dello stesso Darwin (Darwin, 1911): "...at the present moment, I care more about *Drosera* than the origin of all the species in the world." Egli (Darwin, 1875) fornì la prima dimostrazione sperimentale della carnivoria in otto generi, osservando, attraverso semplici esperimenti, come, ponendo piccoli insetti, pollini, frammenti vegetali, carne o altre

sostanze organiche sopra le foglie di piante del genere *Pinguicula*, queste si ripiegassero arrotolando i margini e producessero cospicue quantità di mucillagine che inglobava e dissolveva la materia, con un'azione enzimatica simile a quella che oggi sappiamo essere esercitata dalla pepsina e da altre proteasi.

Le modalità di cattura nelle diverse famiglie di piante carnivore variano da genere a genere e vanno da meccanismi a scatto (*Aldrovanda*, *Dionaea*), a trappole adesive (*Drosera*, *Pinguicula*, *Drosophyllum*, *Triphyophyllum*, *Roridula*, *Byblis*, *Ibicella*), aspiranti (*Utricularia*), a nassa (*Genlisea*),

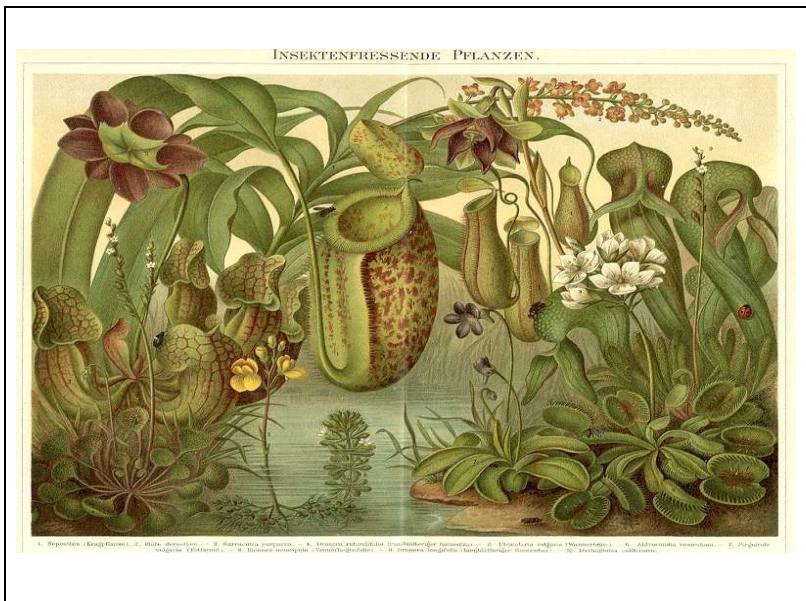


Figura 1.1.2: illustrazione raffigurante le piante carnivore; al centro in basso, con fiore di colore viola, un esemplare di *Pinguicula*.

Tratto da: <http://shredsomething.wordpress.com/2011-08/29/morning-dew-a-personal-account/>

a urna (*Brocchinia*, *Catopsis*), ad ascidio (*Nepenthes*, *Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliophora*, *Cephalotus*).

Il fenomeno della carnivoria nelle piante si è evoluto indipendentemente almeno sei volte, in cinque ordini di angiosperme (Ellison & Gotelli, 2009). Nonostante queste autonome origini c'è una notevole convergenza morfologica nelle trappole delle piante carnivore, così come nei meccanismi di digestione ed assimilazione della preda. La multipla, indipendente evoluzione della carnivoria in diverse famiglie di piante che hanno come denominatore comune ambienti con scarsità di nutrienti, elevata luminosità e

saturazione d'acqua, suggerisce come questa modalità di assunzione di nutrienti costituisca una forma di adattamento all'habitat (Ellison & Gotelli, 2001). In sintonia con questa ipotesi Givnish (1984) propone un modello costi-benefici in grado di dimostrare che la carnivoria è vantaggiosa solo in ambienti poveri di nutrienti, luminosi e umidi.

Karlsson *et al.* (1991) modificano il modello presentato da Givnish *et al.* (1984), dimostrando la mancata correlazione fra aumento della disponibilità di nutrienti nel suolo e diminuzione nella cattura di prede, cosa peraltro già evidenziata da Aldenius *et al.* (1983) in *Pinguicula vulgaris*.

Schulze *et al.* (1997), confrontando il contenuto nelle piante in N¹⁵ proveniente dal suolo e dagli insetti hanno potuto dimostrare che le differenti specie carnivore differiscono in modo significativo nell'utilizzo dell'N proveniente dagli insetti. L'approvvigionamento di N attraverso la carnivoria cambia infatti da specie a specie e da una fase fenologica all'altra, così come cambia nel corso della stagione e nelle diverse parti della pianta (Karlsson, 1988) ed è positivamente correlato alla complessità delle strutture deputate alla carnivoria. Hanslin & Karlsson (1996) studiano l'assunzione di N proveniente dalle prede e dal substrato mediante N¹⁵ e la sua allocazione nella pianta da parte di quattro specie di piante carnivore: *Pinguicula alpina*, *P. villosa*, *P. vulgaris* e *Drosera rotundifolia*. Dallo studio emerge che *Pinguicula vulgaris* preleva non più del 2,5% dell'N disponibile nella preda, che l'efficienza di prelievo è superiore in serra (40-50%) rispetto al campo (30-40%), fenomeno spiegato dagli autori con la mancanza di pioggia che rimuove le prede e temperature maggiori in serra. Karlsson *et al.* (1996) hanno evidenziato come, in ambiente subartico non tutte le specie di *Pinguicula* rispondano allo stesso modo alla carnivoria. In particolare hanno osservato che *P. vulgaris* aumenta la produzione di semi sia attraverso un maggior numero di semi per pianta che ad un maggior numero di individui riproduttivi in relazione alle prede catturate, mentre lo stesso effetto non si manifesta in *P. villosa* e *P. alpina*. Per quanto riguarda il rapporto fra carnivoria e fotosintesi una delle caratteristiche delle piante carnivore è che il tasso di fotosintesi è nettamente inferiore, sino al 50% in meno (Ellison & Gotelli, 2001) rispetto alle non carnivore viventi nello stesso ambiente; tuttavia non sembra esserci relazione diretta tra carnivoria

e tasso di fotosintesi: questo infatti non cambia aumentando quantità di prede somministrate (Mendez & Karlsson, 1999; Small, 1972). L'aumento delle prede catturate dalle piante carnivore sembra invece essere correlato al maggiore vigore delle piante e al potenziamento della riproduzione sessuata e asessuata, suggerendo come la carnivoria fornisca sostanziali benefici nutrizionali indipendenti dal tasso fotosintetico (Thoren & Karlsson, 1998; Zamora *et al.*, 1998).

Numerosi autori si sono occupati della relazione fra fattori ecologici soprattutto relativi al contenuto in nutrienti del suolo e apporto attraverso la carnivoria (Adamec, 1997; Zamora *et al.*, 1995, Zamora *et al.*, 1998; Adlassnig *et al.*, 2009); in particolare Adamec (1997) ha dimostrato come le piante carnivore possano vivere in ambiente controllato anche senza catturare prede, ma come la carnivoria sia indispensabile per vincere la competizione interspecifica con le specie non carnivore in ambiente naturale, dove le normali funzionalità delle radici sono compromesse dall'eccesso d'acqua o dalla povertà di nutrienti disponibili. Lo stesso studio ha anche provato che in ambiente terrestre fosforo e azoto provengono prevalentemente dalla carnivoria, mentre il potassio proviene dal suolo. Per contro Bott *et al.* (2008) hanno dimostrato, spostando le piante di *Sarracenia purpurea* da un ambiente acquitrinoso più povero in N ad uno sfagneto più ricco in N, come il contenuto in N delle foglie e le dimensioni delle stesse dipendano dal contenuto in N del suolo, mentre lo stesso non avviene per altri elementi quali P, S, K, Ca, Mg; tale fenomeno non è invece valido in altre piante carnivore, come evidenziato da Worley & Harder (1999) i quali hanno osservato che in *Pinguicula vulgaris* le dimensioni della rosetta non variavano in funzione di un aumento nella concentrazione di N nel suolo nel corso della stagione in quanto la loro formazione (fiori e foglie vengono preformate la stagione precedente) era avvenuta circa dieci mesi prima. Mendez & Karlsson (2005), analizzando l'efficienza nello sfruttamento degli elementi chimici contenuti negli insetti predati hanno osservato che le piante carnivore terrestri possono prelevare dal 30 al 76% dell'N contenuto nelle prede, mentre una quota variabile fra il 57 e il 96% è relativa a P, K, Mg e micronutrienti. Recentemente Brewer *et al.* (2011) hanno avanzato l'ipotesi che la porosità bassa o nulla delle radici e la loro limitata lunghezza, rispetto alle piante non carnivore viventi negli stessi ambienti siano correlate alla carnivoria in ambienti umidi; la carnivoria sarebbe pertanto un carattere favorente la specie quale alternativa alla formazione di aerenchimi radicali, in ambienti umidi e asfittici piuttosto che in ambienti poveri di nutrienti. Tale studio si è basato sulla misura, mediante un picnometro, della densità delle radici fra piante carnivore e non carnivore, senza tuttavia effettuare mediante sezioni delle radici, osservazioni sulle caratteristiche anatomiche delle stesse.

Riassumendo, pur a fronte dell'elevato numero di indagini, non esiste a tutt'oggi un modello che spieghi in modo unanimemente accettato perché alcune piante si siano evolute nel senso della carnivoria. Inoltre i lavori svolti esaminando le condizioni ecologiche delle specie carnivore sul campo sono relativamente pochi, e non è stato sinora svolto nessuno studio sull'ecologia delle piante carnivore e sulle implicazioni sulla carnivoria in ambito alpino.

1.2 PIANTE CARNIVORE IN ITALIA E TASSONOMIA DEL GENERE *PINGUICULA*

In Italia sono presenti due sole famiglie di piante carnivore, *Droseraceae* e *Lentibulariaceae*; alle droseracee appartengono i generi *Aldrovanda* e *Drosera*, alle lentibulariacee *Pinguicula* e *Utricularia*. Tuttavia, solo il genere *Pinguicula* si presenta con caratteristiche di diffusione e con varietà tali da permettere uno studio ecologico ad ampio raggio.

Il genere *Pinguicula* contiene circa 100 specie attualmente accettate (Rodondi *et al.*, 2010). Il nome del genere deriva dal latino *Pinguis* (grasso) legato all'aspetto untuoso conferitogli dalla mucillagine secreta dalle foglie e venne attribuito, nel 1555, da Conrad Gesner (Legendre, 2000). Il maggiore studio sistematico di questo genere venne condotto da Casper (1966) nella sua monografia su *Pinguicula*, seguita, sei anni dopo, dal suo contributo alla stesura di una Flora europea (Casper, 1972); nella sua monografia Casper descrive dettagliatamente le caratteristiche morfologiche, anatomiche, ecologiche e di distribuzione geografica di 46 specie (oltre a 3 ibridi e 4 entità dubbie) appartenenti a questo genere; molte di queste specie sono distribuite nella regione artica, alpina temperata o mediterranea dell'emisfero settentrionale (Steiger, 1998; Legendre, 2000; Cieslak *et al.*, 2005) e 12 risultano essere specie europee. Tali numeri sono probabilmente destinati a variare, perché l'esatta distribuzione e l'ecologia dei *taxa* di questo genere è poco conosciuta. In particolare diverse nuove specie sono state recentemente descritte per l'Italia (Tammaro & Pace, 1987; Casper & Steiger 2001; Conti & Peruzzi; 2006, Pascal *et al.*, 2008; Ansaldo & Casper, 2009; Compostella *et al.*, 2010; Masserano & Vai, 2011; Peruzzi & Gestri 2013).

Tutte le specie di questo genere presentano una rosetta basale omo od eterofilla, con foglie più o meno ovate, prostrate o erette, da cui emergono uno o più scapi verticali portanti i fiori. I fiori, ad eccezione di *Pinguicula ramosa*, sono portati singolarmente sul scapo. I fiori nelle specie temperate non vengono preformati, tranne che in *Pinguicula alpina*. La corolla è formata da cinque lobi petaloidi variabili in misura, forma e portamento (Casper, 1972; Legendre, 2000); essi si fondono in uno sperone, variabile in forma e dimensioni in prossimità del punto di attacco con il scapo. La corolla può essere bianca, rosa, blu, viola o una combinazione di questi colori, con venature più o meno pronunciate. Spesso la fauce del fiore è ricoperta di peli pluricellulari claviformi, differenti dai peli che si trovano sulle altre parti della pianta. I peli che si trovano sulle foglie, sul scapo, sui sepali e sui petali sono esclusivamente di due tipi: stipitati e sessili. Il calice è costituito da cinque sepali di colore verde o violetti, minori dei petali. I frutti sono capsule sferiche, piriformi o ellittiche all'interno dei quali vengono prodotti dai 20 ai 100 semi (Legendre, 2000). Le radici sono corte, semplici e flaccide, tranne che in *Pinguicula alpina*.

Le specie temperate formano, al termine della stagione riproduttiva delle strutture di dormienza chiamate ibernacoli, formate da foglie rigide e spesse, con cui le piante superano il periodo invernale. Queste strutture sulle Alpi compaiono nella seconda metà di luglio e si accompagnano alla progressiva morte delle foglie e delle radici (fig. 1.2.1).

Uno studio sistematico recente basato su un'analisi cladistica (Cieslak *et al.*, 2005), permette di definire 5 suddivisioni in cladi di 46 delle circa 100 specie di *Pinguicula*; le specie di *Pinguicula* presenti in Italia appartengono tutte al clade IV (Eurasiatico), fatta eccezione per *Pinguicula alpina* che occupa un clade a sé stante, il II (*P. alpina*) (fig. 1.2.3). Gli studi genetici che si sono occupati della famiglia delle *Lentibulariaceae* (Greilhuber *et al.*, 2006) hanno dimostrato la piccolezza del genoma dei *taxa* appartenenti a questa famiglia, equiparabile a quello di *Arabidopsis thaliana*.

Veleba *et al.*, 2014 hanno evidenziato come, all'interno di questa famiglia il genere *Pinguicula* si distingue per la tendenza all'espansione del DNA attuata attraverso il fenomeno della



Fig. 1.2.1: ibernacolo neoformato di *Pinguicula vulgaris*. Vallone della Balma, 22 luglio 2012

poliploidia, a differenza di quanto invece avviene in *Genlisea* e *Utricularia* (Ibarra-Laclette *et al.*, 2013; Leushkin *et al.*, 2013).

Casper & Stimper (2009) hanno chiarito che le specie appartenenti al gruppo di *Pinguicula vulgaris*, specie con ampia distribuzione nell'emisfero boreale (fig. 1.2.2) hanno un corredo cromosomico diploide $2n=64$ (in due casi sono stati trovati esemplari tetraploidi, $2n=128$), mentre le pingüicole del gruppo *leptoceras-reichenbachiana* (a cui appartiene anche *Pinguicula poldinii*) presentano corredo cromosomico diploide $2n=32$, così come *Pinguicula alpina*.

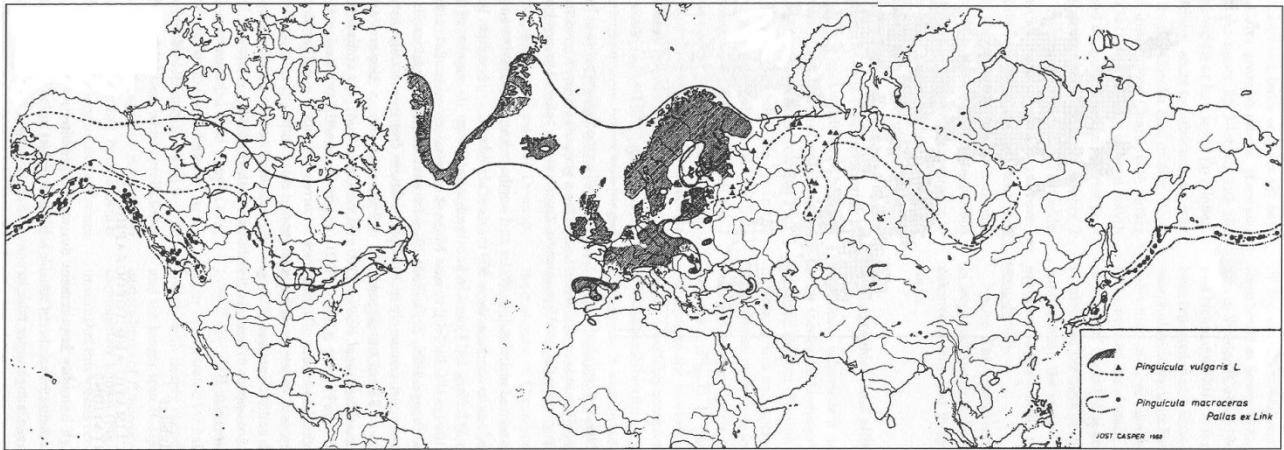


Fig. 1.2.2: carta di distribuzione mondiale di *Pinguicula vulgaris* (da Casper, 1962 in Heslop-Harrison, 2004).

Le specie alpine del genere *Pinguicula* sono: *P. alpina* L., *P. vulgaris* L., *P. leptoceras* Rchb., tutte e tre con ampia distribuzione lungo la catena alpina, *P. reichenbachiana* J. Schindl., presente in Val Roya (Francia), nelle Alpi Marittime, da Rocca Barbena (Albenga in provincia di Savona), in modo discontinuo e limitatamente alle pareti rocciose stillicidiose e calcaree, sino alla Val Maira (CN), *P. grandiflora* subsp. *grandiflora* (Valle del Rutor, Val d'Aosta in Italia), *P. grandiflora* subsp. *rosea* (Mutel) Casper (endemica delle montagne calcaree vicino a Grenoble, Francia), *Pinguicula arvetii* Genty (endemica delle Alpi Cozie e Graie,) e *Pinguicula poldinii* Steiger & Casper (endemica delle Alpi sudorientali) (Casper, 1966; Casper & Steiger, 2001; Pignatti, 1982; Aeschmann *et al.*, 2004; Pascal *et al.*, 2008; Compostella *et al.*, 2010; Pinzaru, 2011; Zaccara Bertolini *et al.*, 2013) (fig. 1.4.2).

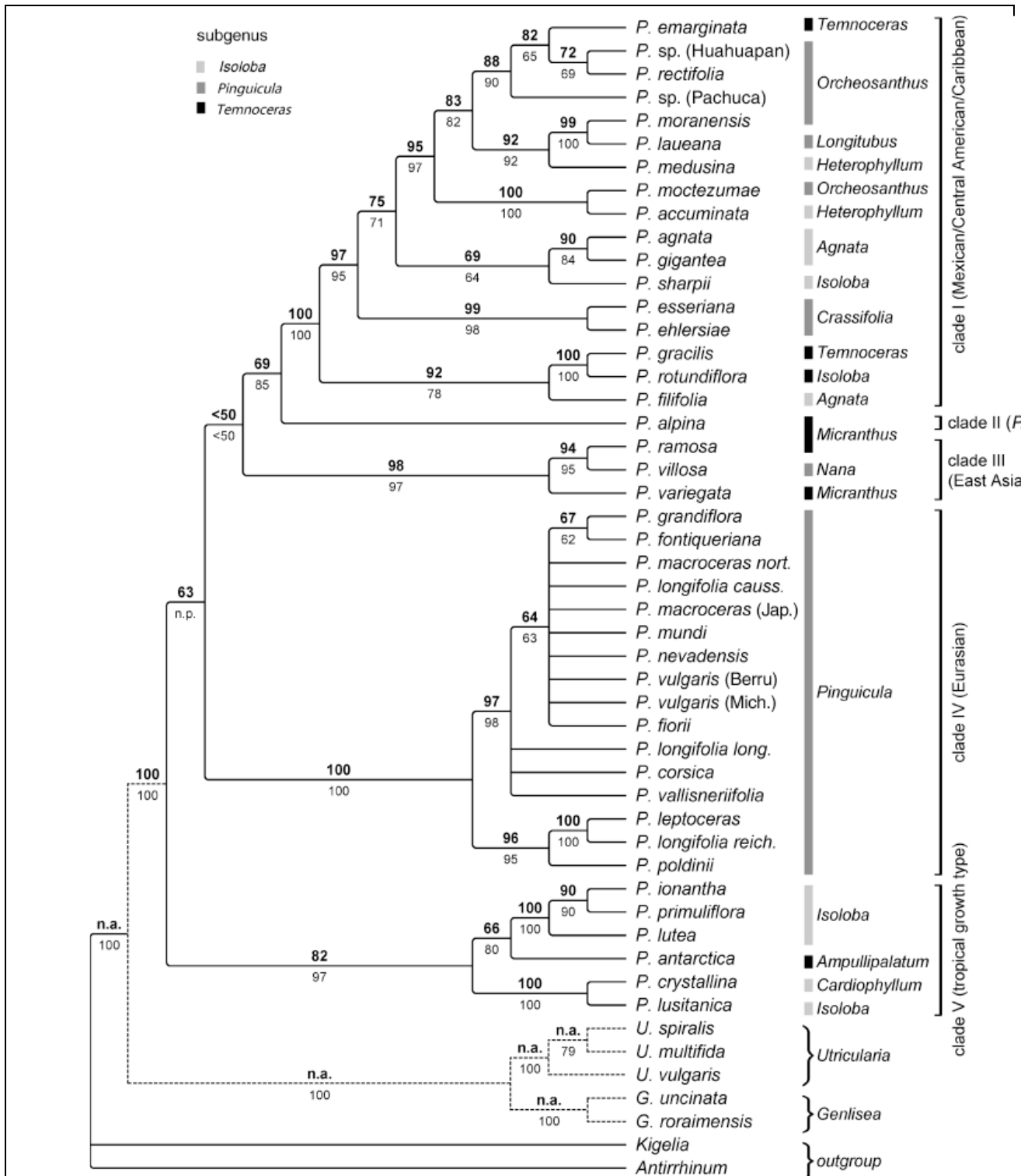


Fig. 1.2.3: albero filogenetico di *Pinguicula* secondo Cieslak et al., 2005

1.3 OBIETTIVI DELLA RICERCA

I dati sopra esposti mostrano che, relativamente al problema della carnivoria ed alla collocazione sistematica di *Pinguicula*, esiste una abbondante letteratura, anche se con numerosi punti oscuri. Ad esempio non è chiaro quanto la carnivoria sia di beneficio alle piante: la teoria secondo cui le piante carnivore ottengono un surplus nutrizionale dalla carnivoria che permette loro di sopravvivere in ambienti umidi, in cui vi è scarsa concorrenza, è stata proposta in siti molto limitati e poco caratterizzati dal punto di vista ecologico. Inoltre l'estensione degli studi a differenti specie, presenti in differenti condizioni ecologiche non è stata affrontata, così come manca uno studio relativo all'individuazione delle specie non carnivore che condividono l'habitat di *Pinguicula* e vi sono pochi dati relativi alle condizioni ecologiche in cui vive *Pinguicula*.

La carenza di studi ecologici relativi a questo genere è probabilmente anche determinata dalla difficoltà ad individuare caratteri tassonomici per distinguere in campo *taxa* vicini. In questo lavoro ci si propone pertanto di individuare caratteri morfometrici ed ecologici che permettano rispettivamente di distinguere più agevolmente in campo specie morfologicamente simili e di poterne prevedere ragionevolmente la loro distribuzione; in questo lavoro questi obiettivi verranno perseguiti attraverso lo studio delle condizioni ambientali in cui queste piante vivono, per provare a capire quali sono i fattori che maggiormente ne condizionano la distribuzione e se esistono differenze a livello di nicchia ecologica fra specie che condividono lo stesso habitat.

L'approccio di questo lavoro sarà quello di un'analisi ecologica su un insieme di stazioni con differenti specie di *Pinguicula*, caratterizzate sia dal punto di vista geografico-geologico, sia da quello delle specie co-occorrenti, sia infine dal chimismo dei suoli in cui si trovano le pinguicole. La preferenza ecologica delle popolazioni esaminate nelle varie stazioni sarà anche indagata tramite misure morfometriche per capire se vi sono differenze nei parametri vegetativi o riproduttivi in grado di rispondere a diverse condizioni ambientali.



Fig. 1.3.1: *Pinguicula arvetii*

Inoltre nell'ambito di questo studio ci si propone di definire e dettagliare l'areale di *Pinguicula arvetii* Genty (figg. 1.3.1, 1.4.2 e 1.4.3), specie di recente riconoscimento (Kerguelen, 1993), e nel contempo, attraverso l'analisi ecologica del suo ambiente di vita, definirne i valori degli Indicatori Ecologici di Ellenberg (Ellenberg's Indicator Values), attualmente mancanti per questa specie.

Nel valutare la risposta dei parametri biologici rispetto a quelli ecologici esaminati si vuole anche verificare se parametri riproduttivi quali la dimensione del fiore siano indipendenti dalle condizioni stazionali e quindi esclusivamente determinati geneticamente o se le condizioni ambientali di crescita possano esercitare degli effetti anche su questi parametri, come osservato ad esempio sui fiori del rosmarino (Herrera, 2005).

A completamento della tesi verranno descritte le caratteristiche istologiche di radici e foglie di *Pinguicula arvetii* e *P. vulgaris* (fig. 1.3.2) a confronto con radici di piante non carnivore viventi nello stesso luogo, relativamente ad alcuni siti visitati. Tale indagine è volta ad individuare differenze anatomiche nei tessuti delle radici delle piante carnivore esaminate rispetto alle non carnivore

condividenti lo stesso habitat che possano portare un contributo alla comprensione della strategia scelta dalle piante carnivore in alternativa alle specie non carnivore.

Oltre alle foglie, infatti, anche le radici di queste piante sono state studiate in precedenza, soprattutto dal punto di vista funzionale. Adamec (2002) ha preso in considerazione come l'assorbimento fogliare possa stimolare l'assorbimento di nutrienti da parte delle radici; in un successivo lavoro lo stesso Adamec (2005) ha potuto dimostrare, analizzando gli aspetti ecofisiologici legati ai flussi di ossigeno, tassi respiratori e fenomeni essudativi, come le radici delle piante carnivore analizzate siano molto attive e perfettamente adattate a contrastare l'anossia dei suoli saturi d'acqua in cui vivono.

Brewer *et al.* (2011), analizzando la densità delle radici delle piante carnivore viventi in ambienti umidi mediante picnometro hanno messo in evidenza l'assenza di cavità nelle radici delle piante carnivore dei generi *Drosera*, *Pinguicula*, *Sarracenia* e *Utricularia* rispetto a quelle delle piante non carnivore; tale studio è teso a dimostrare come la carnivoria possa essere considerata come un adattamento all'eccesso di acqua piuttosto che alla povertà di nutrienti. Quilliam & Davey, 2012 hanno studiato i rapporti simbiotici fra microorganismi del suolo e radici; poche attenzioni tuttavia sono state dedicate agli aspetti anatomo-istologici. Relativamente al genere *Pinguicula* Adlassnig *et al.*, 2004 descrivono l'anatomia delle radici delle carnivore riportando come l'adattamento ecologico alla deficienza di ossigeno in alcune piante carnivore si rifletta sull'anatomia delle loro radici. Stânescu & Toma, 2007 hanno descritto invece l'aspetto isto-anatomico di foglie, scapi e radici di *Pinguicula alpina* e *P. moranensis*.

Gli obiettivi della ricerca sono pertanto sinteticamente riassumibili nelle seguenti domande:

1. Le preferenze ecologiche delle specie considerate sono diverse? Se sì l'habitat che ne risulta può essere utile per predire la loro distribuzione e la loro identificazione in campo in condizioni di sviluppo fenologico non ottimale?
2. E' possibile definire i valori degli Indicatori Ecologici di Ellenberg (Ellenberg's Indicator Values - EIV), attualmente mancanti per *P. arvetii*, basandoci sui dati raccolti in campo?
3. Ci sono differenze significative in alcuni parametri vegetativi e riproduttivi tra le diverse popolazioni di ogni specie e se sì, sono correlabili con le differenti condizioni dell'habitat?
4. Le differenze nelle dimensioni dei fiori fra siti sono da considerarsi tratti esclusivamente genetici o sono, almeno parzialmente, condizionate dalle caratteristiche dell'habitat?
5. Le osservazioni anatomo-istologiche effettuate sulle radici di piante carnivore e non carnivore condividenti il medesimo habitat possono fornire indicazioni utili per effettuare nuove ipotesi sul ruolo della carnivoria?

Per rispondere a queste domande si è ritenuto di procedere con le modalità di seguito descritte, qui riassunte nelle seguenti fasi di lavoro:

1. definizione delle specie di *Pinguicula* da studiare e reperimento delle informazioni utili per il riconoscimento delle differenti specie di *Pinguicula* e per la localizzazione delle stazioni di presenza delle specie;
2. rilievi stazionali relativi a tutti i parametri topografici, fisico-chimici ed ecologici ritenuti utili al fine di delineare l'habitat delle specie;

3. raccolta dati relativi ai parametri morfometrici utili per la distinzione in campo delle specie di *Pinguicula* rilevate e per la definizione delle condizioni migliori di crescita;
4. analisi dei raggruppamenti floristici utili alla definizione dei differenti micro-habitat di *Pinguicula*;
5. analisi statistica univariata finalizzata ad evidenziare differenze morfometriche ed ecologiche delle differenti specie considerate;
6. analisi multivariata utile a evidenziare le componenti ecologiche e morfometriche in grado di spiegare la variabilità fra le diverse specie.



Fig. 1.3.2: *Pinguicula vulgaris*.

1.4 DESCRIZIONE DELLE SPECIE IN STUDIO

Le specie del genere *Pinguicula* considerate nell'ambito di questo lavoro sono:

- *Pinguicula arvetii*
- *Pinguicula vulgaris*
- *Pinguicula mariae*
- *Pinguicula poldinii*

Oltre a queste sono riportate limitate osservazioni su *P. reichenbachiana*.

E' necessario precisare che le quattro specie indagate appartengono a due gruppi distinti, che vivono in habitat separati dal punto di vista geografico e delle caratteristiche stazionali: le prime due sono rinvenibili in ambienti diversificati, generalmente umidi, dell'arco alpino (*P. arvetii* e *P. vulgaris*) e nord appenninico (*P. vulgaris*), mentre le ultime due sono specie stenoece che appartengono al gruppo di *P. reichenbachiana* con cui condividono la stessa tipologia di habitat, le rocce stillicidiose calcareo-dolomitiche delle Alpi Apuane (*P. mariae*) e delle Prealpi Carniche e del Parco Nazionale Dolomiti Bellunesi (*P. poldinii*).

La distinzione su base morfologica e cromatica delle specie del genere *Pinguicula* non è sempre agevole. Infatti Casper (1966, 1972), Pignatti (1982), ai quali si rimanda, fondano le differenze fra le diverse specie oltre che sulla colorazione della corolla, sulle sue dimensioni

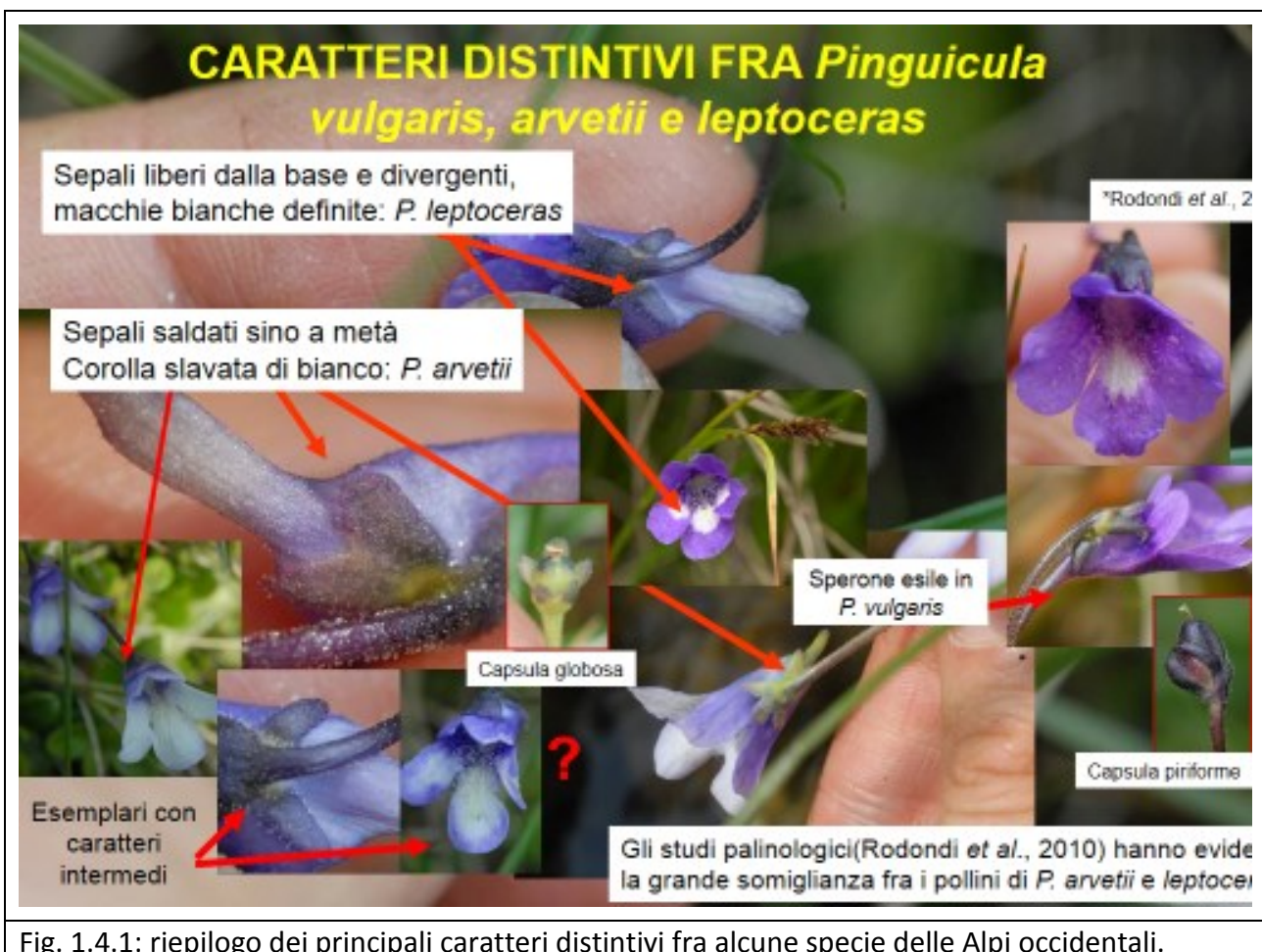


Fig. 1.4.1: riepilogo dei principali caratteri distintivi fra alcune specie delle Alpi occidentali.

longitudinali, forma e dimensioni dello sperone, sulla forma, portamento e sovrapposizione dei lobi dei petali e sul calice. Si riporta in Fig. 1.4.1 una tavola guida riepilogativa dei caratteri utili per il riconoscimento di *P. vulgaris*, *P. arvetii* e *P. leptoceras*.

Per quanto riguarda *P. mariae* e *P. poldinii* vengono qui riepilogati i caratteri indicati dalla letteratura (Casper, 1972; Casper & Steiger, 2001; Ansaldo & Casper, 2008); in particolare *P. mariae* differisce da *P. reichenbachiana* per le foglie più brevi, senza una foglia di maggiori dimensioni, i lobi inferiori della corolla interi e non o appena toccanti e per una macchia a goccia sul petalo centrale in prossimità della fauce ed una macchia bianca poco definita sui due petali laterali; *P. mariae* differisce invece da *P. poldinii* per il portamento delle foglie, appressato al suolo, di consistenza non coriacea e per il lobo centrale inferiore della corolla portante una macchia bianca non venata di porpora come si verifica invece in *P. poldinii*. Queste striature, caratteristiche di *P. poldinii*, la distinguono, insieme alla rosetta omofilla, al portamento non eretto delle foglie, solo 3-4 volte più lunghe che larghe, anche da *P. reichenbachiana*. I due gruppi fra loro sono poi distinguibili, secondo quanto riportato dagli autori citati prevalentemente per le dimensioni maggiori dei fiori e degli speroni di *P. mariae*, *P. poldinii* e *P. reichenbachiana*, rispetto alle altre specie europee del genere *Pinguicula*. *P. reichenbachiana* inoltre è fra queste specie l'unica a presentare una rosetta fogliare di tipo eterofillo, cioè con una foglia decisamente più lunga delle altre.

Pur rivelandosi efficaci tali criteri nella maggior parte dei casi, si possono tuttavia incontrare esemplari con caratteri intermedi fra quelli descritti che suscitano perplessità nell'osservatore e sarebbe pertanto utile individuare altri criteri distintivi che rendano più agevole la loro distinzione, anche nei periodi non favorevoli dal punto di vista fenologico; inoltre non si conosce la loro ecologia di dettaglio, che permetterebbe di prevedere a priori la presenza di queste specie. Recentemente diverse popolazioni italiane di *Pinguicula vulgaris* sono state distinte, prevalentemente su base morfologica, in nuove specie o varietà. *Pinguicula reichenbachiana* J. Schindl., considerata in passato una sottospecie di *Pinguicula longifolia* (Casper, 1972) si è rivelata essere, in base a studi su base genetica e morfologica (Cieslak *et al.*, 2005), molto più affine a *Pinguicula leptoceras* che alle altre sottospecie di *Pinguicula longifolia*.

Fra le specie da studiare è stata scelta *Pinguicula vulgaris*, nonostante sia una specie già molto studiata per queste ragioni:

- relativamente a questa specie sono state molto studiate soprattutto le funzionalità metaboliche della carnivoria in relazione alle dimensioni delle piante e all'avvio del processo di fioritura principalmente nel nord dell'Europa (Aldenius, 1983; Heslop, 1981; Karlsson *et al.*, 1984; Karlsson, 1988; Karlsson *et al.*, 1991, 1996), mentre vi è scarsità di informazioni sulla sua ecologia, soprattutto per quanto riguarda l'Italia, anche in relazione alla scoperta in tempi recenti di molte nuove specie in passato considerate tutte appartenenti a *P. vulgaris* (Conti, 2006; Peruzzi, 2013);
- proprio in ragione della sua ampia tolleranza ecologica la si ritiene specie utile per il confronto ecologico con specie ad areale più ristretto, in particolare *P. arvetii* che, sulle Alpi occidentali talvolta condivide il medesimo habitat.

Proprio relativamente a *Pinguicula arvetii* P.A. Genty (1891) occorre aprire una parentesi. La definizione di *P. arvetii* come specie a se stante è stata acquisita solo in tempi e la sua distribuzione è poco nota: *Pinguicula arvetii* (figg. 1.3.1, 1.4.2 e 1.4.3) era ritenuta infatti, sino a pochi anni fa, specie limitata al versante francese del Monviso.










		
<i>Pinguicula alpina</i>	<i>Pinguicula mariae</i>	<i>Pinguicula vulgaris</i>
		
<i>Pinguicula leptoceras</i>	<i>Pinguicula reichenbachiana</i>	<i>Pinguicula poldinii</i>
		
<i>Pinguicula grandiflora</i> ssp. <i>grandiflora</i> (sinistra) e <i>Pinguicula grandiflora</i> ssp. <i>rosea</i> (al centro)		<i>Pinguicula arvetii</i>

Fig. 1.4.2: le specie di *Pinguicula* presenti sulle Alpi

Venne descritta per la prima volta da Arvet-Touvet (1873), con il nome di *Pinguicula variegata*: “Le sue foglie sono molto piccole, circa della dimensione e della forma di quelle di *Pinguicula alpina*; la corolla benché piccola è panciuta, in modo simile a *Pinguicula grandiflora*; i lobi del labbro superiore sono circa tanto larghi quanto lunghi, quelli del labbro inferiore sono largamente obovati e si sovrappongono ai bordi; lo sperone è esile, acuto e nel prolungamento della

corolla, di dimensioni non superiori alla metà della lunghezza di questa; fiori violetti slavati di bianco". Arvet-Touvet inviò alcuni esemplari di questa specie a Genty il quale alcuni anni dopo (Genty, 1891) rispose con una pubblicazione correggendo il nome attribuitogli in quanto già appartenente ad una specie artica e ribattezzandola con il nome attuale; precisò inoltre che questa specie, pur assomigliando molto a *Pinguicula corsica*, di cui rappresenterebbe una variante continentale se ne distingua per lo sperone non esile e acuto. La specie, spesso confusa o considerata come sottospecie o varietà di *Pinguicula leptoceras* è riabilitata da Kerguèlen (1993). Viene descritta per le Alpi francesi sud-orientali (Chas, 1994; Chas *et al.*, 2006; Aeschimann *et al.*, 2004) e viene trovata per la prima volta in Italia (Pascal *et al.*, 2008) in Val Pellice (TO) e successivamente in Val Varaita, (CN), in Valle di Viù (Masserano & Vai, 2011) e in Valle Orco, Verdassa, Soana e Campiglia (Pinzaru, 2011), Val Sangone (Zaccara Bertolini *et al.*, 2013).

Né gli studi filogenetici (Cieslak *et al.*, 2005), né quelli genetici sinora condotti (Casper & Stimper, 2009) considerano *Pinguicula arvetii*; di questa specie vengono invece messi a confronto i granuli pollinici con quelli delle altre specie, in particolare di *Pinguicula leptoceras* (Rodondi *et al.*, 2010); su base morfometrica i granuli pollinici di *Pinguicula arvetii* non risultano significativamente diversi da quelli di *Pinguicula leptoceras*; questo studio mette pertanto in dubbio l'autonomia di questa specie. *Pinguicula arvetii* viene tuttavia recepita dalla recente Flora gallica (Legendre, 2014).



Fig. 1.4.3: visione frontale e laterale di *Pinguicula arvetii*; sotto dettagli dello sperone e dello scudetto del calice; si può osservare come i sepali siano paralleli e fusi sino a circa metà, carattere che la distinguerebbe da *Pinguicula leptoceras* in cui sono liberi dalla base e divergenti.



2. MATERIALI E METODI

2.1 AREA DI STUDIO

La scelta dell'area di studio è stata primariamente condizionata dalla presenza di specie presenti in stazioni localizzate e rappresentate, sulle Alpi occidentali principalmente da *Pinguicula arvetii* e negli altri settori indagati da *Pinguicula poldinii* e *P. mariae*.

I campionamenti effettuati provengono pertanto da un areale molto vasto (**appendice1_elencostazioni.xls**), comprendente l'arco alpino occidentale e orientale, e l'appennino settentrionale (fig. 2.1.1). In particolare possiamo distinguere due gruppi di campionamenti

- Campionamenti su specie di *Pinguicula* presenti in habitat diversificati delle Alpi occidentali (*Pinguicula arvetii* e *P. vulgaris*), circoscritti in fig. 2.1.1 da un cerchio azzurro
- Campionamenti su specie di *Pinguicula* viventi su rocce stillicidiose calcareo-dolomitiche: *P. mariae*, delimitata in fig. 2.1.1 da un'ellisse gialla, *P. poldinii* delimitata da un'ellisse arancio e *Pinguicula reichenbachiana*, delimitata da un'ellisse bianca (quest'ultima specie è stata campionata, ma i dati non vengono presentati in quanto provenienti da due soli siti; sono tuttavia presenti in **appendice2_rilfloristici.xls**).



Fig. 2.1.1: aree geografiche rilevate

Per il primo gruppo i campionamenti relativi a *Pinguicula arvetii* hanno interessato le valli del Queyras, nelle Alpi sudoccidentali francesi, la Val Varaita (Colle dell’Agnello e Vallone del rio Vallanta) e la valle del Po (Pian del Re nel gruppo del Monviso), in provincia di Cuneo, la Val Sangone (Vallone della Balma, del Sangonetto, della Roussa e del Ricciavrè) e la Valle Soana (S. Besso) in provincia di Torino, regione Piemonte. I campionamenti relativi a *Pinguicula vulgaris*, specie ad ampia distribuzione, sono stati limitati alla provincia di Torino in Val Sangone (Vallone della Balma, del Sangonetto, della Roussa e del Ricciavrè) e nella Valle della Dora Riparia (Colle delle Finestre, Susa), regione Piemonte. Per quanto riguarda il secondo gruppo i campionamenti di *Pinguicula reichenbachiana* sono stati effettuati sulle Alpi liguri, in comune di Castelvechio di Rocca Barbena (SV). I campionamenti relativi a *Pinguicula mariae* sono avvenuti in Toscana, nelle Alpi Apuane che, a dispetto del nome, sono parte dell’Appennino settentrionale, in tre località: Monte Procinto (fig. 2.1.2), nel comune di Stazzema, Isola Santa in comune di Careggine e presso la diga di Trombacco sul fiume Turrte di Galliciano, tutti ricadenti nella provincia di Lucca. I rilievi relativi a *Pinguicula poldinii* sono avvenuti in Friuli, nelle prealpi Carniche in Val d’Arzino (PN), tributario del Tagliamento e nel Veneto in Val Lamen (Feltre – BL) e nel comune di Cismon del Grappa (VI). I riferimenti precisi delle stazioni comprensivi delle coordinate geografiche sono consultabili in **appendice1_elencostazioni.xls**.

L’estensione altitudinale complessiva dei rilievi è compresa fra 300 e 1000 m s.l.m per *P. mariae* e *P. poldinii* e tra 940 e 2.420 m s.l.m per *P. vulgaris* e *P. arvetii*; l’arco temporale di indagine in campo è compresa fra il 27/5/2012 e il 24/4/2014.

Per la localizzazione delle specie si è fatto ricorso ad informazioni contenute nelle pubblicazioni su riviste locali, ed alle comunicazioni verbali di floristi e botanici; un notevole aiuto è stato fornito dal personale del Parco Naturale Regionale Alpi Cozie, (Parco Orsiera-Rocciavrè, Chianocco, Salbertrand) e Parco Nazionale del Gran Paradiso (Laura Poggio, comunicazione personale) che hanno permesso il rinvenimento di un gran numero di stazioni sulle Alpi occidentali.

Per i campionamenti relativi alle Alpi orientali informazioni sull’ubicazione delle stazioni di *Pinguicula poldinii* sono state fornite dal Parco Nazionale delle Alpi Bellunesi, mentre per quanto riguarda *Pinguicula mariae* le indicazioni sono stata gentilmente date da Maria Ansaldi dell’Università di Pisa, purtroppo mancata improvvisamente nel corso di questo dottorato.



Fig. 2.1.2: le pareti stillicidiose del Monte Procinto (LU), dove sono avvenuti alcuni rilievi relativi a *P. mariae*.

2.2 CARATTERISTICHE GEOLOGICHE E LITOLOGICHE

Nell'ambito della vasta area in cui si sono svolte le ricerche è possibile definire alcuni ambiti geo-litologici, che accomunano stazioni anche molto distanti. Infatti la quasi totalità dei campionamenti è stata effettuata in due condizioni ben definite:

- Le stazioni nelle Alpi occidentali appartengono alle rocce metamorfiche del dominio Pennidico, ed in particolare al complesso dei Calcescisti e pietre verdi", che corrisponde al residuo dell'antico oceano Ligure-Piemontese ed alla sua copertura sedimentaria (fig. 2.2.1).
- Le rimanenti stazioni sono state osservate in rocce calcaree e dolomitiche; per *P. poldinii*, tutte le stazioni sono dolomitiche ed appartengono alla formazione triassica della Dolomia Principale (Norico).

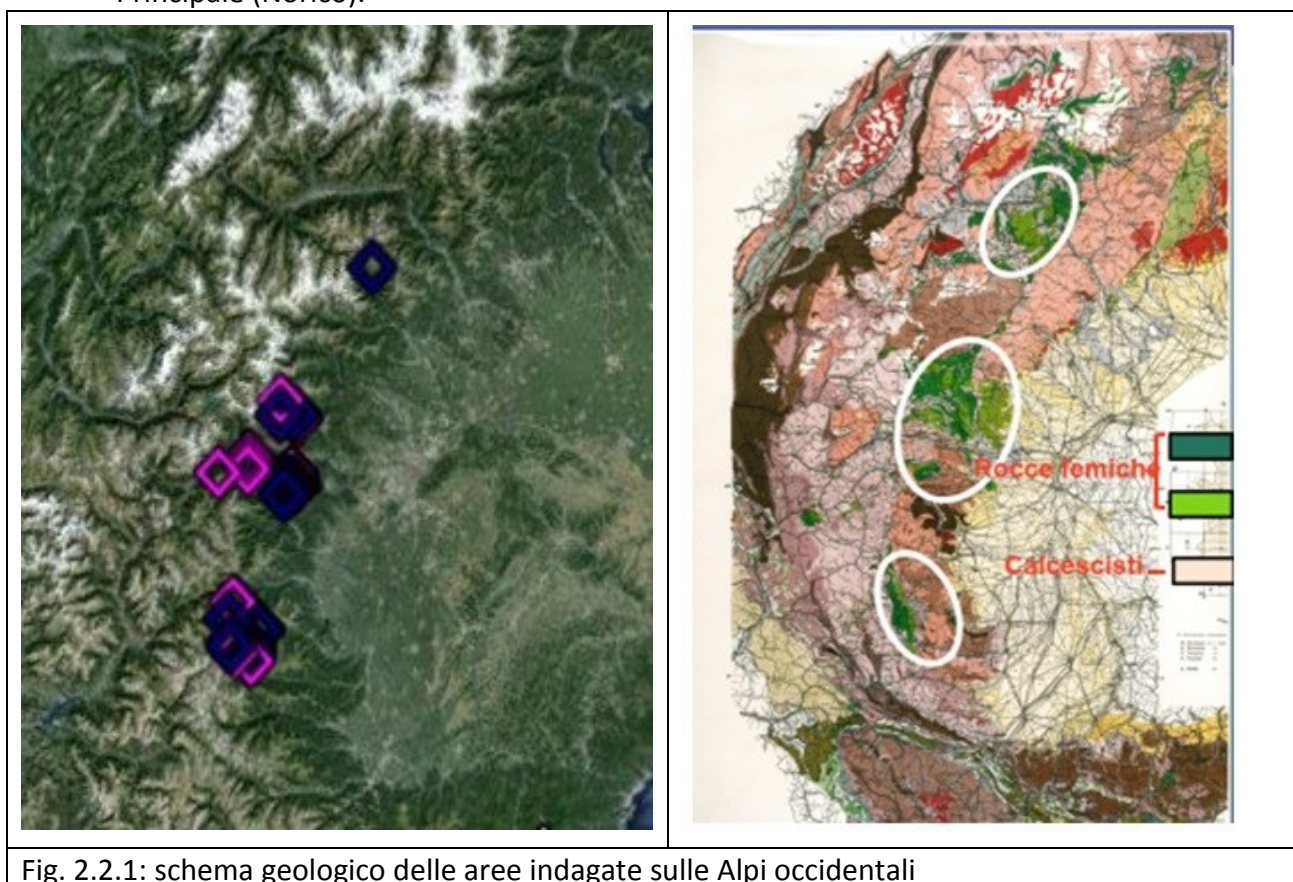


Fig. 2.2.1: schema geologico delle aree indagate sulle Alpi occidentali

Il termine "Calcescisti e pietre verdi" comprende al suo interno rocce con caratteristiche chimico-fisiche molto diverse, accomunate da una origine geodinamica comune. Il termine calcescisti è un termine formazionale e corrisponde al prodotto metamorfico della copertura sedimentaria delle ofioliti dell'oceano ligure piemontese. Questa copertura, in analogia con quanto si osserva attualmente nelle aree di crosta oceanica, è costituita da micascisti carbonatici, contenenti minerali silicatici, come la muscovite $[KAl_2AlSi_3O_{10}(OH)_2]$ ed il quarzo (SiO_2), coesistenti con il carbonato di Ca o di Ca e Mg $[CaCO_3, CaMg(CO_3)_2]$. Si tratta di una formazione molto eterogenea, che al suo interno comprende livelli localmente più ricchi in carbonato ed altri più silicatici, che danno al substrato caratteristiche molto differenti. A differenza di quanto si osserva nelle sequenze sedimentarie non metamorfiche delle Alpi nel dominio elvetico delfinese delle Alpi o nelle Alpi meridionali dolomitiche, l'intensa deformazione delle rocce ha mascherato gli originali contatti stratigrafici, per cui le zone più ricche in carbonato di Ca o in silicati sono difficilmente cartografabili e vanno identificate con l'osservazione sul terreno. In alcune stazioni di campionamento (Colle delle Finestre, Lac Egorgeou) i calcescisti sono così ricchi in carbonato di

calcio da essere di fatto assimilabili a calcari. L'eterogeneità osservata corrisponde ad una eterogeneità nelle sequenze sedimentarie originarie. Sul fondale e sul margine dell'oceano ligure piemontese giurassico si depositavano argille, marne o calcari, che sottoposte a metamorfismo sono state trasformate durante l'orogenesi alpina rispettivamente in micascisti, micascisti carbonatici o calcari. Le suddette sequenze si trovano esposte non metamorfosate nell'appennino ligure.

Le pietre verdi rappresentano invece il residuo dell'antico oceano Ligure-Piemontese, costituito da un insieme di rocce basiche ed ultrabasiche trasformate dal metamorfismo. L'insieme si definisce più comunemente come ofioliti. Anche in questo caso si osserva una eterogeneità litologica. Le rocce derivate dalla fusione parziale del mantello sottostante, che costituiscono la vera e propria crosta oceanica erano gabbri, se intrusivi, e basalti se effusivi. I derivati metamorfici che si osservano sono i metagabbri, in cui si mantiene la tessitura originaria, prasiniti, in cui la tessitura originaria è scomparsa, ed eclogiti che si formano ad elevata pressione. Dal punto di vista del substrato vi sono poche differenze tra metagabbri, eclogiti e prasiniti: si tratta di rocce silicee ferromagnesiache, relativamente povere in K e Na. La presenza di silicati e l'assenza di carbonati rendono acido il suolo che si forma su questo substrato.

La porzione di mantello sottostante, da cui gabbri e basalti ebbero origine, era costituita da rocce di tipo peridotitico, costituite da olivina $[(Mg,Fe)_2SiO_4]$ e pirosseno $[(Ca, Mg, Fe)SiO_3]$, relativamente povere in silice, ma anche quasi completamente prive di carbonato. Tali rocce si sono trasformate in serpentiniti, rocce metamorfiche costituite essenzialmente da serpentino $[Mg_3Si_2O_5(OH)_2]$ e magnetite (Fe_3O_4) . Nelle serpentiniti i minerali nutrienti come P e K sono quasi assenti, e provengono essenzialmente dalla decomposizione organica. Inoltre si osserva una discreta concentrazione di metalli, tossici in quantità elevate, quali Ni e Cr. Per tale ragione in zone con substrato serpentinitico o più in generale ultrafemico si osserva una flora più povera ed in genere specializzata (Nagy & Proctor, 1997; D'Amico *et al.*, 2009). Le serpentiniti sono costituite da silicati, ma hanno un contenuto in silice inferiore a quello dei metagabbri. Inoltre in condizioni metamorfiche i minerali che le costituiscono subiscono il fenomeno della carbonatazione, cioè la reazione con CO_2 per la formazione di vene di carbonati di Ca, Mg o Fe. Per tali ragioni ci si può aspettare che un suolo formato sulle serpentiniti sia meno acido di quello sui metagabbri.

La seconda categoria di stazioni, molto disarticolata spazialmente, ma omogenea come litologia, è costituita principalmente dalle rocce dolomitiche mesozoiche, su cui sono state campionate alcune specie caratteristiche di stillicidio, con areali disgiunti e molto localizzati. Le varie stazioni di *Pinguicula poldinii* (fig. 2.2.2) affiorano tutte all'interno di un'unica formazione dolomitica, la cosiddetta Dolomia principale, di età norica (piano del Triassico), corrispondente a deposizioni in ambiente di scogliera corallina in mare caldo. I coralli in carbonato di Ca ($CaCO_3$) sono trasformati per interazione con l'acqua marina in dolomite $[CaMg(CO_3)_2]$, dando origine alla dolomia.

La deposizione della dolomia principale è avvenuta per una notevole estensione spaziale. Nelle Alpi Apuane la stessa formazione è stata soggetta a metamorfismo, con una ricristallizzazione della dolomite in cristalli di maggiore dimensione, e viene chiamata localmente "Grezzoni", costituendo il substrato per alcune stazioni di *Pinguicula mariae* (fig. 2.2.3) studiate. Nella Liguria occidentale, fortemente deformata dalla tettonica alpina ed all'interno del dominio Pennidico, la dolomia del norico diventa la formazione della Dolomia di San Pietro dei Monti, sempre con la stessa età e condizioni deposizionali.

E' evidente che pur trattandosi di località molto distanti geograficamente l'omogeneità litologica porta ad una relativa omogeneità nel substrato. L'omogeneità è solo relativa, in quanto

nelle differenti sequenze stratigrafiche si possono avere *facies* più o meno calcaree, che come si vedrà, possono influenzare il chimismo del suolo.

Si deve infine ricordare che vi sono alcuni casi di stazioni su morena o su aree detritiche, in cui non è stato possibile identificare in campo il substrato in modo univoco. L'attribuzione è avvenuta pertanto successivamente alle analisi chimiche. I dati relativi alla litologia dei siti è rinvenibile in **appendice2_rilfloristici.xls**.



Fig. 2.2.2: stazione a *P. poldinii*



Fig. 2.2.3: stazione a *P. mariae*

2.3 NOTE CLIMATOLOGICHE DELL'AREA IN STUDIO

La maggior parte delle stazioni di *Pinguicula* sono collocate in Piemonte (Alpi occidentali), nella fascia altimetrica compresa fra le isoipse 1.000 ÷ 2.500 m s.l.m. Si è pertanto ritenuto di rappresentare i regimi termici medi mensili di tali limiti, utilizzando, quale riferimento di base, quello rappresentativo della pianura piemontese (fig. 2.3.1).

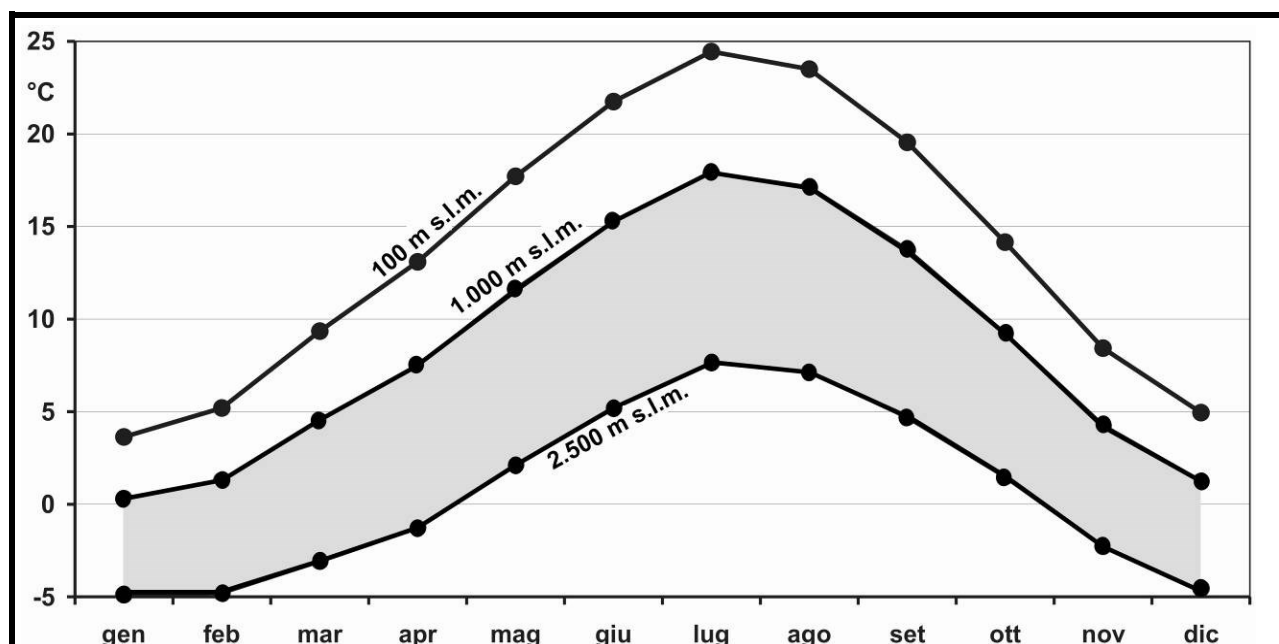


Fig. 2.3.1 - Regimi termici medi mensili [°C] rappresentativi delle altitudini di 100 m s.l.m. (riferimento di base della pianura piemontese) e dei limiti altitudinali inferiore (1.000 m s.l.m.) e superiore (2.500 m s.l.m.) della fascia altimetrica delle Alpi occidentali ove sono ubicate le stazioni di *Pinguicula*. Periodo di osservazione 1951 ÷ 2010 (60 anni).

Altitudine (m s.l.m.)	gen	feb	mar	apr	mag	giu	lug	ago	set	ott	nov	dic	Temperatura media annua (°C)
100	3,6	5,2	9,3	13,1	17,7	21,7	24,5	23,5	19,5	14,2	8,4	4,9	13,8
1.000	0,3	1,3	4,5	7,5	11,6	15,3	17,9	17,1	13,7	9,2	4,2	1,2	8,6
2.500	-4,9	-4,8	-3,1	-1,3	2,1	5,2	7,7	7,2	4,7	1,5	-2,3	-4,5	0,6

I valori sono stati ricavati secondo una procedura proposta da Boano & Perosino (2013) che hanno elaborato i gradienti termici medi mensili relativi al territorio piemontese sulla base dei dati disponibili per oltre 80 stazioni termometriche per un intervallo comune di 50 anni. Tali gradienti sono stati quindi applicati ai valori medi mensili di alcune stazioni significative (Torino, 238 m s.l.m.; Cuneo, 565 m s.l.m.; Oropa, 1.180 m s.l.m) per il periodo di osservazione 1951 ÷ 2010 (60 anni). I risultati sono esposti in fig. 2.3.1.

Dall'esame dell'area vasta interessata dalle ricerche condotte in campo e considerando l'andamento delle isoiete medie annue, risulta una distribuzione delle precipitazioni medie annue piuttosto variabile, compresa nell'intervallo tra 900 mm (valore minimo riscontrabile in val di Susa ed in val Sangone) e 1.300 mm (valore massimo riscontrabile nelle valli di Lanzo).

L'analisi delle distribuzioni percentuali dei totali medi mensili rispetto a quelli annui condotta su 13 stazioni pluviometriche che hanno operato nel territorio delle Alpi occidentali e limitatamente

all'area interessata dallo studio su *Pinguicula*, ha permesso di rappresentare il regime pluviometrico dell'area vasta di interesse (fig. 2.3.2), caratterizzato da due massimi più o meno equivalenti nelle stagioni intermedie e due minimi rispettivamente in estate e, leggermente inferiore, in inverno.

Il minimo pluviometrico estivo si verifica in luglio, in concomitanza con il massimo termico; tuttavia le situazioni di deficit idrici in grado di condizionare in modo evidente la vegetazione sono poco frequenti, con frequenza di superamento del 20 % (su tutto il periodo di osservazione solo nel 20% dei casi si è avuta una siccità, cioè scarse precipitazioni e alte temperature, superiore alla media); le medie mensili più basse sfiorano i 50 mm, mentre le temperature non superano i 18 °C.

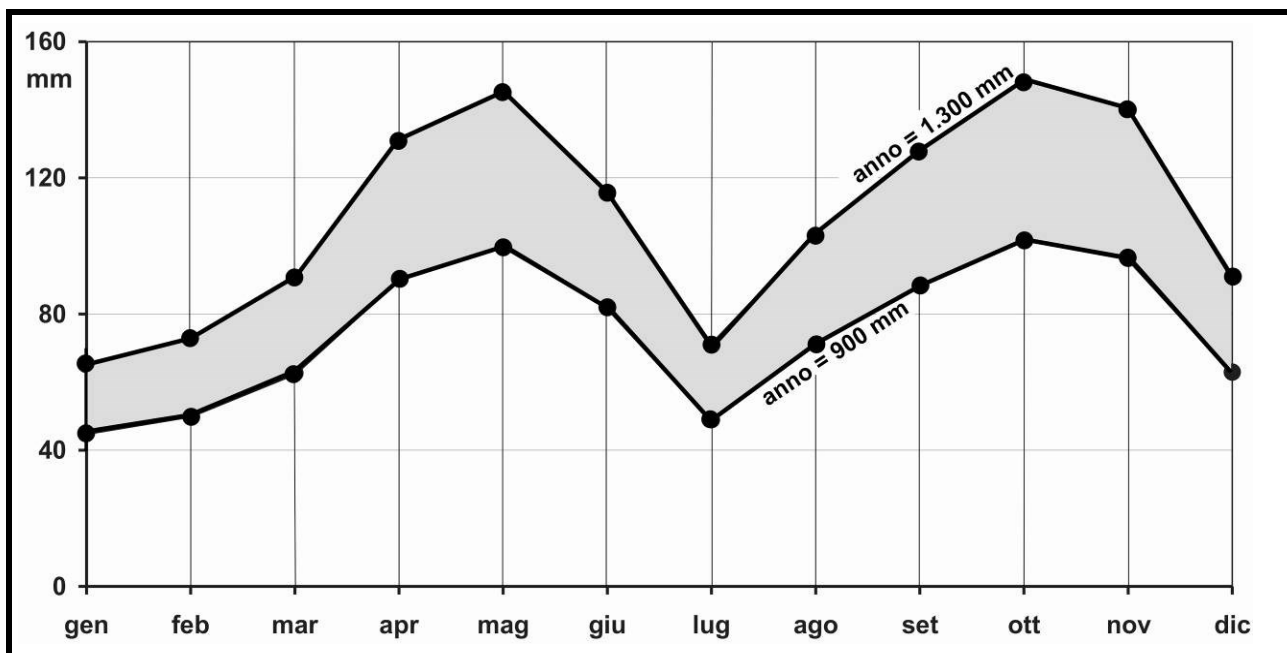


Fig. 2.3.2 - Regime pluviometrico medio mensile [mm] tipo "sub-litoraneo alpino" (MENNELLA, 1967) con distribuzione nell'anno in funzione dell'intervallo pluviometrico medio annuo pari a 900 ÷ 1.300 mm rappresentativo delle Alpi occidentali ed in particolare dell'insieme delle vallate di rinvenimento delle stazioni di *Pinguicula*. Periodo di osservazione 1951 ÷ 2010 (60 anni).

gen	feb	mar	apr	mag	giu	lug	ago	set	ott	nov	dic	Precipitazione media annua (mm)
45	50	63	90	100	82	49	71	88	102	96	63	900
65	73	91	131	145	115	71	103	128	148	140	91	1.300

Altre stazioni di rilevamento (seppure meno numerose) sono collocate sulle Alpi orientali, sulle Alpi Apuane e sull'appennino ligure occidentale. Rispetto al clima generale di tali aree si possono esprimere alcune considerazioni di confronto rispetto a quanto sopra brevemente descritto sulle Alpi occidentali.

Un primo aspetto riguarda la temperatura dell'aria. Nelle Alpi orientali, maggiormente esposte alle correnti di origine Nord-orientale o più francamente orientali, risultano valori leggermente inferiori, anche per conseguenza di gradienti termici verticali leggermente più pronunciati; in sintesi i principali limiti climatici altitudinali risultano di 200/300 m più bassi; per esempio il limite climatico dello zero termico medio mensile di gennaio che nelle Alpi occidentali si

colloca mediamente a circa 600 m s.l.m., nelle Alpi orientali esso scende a quote intorno ai 400 m s.l.m. La temperatura media annua rappresentativa della quota 1.000 m risulta 7/8 °C.

Al contrario, nelle Alpi Apuane e nell'Appennino ligure si ha un incremento dei limiti climatici altitudinali di quasi 200 m a causa di una maggiore esposizione alle correnti meridionali; inoltre, quale effetto di volano termico dovuto alla presenza del mare, i valori minimo e massimo medi mensili si collocano rispettivamente in febbraio ed in agosto, cioè nei mesi successivi a quelli caratteristici delle aree continentali (Alpi e tutta la pianura padana). La temperatura media annua rappresentativa della quota 1.000 m risulta 9/10 °C.

Per quanto attiene le precipitazioni le Alpi orientali costituiscono una delle aree più piovose in Italia, con valori annui che superano frequentemente i 2.000 mm; soprattutto merita mettere in evidenza la forma del regime pluviometrico (regime del triveneto secondo Mennella, 1967), caratterizzato da un massimo che si estende a due stagioni consecutive, estate ed autunno, talvolta già partendo dalla primavera; risulta un unico evidente minimo invernale. Raramente nelle Alpi occidentali si hanno piogge estive, e quando ci sono, sono scarse; nelle Alpi orientali invece le piogge estive sono abbondanti; le Alpi Apuane e tutto l'Appennino ligure (900/1.000 mm/anno sopra Albenga e valori superiori e crescenti con l'altitudine nell'alta Versilia, fino a superare i 2.000 mm/anno) sono aree che, su scala di tempo annuale, sono anche più piovose rispetto alle Alpi occidentali, ma in estate cade uno spiccato minimo annuale (principale), con conseguente scarso apporto idrico meteorico proprio in concomitanza con le temperature più elevate, fino a determinare, nella fascia altimetrica inferiore a 1.000 m s.l.m., frequenti situazioni di deficit idrico anche piuttosto evidenti, soprattutto sui versanti più esposti, in particolare sull'Appennino ligure, un po' meno pronunciati sulle Alpi Apuane; le precipitazioni sono invece particolarmente abbondanti nella restante parte dell'anno con una leggera prevalenza in autunno ed in parte nell'inverno.

2.4 DATI STAZIONALI E CAMPIONAMENTI

Per ogni stazione rilevata (85 stazioni complessivamente) sono stati raccolti sia dati stazionali (topografici e geolitologici), fisico-chimici relativi alla misurazione in campo della conducibilità del pH dell'acqua che dati pedologici (ottenuti mediante analisi chimiche dei suoli) che floristici (figg. 2.4.1 e 2.4.2; **appendice2_rilfloristici.xls**).



Fig. 2.4.1: misurazione in campo del pH del suolo con pHmetro di Hellige; il valore viene successivamente verificato in laboratorio



Fig. 2.4.2: plot di campionamento di *Pinguicula* mediante quadrante cm 50 x 50.

2.4.1 DATI LITOLOGICI

Durante il rilievo in campo, sulla base del riconoscimento visivo della litologia e con l'ausilio delle carte geologiche è stata annotata la relativa litologia della stazione esaminata. Tuttavia in alcuni casi, in cui la litologia era costituita da substrati misti, talvolta detritici, si è rimandata la definizione esatta della stessa all'effettuazione delle analisi chimiche, grazie alle quali è stata possibile l'assegnazione ad una determinata categoria in modo univoco (**appendice2_rilfloristici.xls**).

2.4.2 DATI TOPOGRAFICI

In ogni sito di campionamento sono state scattate fotografie e rilevati o misurati i seguenti parametri topografici: altimetria, esposizione, inclinazione, coordinate geografiche in WGS, facendo uso di altimetro, bussola, clinometro e GPS portatili (**appendice2_rilfloristici.xls**). I valori in gradi dell'esposizione sono stati convertiti in unità MEXPO secondo Storm (1996) (**appendice3_convexp.xls**),

2.4.3 RADIAZIONE POTENZIALE

I dati relativi ad esposizione e inclinazione (insieme a quelli relativi alla latitudine) sono stati utilizzati congiuntamente per ottenere la radiazione solare potenziale per ogni stazione, espressa in MJ/cm²/anno, secondo quanto proposto da McCune & Keon (2002) (**appendice4_potrad.xls**).

2.4.4 DATI PEDOLOGICI E IDROLOGICI

In ogni stazione visitata sono stati misurati i parametri fisici (conducibilità dell'acqua) e chimici (pH dell'acqua) utilizzando strumentazione portatile da campo (HD 9213-R1, Delta Ohm, Italy). E' stato raccolto, in ogni sito, un campione di suolo, nella zona della rizosfera di *Pinguicula*, al fine di determinarne, successivamente, in laboratorio, alcuni parametri quali: pH, contenuto di sostanza organica, e la concentrazione di alcuni elementi chimici (Fe, Mn, Ni, Cr, Ca, Mg, Na, K, P, N), con le modalità di seguito descritte. Le analisi del suolo raccolto sono state effettuate presso il laboratorio Chimico della Cascina Ambolana, dipartimento di Bioscienze; per quanto riguarda l'azoto totale sono state eseguite presso il Laboratorio di Geochimica isotopica del Dipartimento di Fisica e Scienze della Terra dell'Università di Parma (**appendice2_rilfloristici.xls**).

2.4.5 RACCOLTA E PREPARAZIONE DEI CAMPIONI DI SUOLO

La quantità di suolo prelevata è dipesa dal tenore di umidità e dalla quantità di sostanza organica presente: da 50 g a circa 200-300 g, nel caso dei suoli di torbiera. Ogni campione è stato posto in un sacchetto di plastica (fig. 2.4.8.4), numerato e sigillato. I campioni di suolo raccolti sul campo sono stati essiccati in stufa a 40°C per 24 ore (fig. 2.4.8.5), in modo da eliminare l'umidità residua; in seguito si è pestato delicatamente il suolo in un mortaio e si è allontanata l'eventuale materia organica grossolana (foglie, rametti, radichette). Ogni campione di suolo è stato setacciato (utilizzando un setaccio in acciaio con maglia da 1 mm fig. 2.4.8.6) e successivamente travasato in provette di plastica da 10 ml, tappate e numerate (fig. 2.4.8.7).

2.4.6 DETERMINAZIONE DEL PH DEL SUOLO

Per ciascun campione è stato misurato il pH mediante pHmetro ad elettrodo (modello Sample station SAM 90 Radiometer Copenhagen - fig. 2.4.8.8) aggiungendo 20 ml di acqua bidistillata a circa 0,5 g di suolo (vagliato e setacciato) in un becher posto su agitatore per due minuti (**appendice2_rilfloristici.xls**).

2.4.7 CALCOLO DELLA SOSTANZA ORGANICA

Si sono pesati con bilancia elettronica di precisione (fig. 2.4.8.9) circa 0,3 g di suolo di ogni campione. Tale suolo è stato trasferito in un crogiolo in ceramica numerato, posto in muffola (fig. 2.4.8.10) a 450°C per 3 ore e lasciato raffreddare in stufa per un giorno. In seguito è stato nuovamente pesato, in modo da calcolare la percentuale di materia organica inizialmente presente nel campione secondo la relazione:

Sostanza organica = (peso ceneri *100)/(peso suolo prima dell'incenerimento)

I dati sono consultabili in **appendice2_rilfloristici.xls**.

2.4.8 ANALISI CHIMICHE DEI SUOLI

Le analisi chimiche su 85 campioni di suolo raccolti nelle estati 2012÷2014 sono state eseguite scegliendo un insieme di elementi ritenuti importanti per le piante in generale e per quelle carnivore in particolare (Adamec, 1997; Adlassnig *et al.*, 2009; Ellison, 2006; Karlsson & Carlsson, 1984; Karlsson, 1988; Karlsson *et al.*, 1991; Mendez & Karlsson, 2005) e tenendo conto del contesto

litologico in cui si è operato. Scopo di tale indagine è stato quello di fornire una descrizione qualitativa dei siti colonizzati dalle diverse specie di *Pinguicula* dal punto di vista dei nutrienti biodisponibili. L'attacco effettuato estrae infatti completamente gli elementi biodisponibili, cioè tutto quello che è o sarebbe rapidamente disponibile nel suolo e quindi a disposizione delle piante; le metodiche utilizzate fanno uso pertanto di attacchi blandi, in grado di rompere i legami delle molecole organiche, liberando gli elementi bioderivati (Na, K), mentre non sono in grado di attaccare gli elementi chimici inorganici all'interno dei minerali. Quindi gli elementi minerali quali Fe, Mn, Ni, Cr, Ca e Mg rappresentano la frazione che si è liberata a seguito dell'alterazione e trasformazione dei minerali che li contenevano. Oltre alle quattro specie (*P. arvetii*, *P. vulgaris*, *P. mariae* e *P. poldinii*), solo relativamente alle analisi di Fe, Mn, Ni e Cr sono stati esaminati anche due campioni di suolo provenienti da siti in cui cresce *Pinguicula reichenbachiana*. Gli altri elementi non sono stati esaminati per questa specie in quanto il campionamento su *P. reichenbachiana*, inizialmente non previsto, è stato effettuato quando le analisi degli altri elementi erano già state effettuate. I dati relativi a questa specie non vengono tuttavia qui trattati e sono consultabili insieme a quelli relativi alle altre specie in appendice (**appendice2_rilfloristici.xls** e **appendice5_misure.xls**).

La ricerca negli elementi del suolo ha seguito le metodologie di seguito indicate che, quando non diversamente indicato sono riferite a S.I.S.S., 1985.

La concentrazione di **P** (totale, inorganico e organico) del suolo è stata determinata utilizzando la spettrofotometria, mentre la percentuale di **N** totale è stata ottenuta tramite spettrometria di massa. Le concentrazioni degli elementi **Ca, Mg, Na, K, Fe, Mn, Ni e Cr** sono state determinate utilizzando la spettroscopia ad assorbimento atomico. Per poter procedere all'analisi finale - realizzata tramite lo spettrofotometro Uvikon 931 (fig. 2.4.8.1) e lo spettrometro ad assorbimento atomico Varian AA240FS (Fig. 2.4.8.2) - i campioni sono stati sottoposti ad una

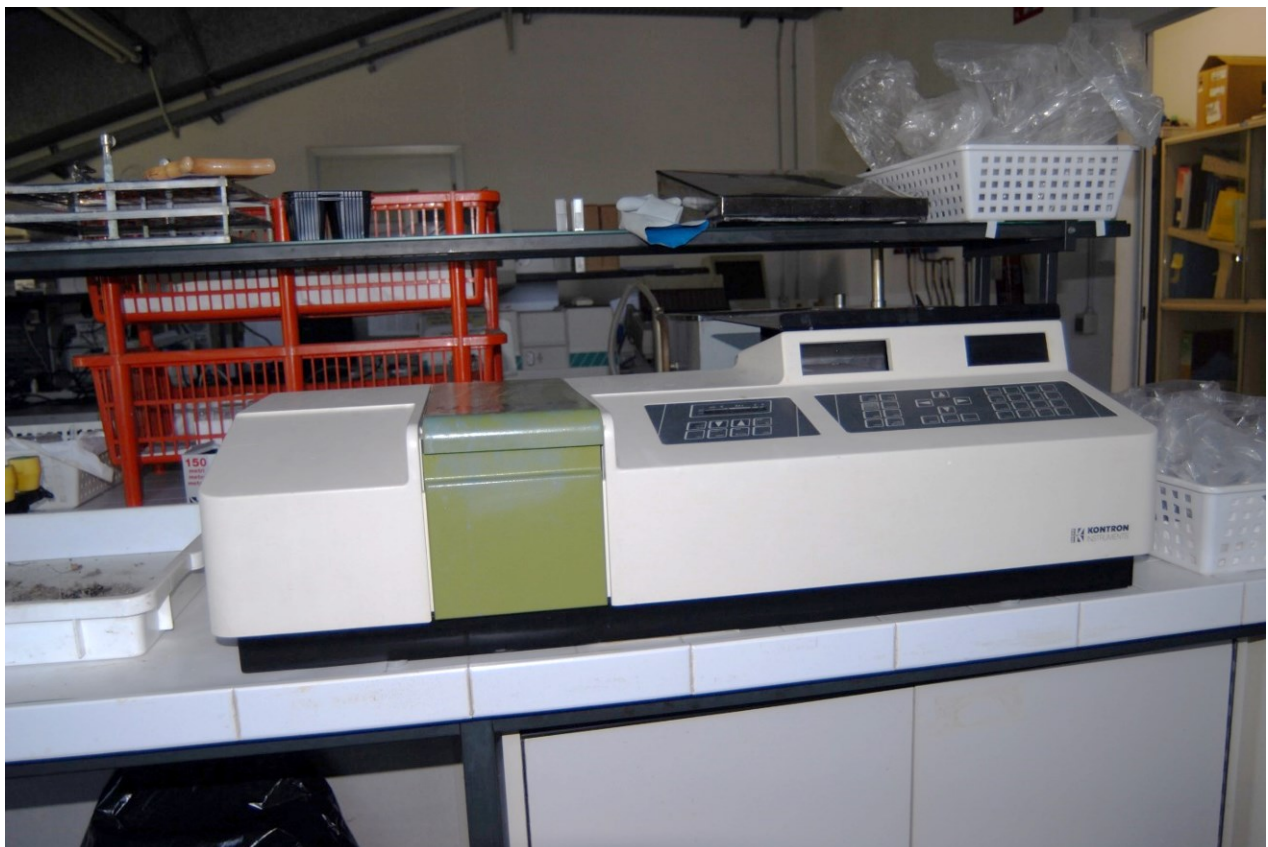


Fig. 2.4.8.1: lo spettrofotometro

procedura di concentrazione, il cui scopo era estrarre dal suolo gli elementi in esame, mantenerli in soluzione e raggiungere - tramite diluizioni successive - una concentrazione dell'elemento idonea per la misurazione. La costruzione di apposite rette di taratura, resa possibile grazie alla preparazione di standard con concentrazioni note dell'elemento in questione, ha permesso di risalire alla concentrazione propria di ogni campione a partire dall'assorbanza misurata tramite spettrofotometria o assorbimento atomico.

Lo spettrofotometro misura la frazione di luce che attraversa un campione di una determinata soluzione. La luce necessaria è prodotta da una lampada (a scarica in gas deuterio nel nostro caso); tale luce viene indirizzata attraverso un monocromatore regolato, in funzione dell'elemento da analizzare, affinché vagli l'onda luminosa utile; questa luce, di lunghezza d'onda idonea (700 nm nel caso del P), attraversa il campione che la intercetta e l'intensità della radiazione rimanente viene misurata per mezzo di un sensore luminoso. L'assorbimento rispetto all'emissione iniziale (assorbanza) è legata alla concentrazione dell'elemento nella soluzione. La relazione concentrazione-assorbanza è però lineare solo a diluizioni elevate, variabili a seconda dell'elemento considerato. Per tale ragione occorre per la spettrofotometria, così come per la spettroscopia di assorbimento atomico, diluire il campione fino alle concentrazioni idonee all'analisi.

La spettroscopia di assorbimento atomico (fig. 2.4.8.2) serve a determinare, sia quantitativamente che qualitativamente, la presenza di ioni metallici in soluzione. Una lampada a catodo cavo funge da sorgente di radiazione elettromagnetica ed emette secondo la lunghezza d'onda caratteristica dell'elemento di cui è fatto il catodo; il campione in analisi viene ridotto allo stato di gas monoatomico tramite un sistema di atomizzazione (nel corso delle analisi qui riportate si è utilizzata una fiamma aria-acetilene) e attraverso tale gas viene indirizzato il fascio di luce. Il campione atomizzato assorbe energia mediante gli elettroni del guscio più esterno: i livelli energetici atomici sono discreti, e le transizioni elettroniche permesse alle varie lunghezze d'onda sono caratteristiche per ogni atomo. L'assorbimento è massimo quando la lunghezza d'onda emessa coincide con quella dello specifico salto energetico relativo all'elemento in esame, cioè quando è presente tale elemento. Misurando la differenza di intensità della radiazione elettromagnetica prima e dopo il passaggio attraverso il campione atomizzato è quindi possibile rilevare la presenza dello ione metallico in esame e la sua concentrazione.

La spettrometria di massa è una tecnica analitica utilizzata sia per l'identificazione di sostanze sconosciute, sia per l'analisi di sostanze in tracce. Lo spettrometro di massa, progettato nella sua prima versione da Nier nel 1940 misura la composizione isotopica di composti diversi sfruttando la



Fig. 2.4.8.2: Lo strumento per la spettroscopia di assorbimento atomico della Cascina Ambolana (Università di Parma).



Fig. 2.4.8.3: Lo spettrometro di massa del Dipartimento di Fisica e Scienze della Terra dell'Università di Parma.

differenza di massa esistente tra le varie specie isotopiche. Gli spettrometri utilizzati nel campo della geochimica degli isotopi stabili e leggeri misurano i rapporti di abbondanza tra gli isotopi previa trasformazione del campione in un gas (comunicazione personale Antonietta Di Matteo).

Per la determinazione di ferro, manganese, nichel e cromo nel suolo si è seguita la procedura di seguito descritta. Ogni campione è stato posto in una provetta numerata da 10 ml contenente circa un grammo di suolo: per la pesatura si è utilizzata una bilancia analitica elettronica.

Sono state preparate due tipologie di soluzione estraente: l'una per suoli con $\text{pH} \leq 6,5$ e l'altra per suoli a $\text{pH} > 6,5$. Nel primo caso si è utilizzato acetato d'ammonio (soluzione 0,5 molare) con aggiunta di EDTA (acido etilendiamminotetracetico), mentre nel secondo una soluzione di DTPA (acido dietilentriamminopentacetico), cloruro di calcio di-idrato e trietanolammina. In dettaglio le dosi per 500 ml di soluzione estraente per suolo a $\text{pH} \leq 6,5$ sono di 38,5 g di acetato d'ammonio, 5,845 g di EDTA e 25 ml di acido acetico, mentre per la soluzione per un suolo $\text{pH} > 6,5$ si utilizzano 14,92 g di trietanolammina, 1,97 g di DTPA e 1,46 g di $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$

In entrambi i casi i reagenti sono stati disciolti in 500 ml di acqua bidistillata, utilizzando un becher posto su agitatore magnetico. Per l'aggiustamento del pH (4,65 per la prima soluzione, 7,3 per la seconda) si è impiegato un pHmetro ad elettrodo, utilizzando acido cloridrico (diluito con acqua bidistillata in proporzioni 1:1 di volume). Ognuna delle due soluzioni è stata poi travasata in un matraccio tarato da 1000 ml e portata a volume con acqua bidistillata. Ogni campione di suolo è stato travasato in provette a fondo conico da 50 ml, e a ciascuna provetta sono stati aggiunti 10 ml della relativa soluzione estraente. Una volta tappate, le provette sono state poste su agitatore rotante per un'ora (in modo che la soluzione estraente venisse a contatto con tutto il suolo presente in esse) e in centrifuga a 3000 giri per cinque minuti. Si è poi proceduto al filtraggio del surnatante, mediante un filtro per siringhe, all'interno di provette in plastica da 10 ml. Parallelamente è stato preparato un "bianco" costituito dalla sola soluzione estraente. Per ogni elemento in esame sono stati preparati cinque standard. Per la misura dell'assorbimento atomico di standard, bianchi e campioni si è utilizzato lo spettrometro ad assorbimento atomico Varian AA240FS (Fast Sequential Atomic Absorption Spectrometer), avvalendosi del programma informatico SPECTRAA (Version 5.1 Pro). Ad ogni ciclo di analisi è stata montata sullo strumento una lampada a catodo cavo specifica per l'elemento da analizzare. Grazie ad alcune misure preliminari, si è potuta determinare a grandi linee la velocità con cui variava la prestazione delle lampade e dello strumento: in base a detta velocità si è stabilito con quale frequenza misurare le assorbanze degli standard, in modo che i valori di concentrazione ricavati grazie alle rette di taratura fossero il più possibile attendibili.

Ogni misurazione dell'assorbanza degli standard (a concentrazione nota) è stata sfruttata per costruire rette di taratura che permettessero di risalire, a partire dalle assorbanze misurate con lo spettrometro, alle concentrazioni corrispondenti, espresse in parti per milione (ppm). Le concentrazioni (note) degli standard e le rispettive assorbanze (misurate) sono state utilizzate per costruire un grafico a dispersione; a tale grafico è stata aggiunta una linea di tendenza individuata tramite regressione lineare.

Per **Ca**, **Mg**, **Na** e **K**, si è preparata una soluzione estraente - in becher da 1000 ml - aggiungendo a 800 ml di acqua bidistillata 100 g di $\text{BaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ e 22,5 ml di trietanolammina.

Tale soluzione è stata portata a pH 8,1 aggiungendo HCl diluito (precedentemente preparato portando a 1000 ml - con acqua bidistillata - 83 ml di HCl al 37%), dopodiché è stata travasata in un matraccio tarato da 1000 ml e portata a volume con H_2O . Per ogni elemento in esame sono stati preparati cinque standard (per il calcio quattro), caratterizzati da concentrazioni note dell'elemento stesso, a partire da sali o da soluzioni commerciali; i bianchi sono stati preparati con i soli reagenti.

Per l'estrazione si sono pesati 0,5 g di terreno per ogni campione e li si è posti in un matraccio da 50 ml. Si sono aggiunti 10 ml di soluzione estraente, per poi porre i matracci su agitatore per 60 minuti e filtrare in contenitori di plastica. Come precedentemente illustrato per gli altri elementi, ogni misurazione dell'assorbanza degli standard (dotati di concentrazione nota) è stata sfruttata per costruire rette di taratura, le quali sono poi state usate per risalire dall'assorbanza dei campioni alla concentrazione degli elementi in esame. Tale concentrazione è stata infine usata per ricavare quella del campione originario di suolo, poi convertita in mg/g.



Fig. 2.4.8.4: i campioni di suolo



Fig. 2.4.8.5: la stufa per l'asciugatura dei campioni



Fig. 2.4.8.6: il setaccio in acciaio a maglie da 1 mm

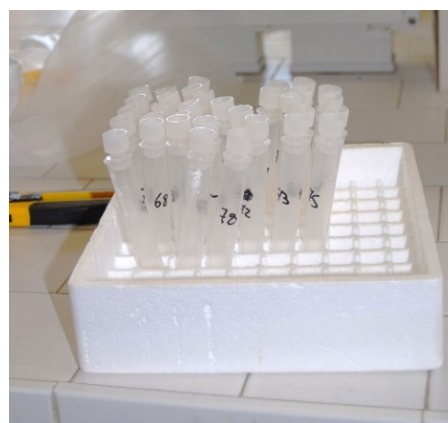


Fig. 2.4.8.7: le provette numerate



Fig. 2.4.8.8: pHmetro ad elettrodo utilizzato il laboratorio



Fig. 2.4.8.9: la bilancia di precisione



Fig. 2.4.8.10: la muffola per l'incenerimento dei suoli

Per determinare la concentrazione di P del suolo le ceneri ottenute dal passaggio in muffola a 450°C sono state attaccate con 5 ml di HCl al 37% per due ore, e in seguito sciacquate con 5 ml di acqua bidistillata, travasando in una provetta numerata. È stata poi aggiunta acqua bidistillata per portare a volume (10 ml). Si è ripetuta la stessa operazione con il suolo essiccato a 40°C, travasando in provette numerate contraddistinte rispetto alle precedenti.

In un pallone da 100 ml si è neutralizzato 1 ml di surnatante, ricavato dal primo passaggio, con 20 ml di acqua bidistillata, per poi aggiungere due gocce di fenolftaleina (1 g di fenolftaleina + 50 ml di alcool etilico + 50 ml di acqua bidistillata) e, goccia a goccia, NaOH 10N sino a quando la soluzione è divenuta fucsia. In seguito si è aggiunto HCl al 16% sino a quando la soluzione ha assunto una colorazione giallina. Si è preparato il reattivo misto necessario per l'analisi, utilizzando 1,5 g di acido ascorbico e ammonio paramolibdato per portare l'acido ascorbico a 100 ml.

Si sono preparati gli standard, per poter ottenere la retta di taratura e il bianco (in pallone da 100 ml: 1 goccia di fenolftaleina + NaOH 10N + HCl 16% + 5 ml di reattivo misto, portati a volume con acqua bidistillata). Si è trasferito 1 ml di reattivo misto nei palloni da 100 ml contenenti le soluzioni dei campioni e si sono attesi 15 minuti prima della lettura. L'acqua bidistillata per tarare lo strumento, il bianco, gli standard e i campioni sono stati trasferiti nelle cuvette. Si è poi effettuata la lettura a 700 nm allo spettrofotometro (Uvikon 931, Kontron Instruments, UK). I valori di assorbanza e le concentrazioni degli standard sono stati riportati su foglio Excel e si è ricavata l'equazione della retta di taratura; tale equazione è servita per convertire i valori di assorbanza - ottenuti dalla lettura dei campioni - in concentrazioni della soluzione della provetta ($\mu\text{moli/l}$). Il valore così ottenuto è stato convertito in $\mu\text{g/g}$ (ppm) di suolo in base alle diluizioni effettuate, ricavando la concentrazione di P inorganico. Per ottenere la concentrazione di P totale si sono seguiti i medesimi passaggi, utilizzando però i campioni di suolo passati in stufa a 40°C. La differenza fra i due valori fornisce il valore di concentrazione del P organico.

Per la determinazione dell'azoto totale i singoli campioni, di massa intorno ad 1 g sono stati pesati e incapsulati in un crogiolo di carta stagnola e posti nello spettrometro di massa. Il valore in massa dell'azoto totale fornito dallo strumento è stato successivamente rapportato alla massa misurata del campione e trasformato in percentuale. I risultati relativi a tutte le analisi effettuate sono consultabili in **appendice2_rilfloristici.xls**.

2.5 DATI BIOLOGICI

2.5.1 INDICATORI ECOLOGICI DI ELLENBERG (ELLENBERG'S INDICATOR VALUES - EIV)

Sulla base delle preferenze ecologiche delle diverse specie vascolari e briofite nei confronti di alcuni parametri ecologici (luce, temperatura, continentalità, umidità, reazione del suolo e nutrienti) sono stati messi a punto da diversi autori (Ellenberg, 1991; Borhidi, 1995; Pignatti, 2005) indici numerici in grado di descrivere sinteticamente la preferenza della singola specie rispetto al parametro. Si è pertanto ritenuto utile affiancare alla misurazione dei parametri ecologici diretti (fig. 2.5.1.1) anche quella degli indicatori ecologici indiretti, ritenuti più idonei rispetto alle misure strumentali in quanto in grado di fornire una risposta di sintesi, capace di integrare, nel tempo e nello spazio i diversi parametri (Zelený & Schaffers, 2012; Zonneveld, 1983). Questi indici sono stati utilizzati per analizzare i parametri ecologici dei siti utilizzando le preferenze ecologiche delle specie co-occorrenti con *Pinguicula*. I valori di questi indici sono stati ottenuti indirettamente, associando i dati provenienti dal rilevamento floristico (fig. 2.5.1.2) (copertura percentuale di ogni *taxon*) agli indicatori ecologici di Ellenberg (1974), variabile, fra 0 e 12 (Pignatti *et al.*, 2005). Il valore dell'indice ricavato dalle tabelle è stato moltiplicato per il valore di copertura delle rispettive specie di ogni stazione e la sommatoria dei valori ottenuti in ogni stazione è stata rapportata alla copertura totale delle componenti vegetali considerate (**appendice6_bioindarvulg.xls**).

Gli indici di valenza ecologica non sono stati utilizzati per le pinguicole di stillicidio (*Pinguicula mariae* e *P. poldinii*) in quanto in ambiente di roccia stillicidiosa la componente algale può rappresentare una componente importante e tali indici non sono previsti per questi *taxa*.



Fig. 2.5.1.1: la misurazione della conducibilità dell'acqua, un parametro diretto.



Fig. 2.5.1.2: rilievo in V. di Susa (Grange Ruine). I dati floristici sono stati utilizzati per il calcolo degli Indicatori Ecologici di Ellenberg (EIV).

2.5.2 CAMPIONAMENTI FLORISTICI E MORFOMETRICI

Sono stati effettuati 85 rilievi floristici nel periodo 27/5/2012-24/4/2014 relativi 5 specie di *Pinguicula*, riportati in **appendice2_rilfloristici.xls** e **appendice5_misure.xls**:

- *Pinguicula vulgaris* (29);
- *Pinguicula arvetii* (36),
- *Pinguicula mariae* (10),
- *Pinguicula poldinii* (8),
- *Pinguicula reichenbachiana* (2)

I dati relativi a *P. reichenbachiana* non vengono qui discussi in quanto relativi a due sole stazioni e a 28 misure morfometriche, ma sono rintracciabili nelle suddette appendici inserite nella banca dati elettronica dell'Università di Parma.

Ogni sito campionato è stato scelto in modo da tener conto della diversificazione di habitat in cui cresce *Pinguicula*. Per la delimitazione dell'area da rilevare, la stima delle coperture vegetali totali, erbacee, muscinali ed algali e la standardizzazione dei rilievi floristici si è utilizzato un telaio di legno, 50 x 50 cm, con suddivisioni interne di 5 x 5 cm (figg. 2.4.2 e 2.5.2.3 alto a sinistra).

Per ogni plot è stata stimata:

- la copertura percentuale erbacea, muscinale e algale totale
- la copertura percentuale di ogni *taxon* individuato
- il n. di individui di *Pinguicula*
- il n. di individui fioriti di *Pinguicula*

I dati relativi alle coperture vegetali (erbacea, muscinale) raccolti in campo mediante stima percentuale sono stati successivamente convertiti in scala numerica 1÷10 nel seguente modo:

1 = 0.1–10 %, 2 = 11–20 %, 3 = 21–30 %, 4 = 31–40 %, 5 = 41–50 %, 6 = 51–60 %, 7 = 61–70%,
8 = 71–80 %, 9 = 81–90 %, 10 = 91–100 %.

Le specie non determinabili in campo sono state raccolte ed essiccate e determinate successivamente in laboratorio in accordo con Flora d'Italia (Pignatti, 1982) e Flora alpina (Aeschimann *et al.*, 2004); per le specie del genere *Alchemilla* si è utilizzata la chiave dicotomica specifica (Festi, 1996). Per la determinazione delle briofite si è utilizzato Cortini Pedrotti, 2001; Daniels & Eddy, 1985; Schumacker & Vana, 2005; la loro nomenclatura è secondo Aleffi *et al.* (2008).

I dati floristici relativi ai rilievi di *Pinguicula arvetii* e *P. vulgaris* (per *P. mariae* e *P. poldinii* non è stata utilizzata questa metodologia in quanto i due *taxa* occupano settori geografici distinti e pertanto poco confrontabili sul piano floristico) sono stati inseriti in una matrice contenente il dato relativo alla presenza/assenza di ogni specie; tale matrice è stata analizzata mediante Cluster Analysis utilizzando il pacchetto statistico SYN-TAX 2000 (Podani, 2001) che permette di individuare la vicinanza di ogni rilievo rispetto agli altri e stabilire pertanto dei raggruppamenti su base floristica, come verrà discusso nel capitolo relativo all'elaborazione statistica dei dati (2.5.4).

Per il riconoscimento delle diverse specie di *Pinguicula*, soprattutto inizialmente, poco agevole, è stata anche d'ausilio la consultazione degli erbari dell'Università degli Studi di Torino, presso il Dipartimento di Scienze della vita e Biologia dei Sistemi e del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino (fig. 2.5.2.1).

In ogni sito di campionamento sono state annotate le coperture percentuali di individui e di individui fioriti di *Pinguicula* e sono stati registrati alcuni dati biometrici (figg. 2.5.2.2 e 2.5.2.3 in basso a sinistra), relativi ad un numero di *Pinguicula* ritenuto rappresentativo della stazione esaminata e corrispondente almeno al 25% del totale degli individui fioriti; nei plot con il più basso numero di individui questo corrispondeva alla misurazione di minimo 10-15 esemplari, relativamente ai seguenti parametri:

- numero foglie,
- numero fiori per pianta,
- dimensioni foglia maggiore della rosetta,
- altezza scapo maggiore nel caso di più fiori,
- dimensioni longitudinale (compresa fra l'apice dello sperone ed il margine del petalo più sporgente

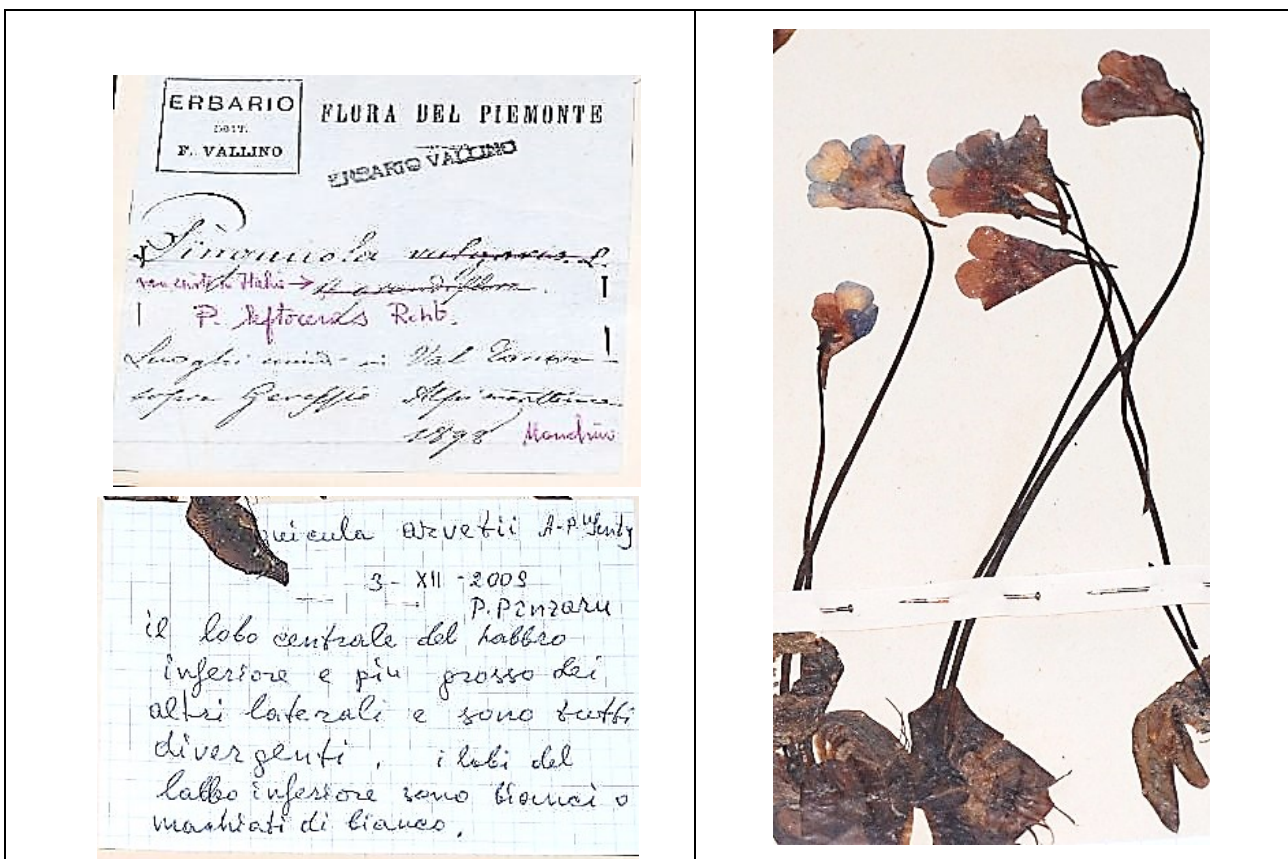


Fig. 2.5.2.1: a destra campione d'erbario di *Pinguicula* a sinistra le successive determinazioni relative agli esemplari conservati. La denominazione iniziale di *Pinguicula vulgaris* ssp. *grandiflora*, viene successivamente corretta in *Pinguicula leptoceras* e recentemente in *Pinguicula arvetii*; questo campione rappresenta un esempio di come le specie di questo genere siano poco conosciute anche dagli addetti ai lavori. (Foto scattata e qui pubblicata per gentile concessione del Dip. Di Scienze della Vita e Biologia dei Sistemi dell'Università degli Studi di Torino)

- dimensioni laterali e frontali del fiore comprese fra i punti più esterni dei petali laterali
- lunghezza dello sperone compresa fra l'apice dello stesso ed il punto di allargamento corrispondente all'inizio della corolla.

Le misure sono state effettuate mediante calibro (figg. 2.5.2.2 e 2.5.2.3 in alto a destra).

I dati relativi ai parametri morfometrici (**appendice5_misure.xls**) sono stati raccolti in accordo alla letteratura in quanto utili all'identificazione di specie morfologicamente simili (Conti & Peruzzi, 2006; Rice, 2011) o perchè ritenuti indicativi dello stato di benessere della stazione (Svensson et al. 1993; Thorén and Karlsson 1998; Méndez & Karlsson 2004, Heslop-Harrison, 2004).

Le misure fatte in campo sono state ulteriormente rielaborate per ottenere due nuovi indicatori morfometrici:

- dimensione della rosetta ottenuto dal prodotto della lunghezza della foglia per il numero delle foglie (citare autore;
- dimensione del fiore ricavato moltiplicando lunghezza e larghezza del fiore.

In alcune stazioni sono stati prelevati campioni di radici di *Pinguicula* e di specie vascolari non carnivore condividenti lo stesso habitat, poste immediatamente in glutaraldeide per la successiva preparazione di sezioni idonee all'osservazione microscopica.



Fig. 2.5.2.2: la raccolta dei dati morfometrici: la larghezza del fiore

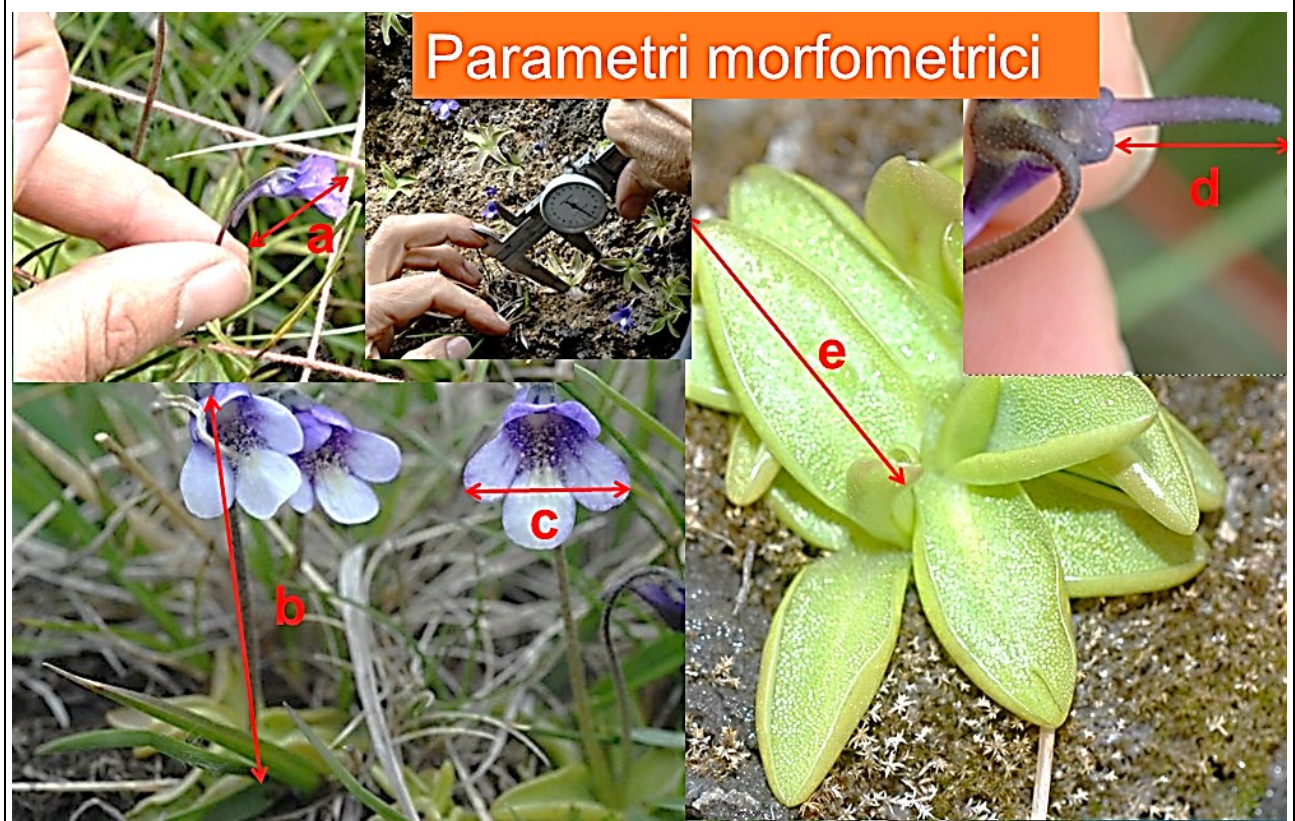


Fig. 2.5.2.3: in alto a sinistra il telaio 50x50 cm utilizzato per i rilievi floristici; in alto a destra operazioni di misurazione con il calibro di *Pinguicula mariae*; in basso illustrazione dei parametri morfometrici misurati: a) lunghezza del fiore, b) altezza dello scapo, c) larghezza del fiore, d) lunghezza dello sperone, e) dimensione longitudinale della foglia maggiore della rosetta; evidenziata in rosso l'estensione dei parametri misurati.

2.5.3 ANALISI ANATOMO-MORFOLOGICA DELLE RADICI

Per verificare le differenze anatomo-morfologiche delle radici di *Pinguicula* rispetto alle radici di piante non carnivore condividenti il medesimo habitat sono state preparate sezioni sottili di radici delle differenti specie individuate in diversi habitat. Sono state inoltre effettuate alcune sezioni delle foglie di *Pinguicula*. L'inclusione in resina e le relative sezioni sono state effettuate, presso il laboratorio di microscopia del dipartimento di Bioscienze dell'Università di Parma. Le radici raccolte di *Pinguicula* e di specie non carnivore, così come alcune foglie di *Pinguicula* sono state conservate in glutaraldeide; successivamente il preparato è stato disidratato ponendolo in alcool etilico a concentrazioni tra il 50 ed il 95%. I trattamenti hanno avuto durata di 1 ora con concentrazione al 50%, 2 ore al 70%, di nuovo 2 ore all'80%, ed infine per 12 ore al 95%.

I campioni sono stati in seguito impregnati con soluzione di infiltrazione, diluita in alcool etilico al 95%. La soluzione di infiltrazione è stata ottenuta con 50 mL di resina base e 0,5 g di attivatore; sono stati effettuati due trattamenti di 4 ore l'uno, il primo con diluizione alcool/soluzione d'infiltrazione 1:1, il secondo con diluizione 1:3. I campioni sono stati poi impregnati nella soluzione di infiltrazione non diluita per 12 ore; la solidificazione è stata infine ottenuta con l'aggiunta di acceleratore in proporzione 1:15.

Una volta solidificatisi sono state effettuate sezioni sottili mediante microtomo (2040 – Reichert Jung Autocut, fig. 2.5.3.1), osservate e fotografate al microscopio ottico presso il Dipartimento di Fisica e Scienze della Terra dell'Università di Parma.



Fig. 2.5.3.1 microtomo 2040 – Reichert Jung Autocut con cui sono state effettuate le sezioni di radici successivamente osservate e fotografate al microscopio.

2.6 ELABORAZIONE STATISTICA DEI DATI

L'analisi statistica è stata quindi effettuata per definire le condizioni ecologiche ed ambientali specifiche per le specie di *Pinguicula* studiate e per raggruppare i siti campionati aventi caratteristiche comuni. Per quel che riguarda le misure morfometriche l'analisi è stata rivolta a definire le differenze tra le specie e le relazioni esistenti tra i parametri stessi; si è inoltre indagato la relazione tra parametri morfometrici, ed in particolare la dimensione della rosetta, la dimensione del fiore e quella dello scapo ed i parametri topografici, fisico-chimici ed ecologici.

A tal fine i dati sono stati elaborati secondo differenti approcci statistici.

L'analisi dei singoli parametri topografici e fisico-chimici per ogni specie di *Pinguicula*, è stata eseguita confrontando le differenze interspecifiche tramite analisi non parametrica Mann-Whitney o Kruskal-Wallis a seconda che si mettessero a confronto due o più campioni rispettivamente e la rappresentazione con box-plot. Lo stesso tipo di analisi è stato ripetuto in alcuni casi suddividendo per litologia. L'analisi è stata effettuata comparando separatamente le pinguicole di stillicidio (*P. poldinii* e *P. mariae*) e *P. vulgaris* con *P. arvetii*, dal momento che le pinguicole di stillicidio hanno distribuzione geografica ed ecologica estremamente diversa dalle altre e questa loro specificità è documentata (Ansaldo & Casper, 2009; Casper & Steiger 2001).

Il raggruppamento di stazioni aventi caratteristiche comuni è stato effettuato mediante Cluster analysis (**appendice7_floristicacluster.xls**). Questo approccio è stato utilizzato al fine di verificare se fosse possibile, su base floristica, discriminare le differenti tipologie ambientali in cui vivono le due specie di *Pinguicula* di cui si disponeva del maggior numero di dati: *P. vulgaris* e *P. arvetii*. La presenza o assenza delle specie co-occorrenti con *Pinguicula* è stata inserita in una matrice numerica (0-assenza, 1-presenza); la somiglianza tra le stazioni è stata ottenuta attraverso la misura della distanza Euclidea come implementato nel pacchetto statistico SYN-TAX 2000. Per i calcoli sono state utilizzate la distanza della corda come indice di dissomiglianza e la somma dei quadrati incrementale come algoritmo di classificazione. Ne è risultato un dendrogramma che, in base alla distanza floristica tra i rilievi ha raggruppato i rilievi simili. E' stata quindi fatta un'analisi delle specie presenti verificando le specie presenti e la loro copertura, espressa in scala numerica da 1 a 10. Sulla base di tali dati è stato calcolato il coefficiente di fedeltà ϕ (Chytrý *et al.*, 2002, delle specie (vascolari e briofite) al gruppo individuato dalla Cluster analysis, con il programma JUICE 7 (Tichý, 2002). Sono state considerate specie differenziali fra i gruppi quelle con valori di $\phi > 0.40$ e $p < 0.001$. Il livello di significatività è basato sul test esatto di Fisher e il valore soglia di ϕ è stato scelto in quanto permette di avere liste di specie diagnostiche di lunghezza adeguata per le differenti subunità vegetative (Illyés *et al.*, 2007). I sottogruppi ottenuti sono quindi stati definiti come micro-habitat e associati a differenti condizioni ecologiche.

La percentuale delle specie diagnostiche nei sottogruppi individuati dalla Cluster Analysis è stata analizzata mediante il test non parametrico Kruskal-Wallis e Wilcoxon rispettivamente utilizzati per valutare la presenza di differenze significative fra i cluster e per comparare coppie di cluster. L'analisi della distribuzione delle due specie di *Pinguicula* all'interno dei sopra descritti micro-habitat è stata analizzata mediante χ^2 di Pearson. Alle varie specie co-occorrenti è stata attribuita una valenza socio-ecologica, e, successivamente, è stata analizzata la variazione delle percentuali delle specie appartenenti a questi gruppi socio-ecologici fra i diversi gruppi di siti derivanti dalla cluster analysis. In sintesi, i tre passaggi fondamentali sono:

- attribuzione delle specie a un gruppo socio-ecologico
- valutazione dell'incidenza dei vari gruppi socio-ecologici in ogni plot (espresso come percentuale sulla base dei dati di copertura)

- confronto, per ogni gruppo socio-ecologico, delle percentuali relative ai plot appartenenti ai vari gruppi di micro-habitat.

La variazione tra microhabitat relativamente alle caratteristiche delle due specie di *Pinguicula* (*P. arvetii* e *P. vulgaris*) è stata valutata su un insieme di indicatori delle caratteristiche del popolamento osservato ed in particolare, la dimensione della rosetta, la dimensione del fiore, l'altezza dello scapo, la densità di popolazione e la percentuale di individui fioriti. La significatività delle differenze osservate è stata valutata utilizzando modelli lineari di regressione, generalizzati o misti a seconda degli indicatori analizzati.

Inoltre, per verificare se il substrato fosse significativamente diverso nei differenti microhabitat, l'occorrenza dei diversi litotipi nei 6 sottogruppi individuati dalla Cluster Analysis è stata analizzata mediante test χ^2 di Pearson. Questa e le successive analisi di attribuzione della significatività dei parametri considerati ai gruppi individuati dalla Cluster Analysis sono state fatte con il programma R (R Core Team 2013).

Per quel che riguarda i parametri morfometrici è stata effettuata una analisi di confronto tra le specie analoga a quanto effettuato per i parametri topografici, fisico-chimici ed ecologici, per evidenziare le differenze tra le specie. Per entrambe le specie di *Pinguicula*, le variazioni dei suddetti parametri fra differenti micro-habitat sono state valutate tramite modelli di regressione. In particolare, sono stati utilizzati modelli lineari per le densità di popolazione, modelli lineari ad effetti misti per le dimensioni delle rosette, dei fiori e degli scapi (che includono dati provenienti da più individui campionati nello stesso sito), e modelli lineari generalizzati con distribuzione binomiale degli errori per la percentuale di individui fioriti. Nei modelli ad effetti misti le variabili risposta sono state trasformate logaritmicamente per soddisfare gli assunti del modello, ed è stato introdotto il sito come fattore casuale per evitare i problemi dovuti alla pseudoreplicazione. Infine è stata effettuata l'analisi della corrispondenza canonica (CCA) dei dati morfometrici con gli indicatori ecologici di Ellenberg ed i parametri chimico-topografici separatamente, per verificare se questi abbiano influenza sui parametri morfometrici.

Per la parte statistica relativa all'elaborazione dei box-plot e delle correlazioni fra parametri e per la CCA è stato utilizzato il pacchetto statistico PAST (Hammer *et al.*, 2001); per la resa grafica sono stati utilizzati i programmi: "Grapher" ed "Excel".

Si precisa infine che per i grafici di statistica univariata la posizione del baffo superiore e inferiore è data dal valore più vicino a 1,5 volte l'intervallo tra il 25° e il 75° quartile sottratto o sommato rispettivamente dal valore del 25° o del 75° quartile. Valori compresi oltre 1,5 volte l'intervallo sono outliers indicati con cerchio.

3. RISULTATI E DISCUSSIONE

3.1 PARAMETRI TOPOGRAFICI E FISICO-CHIMICI

In questo capitolo verranno analizzate le differenze relative ai parametri topografici e fisico-chimici inclusa la litologia, per le quattro specie di *Pinguicula* considerate. Per fare ciò vengono confrontate le occorrenze delle singole specie in relazione ad ogni parametro abiotico stazionale; viene utilizzato, quale parametro biologico la presenza della specie indagata. Si riporta in tabb. 3.1.1 e 3.1.2 il confronto dei valori relativi alle quattro specie considerate, esaminando la significatività delle differenze tra le specie relativamente ai parametri topografico-fisico-chimici considerati. Vengono inoltre anticipati i dati relativi agli indicatori ecologici di Ellenberg descritti nel dettaglio nel paragrafo 3.3.

Si può osservare dalla tab. 3.1.1 che *P. arvetii* presenta valori significativamente superiori a *P. vulgaris* relativamente a: altitudine, copertura di specie vascolari (fig. 3.2.2.5.1) indici di valenza ecologica di continentalità (K) e luminosità (L), ed inferiori per quanto riguarda rapporto N/P, indice

Tab. 3.1.1: Confronto dell'occorrenza delle specie *P. arvetii* e *P. vulgaris* relativamente ai parametri topografici e fisico-chimici considerati. La significatività è valutata con test non parametrico Mann-Whitney

Variabili	<i>P. arvetii</i> (n=36)	<i>P. vulgaris</i> (n=29)	Z	p
Altitudine (m s.l.m.)	1987 ± 284	1534 ± 303	4.831	<0.001
Inclinazione (°)	36.9 ± 20.7	36.7 ± 26.2	0.324	0.746
Esposizione (MEXPO)	1.01 ± 0.58	0.88 ± 0.74	0.787	0.431
Radiazione potenziale (MJ cm ⁻² anno ⁻¹)	0.744 ± 0.246	0.624 ± 0.302	1.617	0.106
Conducibilità (µS)	116 ± 111	164 ± 176	-0.577	0.564
pH	6.39 ± 1.09	6.54 ± 1.18	-0.324	0.746
Sostanza organica (%)	11.6 ± 8.8	14.9 ± 15.2	-0.683	0.494
N (mg g ⁻¹)	3.64 ± 2.40	4.61 ± 3.11	-1.130	0.259
P (mg g ⁻¹)	0.418 ± 0.233	0.375 ± 0.228	0.767	0.443
K (mg g ⁻¹)	1.20 ± 1.01	1.74 ± 2.00	-1.007	0.314
Ca (mg g ⁻¹)	1.69 ± 1.79	2.40 ± 2.44	-0.896	0.370
Mg (mg g ⁻¹)	0.115 ± 0.154	0.150 ± 0.204	0.590	0.555
Na (mg g ⁻¹)	0.081 ± 0.067	0.089 ± 0.065	-1.715	0.086
Fe (µg g ⁻¹)	603 ± 667	500 ± 509	-0.115	0.908
Mn (µg g ⁻¹)	93.1 ± 113.7	83.4 ± 96.3	0.670	0.501
Ni (µg g ⁻¹)	14.7 ± 27.9	12.0 ± 20.8	0.074	0.941
Cr (µg g ⁻¹)	0.95 ± 1.18	0.97 ± 1.19	-0.309	0.757
N:P	10.1 ± 6.4	15.4 ± 8.8	-2.428	0.015
Ca:Mg	41.0 ± 60.3	49.9 ± 56.5	-0.840	0.401
C:N	18.2 ± 5.2	17.6 ± 8.5	-1.254	0.210
Copertura specie vascolari (%)	68.7 ± 13.7	56.3 ± 18.7	2.940	0.003
Copertura briofite (%)	21.7 ± 22.0	25.9 ± 23.0	-0.702	0.483
Copertura algale (%)	0.81 ± 4.17	0.37 ± 2.01	-0.387	0.699
T	3.10 ± 0.58	3.74 ± 0.83	-3.342	<0.001
F	5.50 ± 0.84	6.15 ± 1.00	-2.604	0.009
K	4.73 ± 0.36	4.50 ± 0.31	2.926	0.003
R	5.39 ± 1.37	4.81 ± 1.80	1.362	0.173
L	7.54 ± 0.28	7.25 ± 0.58	2.484	0.013
N	2.74 ± 0.42	2.67 ± 0.51	-0.528	0.597

di valenza ecologica della temperatura (T) e dell'umidità (F). Per quanto riguarda *Pinguicula mariae* e *P. poldinii* (Tab. 3.1.2) la prima presenta valori maggiori altamente significativi relativi al rapporto Ca/Mg, mentre la seconda ha valori superiori relativamente al contenuto di Mg nel suolo. Tale differenza è probabilmente dovuta al fatto che *P. poldinii* ha un areale distributivo limitato agli stillicidi su roccia dolomitica delle Alpi orientali, tipologia rocciosa ad alto contenuto di magnesio, costituita prevalentemente dal minerale dolomite ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$). Il magnesio manca invece dalle rocce esclusivamente calcaree sui cui vive, prevalentemente *Pinguicula mariae*. Relativamente a questa specie si ha un valore nel rapporto Ca/Mg estremamente elevato (la media del rapporto fra questi due elementi può arrivare ad essere circa dieci volte superiore rispetto a quanto si verifica nei substrati su cui cresce *P. poldinii*). *Pinguicula poldinii* presenta anche valori significativamente superiori relativamente a conducibilità e contenuto di sostanza organica (tab. 3.1.2 e fig. 3.2.2.4.1).

Tab. 3.1.2: confronto dell'occorrenza delle specie <i>P. mariae</i> e <i>P. poldinii</i> relativamente ai parametri topografici e fisico-chimici considerati. La significatività è testata con test non parametrico Mann-Whitney				
Variabili	<i>P. mariae</i> (n=10)	<i>P. poldinii</i> (n=8)	Z	p
Altitudine (m s.l.m.)	638 ± 311	525 ± 323	-0.623	0.529
Inclinazione (°)	81 ± 9.1	73 ± 26.6	-0.2691	0.776
Esposizione (MEXPO)	1.17 ± 0.77	1.15 ± 0.70	-0.267	0.780
Radiazione potenziale ($\text{MJ cm}^{-2} \text{ anno}^{-1}$)	0.564 ± 0.186	0.489 ± 0.408	-0.489	0.633
Conducibilità (μS)	234 ± 43	291 ± 50	-2.004	0.041
pH	8.49 ± 0.14	8.17 ± 0.59	-0.8123	0.419
Sostanza organica (%)	10.02 ± 3.1	12.8 ± 2.73	-2.089	0.033
N (mg g^{-1})	0.333 ± 0.06	0.402 ± 0.09	-1.419	0.154
P (mg g^{-1})	0.0186 ± 0.0119	0.0246 ± 0.0107	-1.202	0.236
K (mg g^{-1})	1.467 ± 0.513	1.114 ± 0.251	-1.467	0.139
Ca (mg g^{-1})	5.306 ± 1.41	5.48 ± 3.51	-1.022	0.304
Mg (mg g^{-1})	0.111 ± 0.063	0.684 ± 0.175	-3.511	<0.001
Na (mg g^{-1})	0.186 ± 0.101	0.119 ± 0.063	-1.822	0.064
Fe ($\mu\text{g g}^{-1}$)	65 ± 35	63 ± 48	-0.044	0.947
Mn ($\mu\text{g g}^{-1}$)	22.2 ± 8.2	18.4 ± 7.2	-1.022	0.304
Ni ($\mu\text{g g}^{-1}$)	0.34 ± 0.10	1.03 ± 1.58	-0.4	0.680
Cr ($\mu\text{g g}^{-1}$)	0.48 ± 0.51	0.40 ± 0.51	-0.225	0.807
N:P ratio	26.4 ± 18.2	19.4 ± 10.7	-0.830	0.417
Ca:Mg ratio	61.9 ± 35.8	8.05 ± 4.8	-3.511	<0.001
C:N	17.3±3.1	19.1±4.5	-0.667	0.505
Copertura specie vascolari (%)	29.4 ± 18.5	20.1 ± 13.9	-1.068	0.283
Copertura briofite (%)	8.25 ± 12.6	18.3 ± 22.7	-0.899	0.365
Copertura algale (%)	18.8 ± 29.6	46.75 ± 32.7	-1.62	0.105

3.1.1 LITOLOGIA DEL SUBSTRATO

I siti dei campionamenti effettuati sono stati raggruppati sulla base della loro litologia in 5 categorie:

- 1) Calcari: rocce carbonatiche costituite in prevalenza da calcite (CaCO_3) definiti sia sulla base di osservazioni in campo che di cartografia geologica, con una componente silicatica pressochè nulla. Il grado metamorfico non è stato considerato; pertanto in questa categoria rientrano anche i marmi calcarei; questa litologia è stata rinvenuta nei rilievi della Valle di Susa (Colle delle Finestre (TO), relativi a *P. vulgaris* ed in quelli relativi a *P. mariae* (Lago Trombacco)
- 2) Dolomie: rocce carbonatiche costituite da dolomite ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$), difficilmente distinguibili dai calcari sul terreno, individuabili però in base alle evidenze di cartografia geologica e, sulla base delle analisi chimiche effettuate per il loro contenuto in Mg, assente dalle rocce strettamente calcaree. Questa litologia è l'unica presente nei rilievi relativi a *P. poldinii* ed è stata rinvenuta in alcuni siti relativi a *P. mariae* (M. Procinto, Isola Santa)
- 3) Calcescisti: rocce carbonatiche miste a silicati (mica bianca e quarzo); la categoria comprende sia rocce prevalentemente calcaree sia prevalentemente micacee. Si sottolinea che sono rocce a basso contenuto di Fe e Mg; questa tipologia è stata rinvenuta ad esempio nei rilievi del vallone Vallanta (CN), e Grange Ruine (TO)
- 4) Metagabbri: la categoria comprende rocce metamorfiche derivate dalla trasformazione di rocce ofiolitiche di tipo gabbriaco o basaltico; si tratta quindi di rocce femiche (con alto contenuto di ferro e magnesio). La definizione è più estesa di quella geologica, comprendendo oltre i metagabbri in senso stretto anche le prasiniti, con caratteristiche geologiche e mineralogiche differenti, ma chimismo molto simile ai metagabbri. Questa categoria di rocce è ben rappresentata nei rilievi effettuati in Val Sangone (TO).
- 5) Serpentiniti: si tratta di rocce derivate dalla trasformazione di rocce ultrafemiche a basso contenuto di Ca ed elevato di Fe, Mg. Le serpentiniti contengono quantità maggiori di metalli di transizione come Mn, Ni e Cr. La categoria comprende serpentiniti in senso stretto, costituite dal minerale serpentino ($\text{Mg}_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$), ma anche talcoscisti con prevalenza del minerale talco ($\text{Mg}_3\text{Si}_4\text{O}_{10}(\text{OH})_2$), rinvenuti nel basso vallone del Ricciavré – Val Sangone – TO e a Pian del Re in Valle Po.

Calcescisti, metagabbri e serpentiniti si trovano associati nella falda dei calcescisti e pietre verdi e spesso si osservano in affioramento a breve distanza. In tal caso l'osservazione della cartografia geologica è stata sempre supportata da determinazioni sul campo.

In fig. 3.1.1.1 viene presentata la ripartizione dei rilievi delle singole specie su base litologica. I diagrammi a torta mostrano come in *P. arvetii* la litologia a calcescisti sia la prevalente, seguita da metagabbri e serpentiniti; in *P. vulgaris*, invece la componente calcarea condivide all'incirca la stessa quota di serpentiniti e calcescisti, mentre la restante metà è rappresentata dai metagabbri. Si deve notare che *P. arvetii*, sebbene oggetto del maggior numero di campionamenti, è risultata totalmente assente su rocce carbonatiche. Relativamente alle caratteristiche litologiche dei siti esaminati si può osservare dal grafico (Fig. 3.1.1.1) come sia *Pinguicula arvetii* che *P. vulgaris* crescano su 3 delle 5 litologie riscontrate, sebbene con preferenze diverse.

Per *Pinguicula vulgaris* e *Pinguicula arvetii* la litologia non è stata sempre di facile identificazione in campo in quanto talvolta erano presenti detriti di diverse tipologie rocciose (ad esempio i depositi morenici dell'Alpe Palè in Val Sangone, i detriti della zona del Fortino nel vallone delle Sellerie, e la conca detritica di Sagna del Vallone). In queste zone si sono trovati detriti appartenenti a serpentiniti, metagabbri e calcescisti più o meno micacei. Tuttavia le analisi del suolo

hanno permesso di identificare la tipologia rocciosa di provenienza nei casi in cui la litologia era risultata ambigua in campo. Per *Pinguicula mariae*, e *P. poldinii* la litologia è costituita da calcari e dolomie. *P. mariae* cresce su entrambe, mentre *Pinguicula poldinii* cresce esclusivamente su dolomia. I campionamenti di *Pinguicula arvetii* sono stati effettuati in aree in cui questa è stata segnalata, corrispondenti a zone relative alla fascia dei calcescisti a pietre verdi. Sembra interessante segnalare che durante le campagne di rilevamento si è verificato la presenza di *Pinguicula vulgaris* anche a quote elevate nel vallone del Colle delle Finestre e presso le Grange Ruine (Valle di Susa – TO) esclusivamente quando la litologia era chiaramente calcarea o costituita da calcescisti altamente calcarei.

Mentre per *P. arvetii* e *P. vulgaris*, seppur in proporzioni diverse, sono presenti tre delle cinque litologie individuate (calcescisti, metagabbri e serpentiniti), ne compaiono solo due in *P. mariae* (dolomia e calcari), una in *P. poldinii* (dolomia) e quattro in *P. vulgaris*. La distribuzione altitudinale dei campionamenti in relazione alla litologia per le due specie *P. arvetii* e *P. vulgaris* è presentata in fig 3.1.1.2.

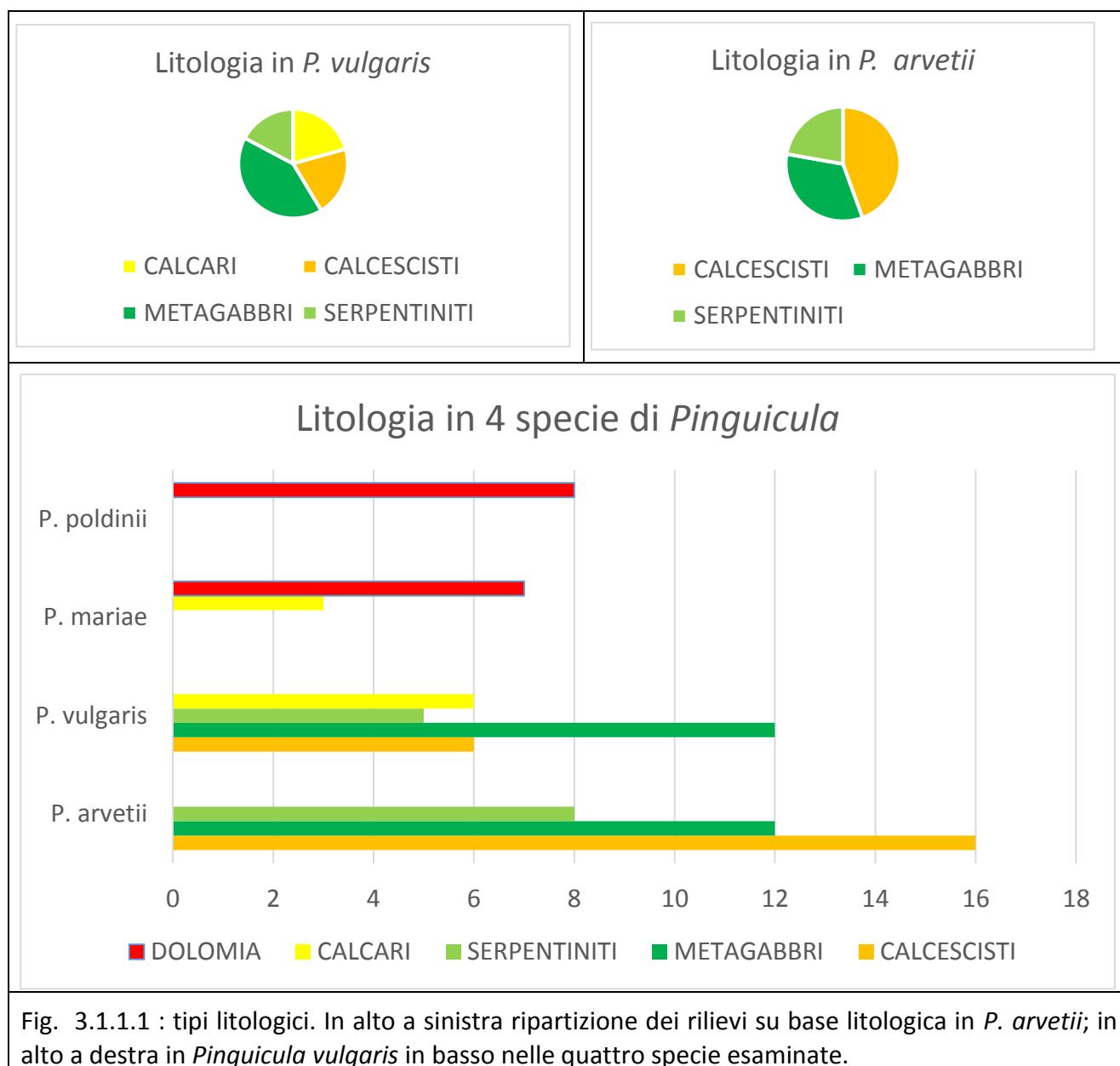


Fig. 3.1.1.1 : tipi litologici. In alto a sinistra ripartizione dei rilievi su base litologica in *P. arvetii*; in alto a destra in *Pinguicula vulgaris* in basso nelle quattro specie esaminate.

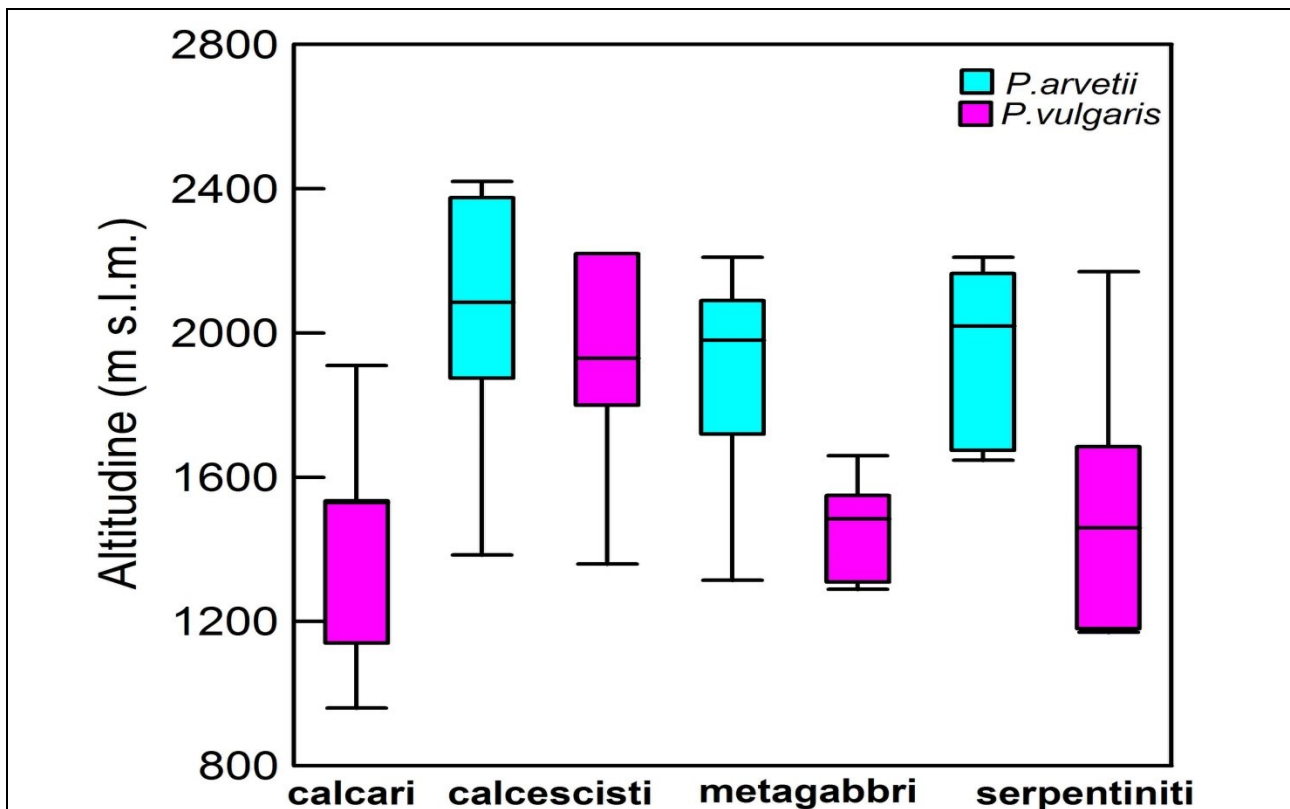


Fig. 3.1.1.2: relazione fra litologia e altitudine in *P. vulgaris* e *P. arvetii*. Non vi sono differenze significative in *P. arvetii*, mentre in *P. vulgaris* sono significative ($p < 0,05$) le differenze fra metagabbri e calcescisti e tra serpentiniti e calcescisti.

Litologia	<i>P. arvetii</i>	<i>P. vulgaris</i>	χ^2	p
Calcescisti	44.4	20.7	3.056	0.080
Calcari	0	20.7	5.922	0.015
Metagabbri	33.3	41.4	0.168	0.682
Serpentiniti	22.2	17.2	0.035	0.852

Tab. 3.1.1.1: occorrenza dei differenti litotipi nei siti relativi a *P. arvetii* e *P. vulgaris*. L'occorrenza è espressa in percentuale; per ogni litotipo, sono mostrati χ^2 e valore di p relativi al confronto tra i siti occupati dalle due specie

Analizzando la litologia eterogenea delle pinguicole delle Alpi occidentali, con il test non parametrico χ^2 di Pearson si può affermare che *Pinguicula vulgaris* è stata trovata su tutte le tipologie litologiche rinvenute nell'area in studio, calcari inclusi mentre, al contrario, *P. arvetii* è risultata del tutto assente sui calcari. L'occorrenza dei litotipi nei siti dove sono state campionate *P. arvetii* e *P. vulgaris* è significativamente diversa ($\chi^2 = 18,08$, $p < 0,001$). In *P. vulgaris* la frequenza di substrati mafici (metagabbri) è ampiamente prevalente, mentre in quelli di *P. arvetii* c'è una codominanza di metagabbri e calcescisti. Quando i litotipi sono considerati individualmente l'unica tipologia che presenta differenze significative fra i siti a *P. vulgaris* e quelli a *P. arvetii* è il calcare (tab. 3.1.1.1).

3.1.2 ALTITUDINE

Il fattore altimetrico è uno dei fattori topografici che maggiormente condiziona le comunità vegetali, tanto dal determinare la formazione di piani altitudinali differenziati dal punto di vista vegetale.

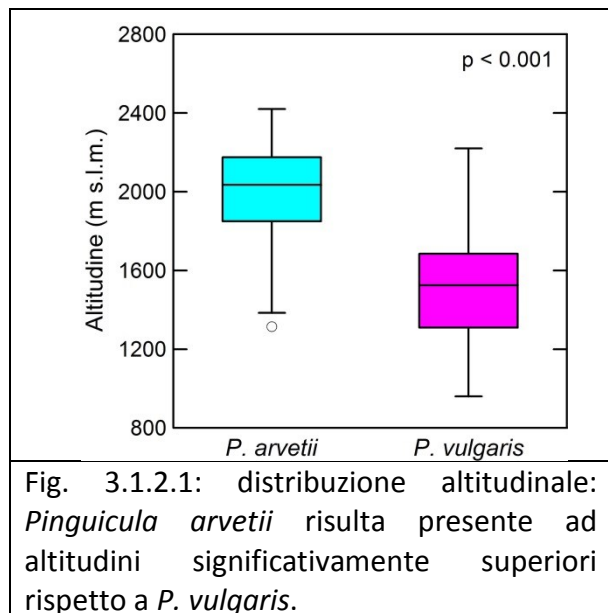


Fig. 3.1.2.1: distribuzione altitudinale: *Pinguicula arvetii* risulta presente ad altitudini significativamente superiori rispetto a *P. vulgaris*.

Le specie *P. arvetii* e *P. vulgaris* hanno una notevole estensione altitudinale, leggermente più ampia per *P. vulgaris*, che si rinviene da 960 a 2220 m s.l.m., mentre *P. arvetii* è stata trovata da 1315 sino a 2420 m s.l.m. La distribuzione altitudinale delle due specie è significativamente diversa (fig. 3.1.2.1) in quanto *P. vulgaris* è piuttosto frequente nell'ambito della vegetazione della fascia montana tra 1300 e 1700 m s.l.m., mentre *P. arvetii* è maggiormente presente nella fascia subalpina da 1850 a 2200 m s.l.m., e si rinviene solo occasionalmente nella fascia montana. La transizione da *P. vulgaris* a *P. arvetii* è stata osservata nelle stazioni campionate risalendo le vallate esaminate. Tale transizione avviene in valli con litologia omogenea (fig. 3.1.2.2), e quindi non è

da descriversi come dovuta ad una variazione di substrato. La transizione, che avviene con una ristretta fascia di sovrapposizione delle due specie, 100-200 m di quota, è stata osservata a quote diverse nelle vallate del Ricciavrè (1600 m s.l.m.), del Sangonetto (1400 m) e della Balma, del Vallanta, e della Valle del Guil (queste ultime tutte a 1800 m s.l.m.).

La fascia altimetrica di transizione fra le due specie, così come l'altitudine minima a cui scende *P. arvetii*, o quella massima a cui sale *Pinguicula vulgaris* sembrerebbero invece influenzate dal substrato: nelle valli con substrato femico (Vallone Ricciavrè e Balma) *P. arvetii* risulta presente a quote inferiori rispetto alle valli a substrato misto (calcescisti come nel vallone Vallanta e Vallone del Colle della Croce), o calcareo; nelle vallate con litologia più marcatamente calcarea *Pinguicula vulgaris* si spinge ad altitudini maggiori, come avviene nella Valle di Susa dove *P. arvetii* risulta totalmente assente anche ad altitudini elevate.

Nella fig. 3.3.2 vengono presentate le correlazioni fra parametro diretto (altitudine) e parametri ecologici di Ellenberg, indiretti (temperatura –T, continentalità – K e luminosità – L). Le correlazioni risultano tutte altamente significative. In particolare la correlazione è negativa fra altitudine e temperatura e positiva negli altri due casi.

Non è invece stata osservata alcuna correlazione ($p > 0.05$) tra altitudine e esposizione, umidità o copertura vegetale.

L'altitudine non differenzia le pinguicole di stillicidio *P. mariae* e *P. poldinii*; *P. mariae* è stata rinvenuta tra 310 e 980 m, mentre le stazioni studiate di *P. poldinii* sono situate tra 285 e 1040 m s.l.m.

L'ALTITUDINE

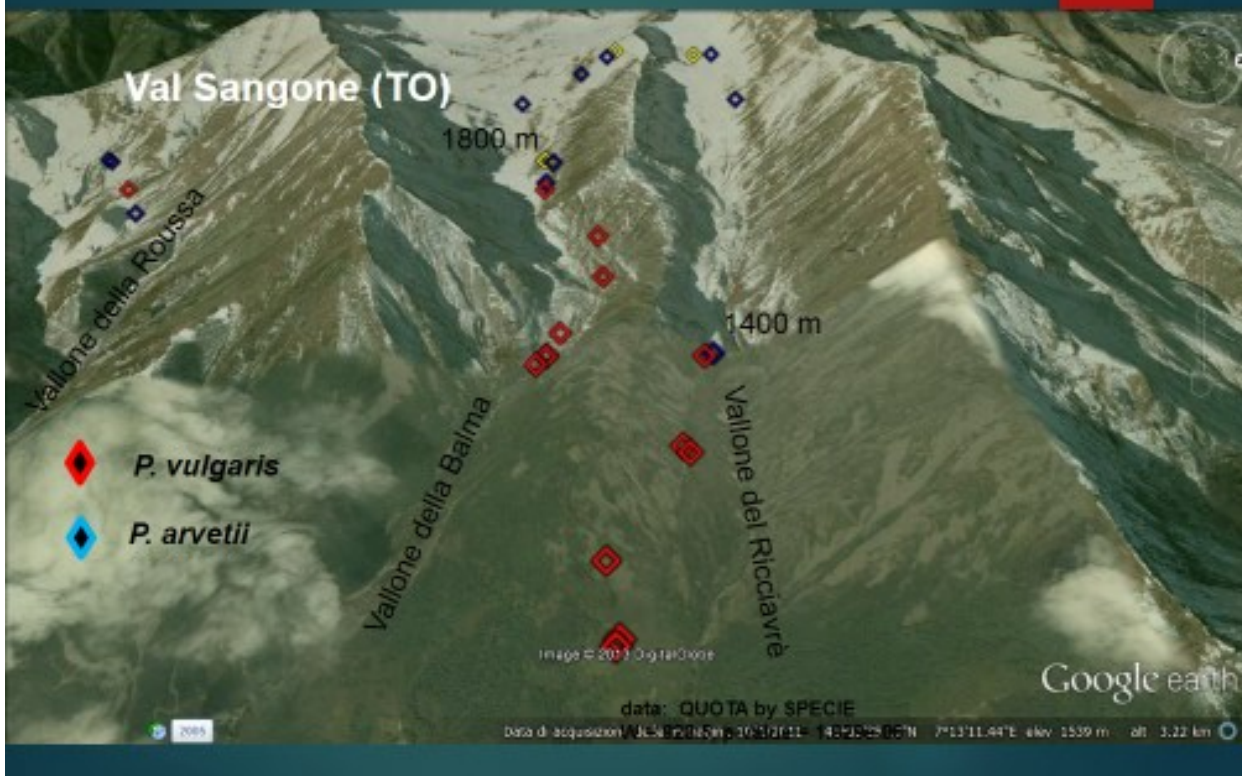


Fig 3.1.2.2: L'altitudine. Nella foto una visione satellitare della Val Sangone (TO) con tre delle valli esplorate (V. della Roussa, V. della Balma e V. del Ricciavrè) Sono presenti *P. vulgaris* in rosso e *P. arvetii* in blu in fasce altimetriche differenti. In giallo le stazioni in cui *P. arvetii* si presenta insieme a esemplari con aspetto da *P. leptoceras* che sono stati esclusi dall'elaborazione dei dati.

3.1.3 RADIAZIONE POTENZIALE

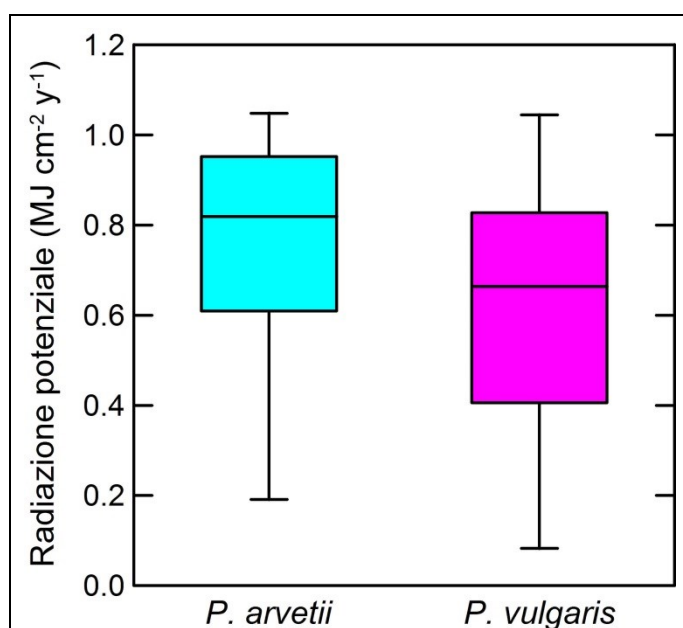
La quantità di radiazione solare che la Terra riceve è pari a circa 10^{19} kJ al minuto. Parte di questa viene restituita allo spazio (albedo) e della restante, al netto delle perdite dovute al riscaldamento dell'atmosfera e di quella utilizzata per l'evaporazione, la fotosintesi ne utilizza in media in tutto il pianeta solo circa $0,14 \text{ KJ/cm}^2/\text{anno}$ (Sitte *et al.*, 2004).

La frazione di luce solare che raggiunge il suolo rappresenta un fattore condizionante la vegetazione, sia dal punto di vista qualitativo, in quanto le specie vegetali dimostrano una diversa capacità di utilizzo di tale componente, sia quantitativo, in quanto la frazione di luce che raggiunge i vegetali influenza la produzione di biomassa (Shibles & Weber, 1965; Gallagher & Biscoe, 1978; Tollenaar & Aguilera, 1992).

In relazione al fattore luce la carnivoria è generalmente associata ad ambienti aperti e luminosi (Givnish, 1989; Brewer *et al.*, 2011). Nonostante questo parametro sia particolarmente rilevante per un gruppo di piante poco efficienti dal punto di vista fotosintetico (Mendez & Karlsson, 1999) gli si sono dedicate scarse attenzioni (Zamora *et al.*, 1998).

Mendez *et al.* (1999) hanno dimostrato come un aumento di radiazione UV in esperimenti in campo su *Pinguicula vulgaris* determini un aumento nella produzione di antocianine ed un aumento marginalmente significativo delle dimensioni delle radici da parte delle piante, mentre non produca effetti né nella produzione di biomassa né di fiori. Per contro Zamora *et al.* (1998) dimostrano come in *Pinguicula vallisneriifolia* sia la radiazione UV che la disponibilità di prede in campo, in situazioni dove l'acqua non sia fattore limitante, siano in grado di aumentare la biomassa ed il successo riproduttivo della specie, inteso come produzione di fiori, frutti e semi. Confrontando siti a diverso grado di irraggiamento hanno infatti potuto osservare come la luce, insieme alla disponibilità di prede, condizioni favorevolmente tutti i parametri vegetativi e riproduttivi e come i valori inferiori di questi coincidano con i siti meno luminosi.

Vi è evidentemente un optimum verso il quale ogni specie tende e nei confronti del quale la fitness è massimizzata. Valori inferiori determinano riduzione della biomassa, mentre valori superiori a questo non determinano ulteriore



incremento di biomassa e vengono controbilanciati da produzione di pigmenti in grado di schermare l'eccesso di radiazione UV che altrimenti risulterebbe dannoso alla pianta.

Il parametro della radiazione potenziale utilizzato in questo studio esprime, sulla base della posizione latitudinale e dell'inclinazione della stazione considerata, la quantità di radiazione solare che potenzialmente raggiunge le piante. E' evidente tuttavia come tale parametro possa essere condizionato da fattori locali quali la vegetazione erbacea, arbustiva o arborea e da barriere naturali o artificiali in grado di alterarne il valore. Si può tuttavia affermare che nel caso delle stazioni considerate

Fig. 3.1.3.1: radiazione potenziale. Non vi sono differenze significative fra *P. vulgaris* e *P. arvetii*.

nell'ambito di questo lavoro esse si trovassero per lo più in ambienti aperti (fig. 3.1.3.2), salvo il gruppo di pinguicole di stillicidio, e si può pertanto ritenere che, al meno nella fase fenologica di fioritura, le piante si trovassero in condizioni ottimali dal punto di vista della radiazione solare diretta e che pertanto i valori ottenuti dal valore potenziale possano essere considerati rappresentativi della radiazione effettiva ricevuta dalle piante.

Il valore della radiazione potenziale espresso in megajoule al cm^2 all'anno è stato calcolato, considerando inclinazione e latitudine rilevate in campo, mediante la metodologia proposta da McCune & Keon (2002). Tale parametro risulta scarsamente significativo nel confronto tra *P. vulgaris* e *P. arvetii*, anche se la mediana risulta superiore per *P. arvetii* (fig. 3.1.3.1).

Per *P. poldinii* e *P. mariae*, specie che vivono in ambiente di forra nel quale la luce che realmente raggiunge le piante è ben inferiore a quella potenziale, non è stato considerato il risultato ottenuto dall'elaborazione relativa a questo parametro.



Fig. 3.1.3.2: un esempio del tipico ambiente di *Pinguicula vulgaris* e *P. arvetii*: aperto e luminoso.

3.1.4 PH DEL SUOLO E DELL'ACQUA

Una rilevante influenza sulla disponibilità di sostanze nutritive nel suolo ha il pH, che può variare fortemente anche su piccole distanze. L'effetto del pH si esercita da un lato sulla velocità di decomposizione e mineralizzazione della materia organica (in suoli acidi la decomposizione è disturbata a causa della sensibilità dei batteri agli acidi), dall'altro sulla struttura del suolo e sull'assorbimento e lo scambio di ioni (Sitte *et al.*, 2004).

Le diverse specie vegetali hanno un diverso grado di tollerabilità nei confronti di questo parametro. Vi sono infatti specie "acidofile" che prediligono valori bassi di pH e specie "basifile", adattate a valori più elevati.

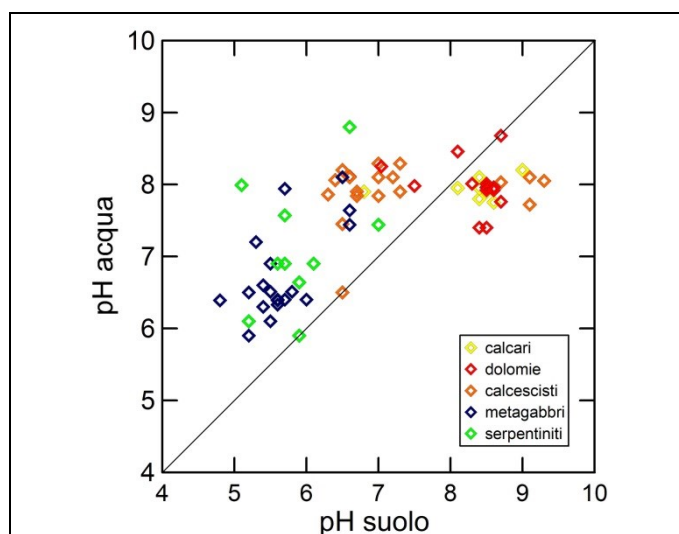


Fig. 3.1.4.1: correlazione positiva altamente significativa ($p < 0,001$) fra pH del suolo e pH dell'acqua in differenti litologie. I valori minori si hanno per le litologie femiche e ultrafemiche e le maggiori per calcescisti, calcari e dolomie.

In generale si può dire che si osservano pH alti nei suoli calcarei e pH bassi nei suoli impostati su rocce silicee. Gli acidi umici provenienti dalla sostanza organica in decomposizione presente nei suoli contribuiscono all'ulteriore abbassamento del pH. Il pH è stato misurato sia nel suolo, in laboratorio mediante pHmetro ad immersione, sia nell'acqua, direttamente sul campo con un pHmetro portatile. Tuttavia in alcuni siti visitati l'acqua non era immediatamente disponibile; in questi casi le misure del pH dell'acqua o non sono state fatte o, nel caso in cui le distanze da essa fossero limitate a pochi metri, sono state effettuate, senza tuttavia poter verificare che quell'acqua fosse effettivamente quella in grado di raggiungere le piante; per tale ragione il pH dell'acqua non è stato utilizzato nelle elaborazioni successive, se non per la verifica delle relazioni tra pH e litologia.(fig. 3.1.4.1). E' invece disponibile per tutti i siti il valore del pH del suolo su cui vivevano le piante.

Dalla figura 3.1.4.1 si conferma che nelle stazioni studiate il pH è fortemente dipendente dalla litologia: le rocce silicee, qui rappresentate da metagabbri e serpentiniti hanno pH acido, in conseguenza dell'idrolisi acida della silice nei suoli, e si mantengono in condizioni di acidità in tutte le stazioni; pH più alti si hanno nell'ordine con calcari, calcescisti e dolomie. Calcari e dolomie presentano pH basici e quasi sempre superiori a 8, mentre per i calcescisti c'è una forte variabilità, in conseguenza della natura eterogenea, mista silicea e carbonatica della roccia. Si deve tuttavia osservare che il pH dell'acqua presenta per le stazioni con substrato di rocce acide valori più alti, rispetto a quelli del suolo, talvolta nel campo della basicità. Infine si osserva una buona correlazione tra pH del suolo e dell'acqua, ove misurato, ma anche che il pH dell'acqua risulta essere più basico a pH bassi e più acido a pH alti, con un apparente effetto tampone.

Il pH del suolo (e dell'acqua) presenta inoltre una correlazione significativa ($p < 0,001$) con la conducibilità (tab. 3.4.1 e figg. 3.1.4.2 e 3.1.4.3). Si noti che la conducibilità per termini acidi è estremamente ridotta, mentre aumenta in modo lineare per pH basici. L'interpretazione è che nel caso dei pH basici, la basicità è legata alle reazioni di equilibrio dei carbonati, che coinvolgono la formazione di ione Ca, che a sua volta aumenta la conducibilità.

Si è inoltre voluto verificare (fig. 3.3.2) la corrispondenza fra l'indice ecologico R relativo alla reazione del suolo ed il pH del suolo misurato. Si può osservare come tale correlazione sia positiva e altamente significativa e come anche questo risultato sia stato anche un modo per verificare la buona rispondenza dell'indice per questo parametro, oltre a confermare la rappresentatività dei rilievi floristici effettuati.

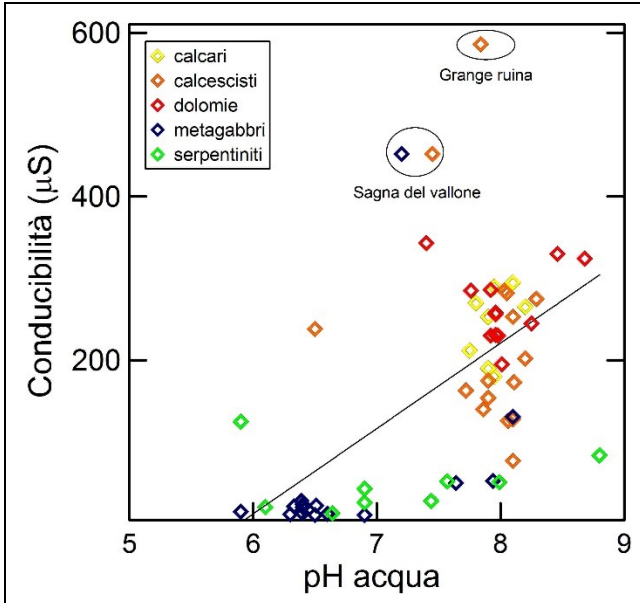


Fig. 3.1.4.2: pH dell'acqua e conducibilità in relazione alla litologia. La stazione di Sagna del vallone è su torbiera, quella di Grange ruine su pendio erboso con scorrimento idrico.

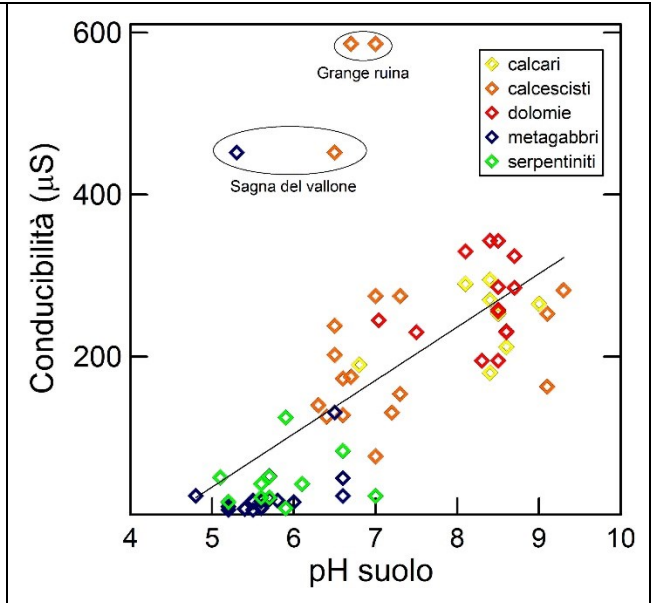


Fig. 3.1.4.3: pH del suolo e conducibilità in relazione alla litologia; si osserva un intervallo maggiore nel pH del suolo, rispetto a quello dell'acqua.

3.1.5 CONDUCIBILITÀ

La conducibilità elettrica o conduttanza è la capacità di condurre la corrente elettrica ed è legata alla presenza di elementi chimici in soluzione pertanto maggiore è la quantità di ioni disciolti e maggiore sarà il valore di questo parametro. Assumendo che l'acqua di cui è stato misurato tale parametro sia la stessa che scorre fra le radici delle piante nelle stazioni oggetto di indagine, il valore di questo parametro fornisce indirettamente la misura della ricchezza in ioni disciolti da cui potenzialmente le piante possono attingere.

In fig. 3.1.5.1÷3.1.5.4 vengono presentati i risultati delle misure effettuate relativamente a questo parametro nelle stazioni esaminate; i valori sono compresi fra 10 e 600 microSiemens.

Non si riscontrano differenze significative fra siti in cui vive *Pinguicula arvetii* rispetto a quelli a *P. vulgaris* (tab. 3.1.1). Tuttavia si osserva che i valori di conducibilità sono leggermente superiori nei plot di *P. vulgaris*, ma vi è un'ampia variazione fra i diversi plot. I valori minori di conducibilità corrispondono ai suoli con pH inferiore a 6 (suoli moderatamente acidi), mentre i suoli da neutri ad alcalini con pH superiore a 6,5 sono concomitanti ai valori maggiori di conducibilità dell'acqua.

Fra i siti a *P. mariae* rispetto a quelli a *P. poldinii* si riscontrano differenze significative rispetto a questo parametro. In particolare la conducibilità dell'acqua nei siti dove cresce *P. poldinii* è significativamente maggiore rispetto a quelli in cui cresce *P. mariae* (fig. 3.5.1.4 e tab. 3.1.2).

In generale si può dire che la conducibilità delle acque delle pinguicole che vivono su substrati ricchi di calcio è significativamente superiore a quella delle pinguicole che vivono su altri substrati (fig. 3.1.5.3) in quanto esiste una correlazione altamente significativa ($p < 0,001$) fra conducibilità e contenuto di calcio del substrato (fig. 3.1.5.4).

Tali differenze sono sicuramente da mettere in relazione con la litologia come si può osservare in figg. 3.1.5.1 e 3.1.5.2; in particolare si può rilevare come rocce prive di carbonato di calcio presentino valori di conducibilità nettamente inferiori rispetto a quelle che lo contengono. Si deve tuttavia sottolineare che, soprattutto fra le litologie a metagabbri vi siano diversi outliers (6). Tali valori sono relativi a situazioni particolari (Sagna del Vallone, Alpe Palè e Vallone Vallanta), in cui la litologia è costituita da substrati detritici misti, contenenti sia litologie silicatiche (metagabbri) che carbonatiche (calcescisti).

All'interno delle singole litologie, e quindi con variazioni più limitate sia della conducibilità che del contenuto di ioni disciolti la relazione diretta tra contenuto di ioni disciolti e conducibilità è tuttavia meno definita (tab. 3.1.5.1). All'interno delle singole categorie di rocce carbonatiche, includendovi anche i calcescisti, il contenuto di Ca nei suoli non è significativamente correlato con la conducibilità, mentre lo è in metagabbri ($p < 0,05$) e serpentiniti ($p < 0,01$). La mancata significatività fra conducibilità e ioni calcio su calcari, calcescisti e dolomia è spiegabile col fatto che i valori molto elevati all'interno di tutte queste litologie di ioni calcio non permette di evidenziare questa relazione. Nei metagabbri inoltre il Fe è anche significativamente correlato alla conducibilità ($p < 0,01$), indicando che a limitate concentrazioni di Ca il Fe disciolto diventa un importante elemento per aumentare la conducibilità. Gli altri elementi analizzati, in quanto presenti in quantità più limitate non presentano correlazioni con la conducibilità.

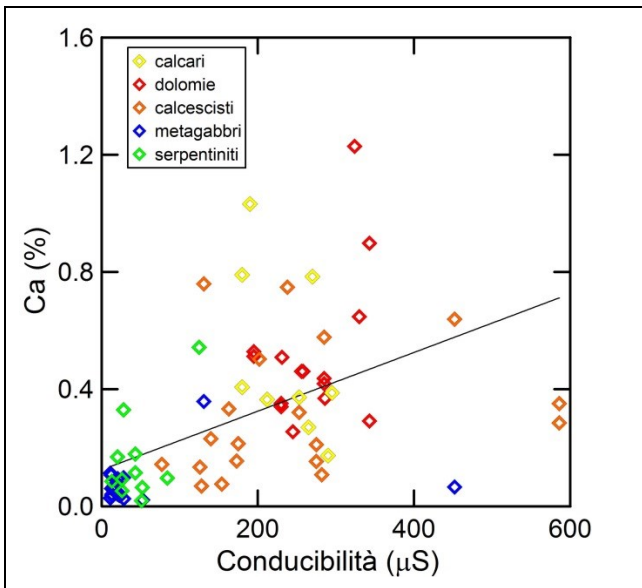


Fig. 3.1.5.1: conducibilità delle acque in relazione al contenuto di Ca nelle differenti litologie. Valori elevati di conducibilità e di Ca corrispondono a substrati a calcari, calcescisti o a dolomia, mentre su metagabbri e serpentiniti i valori sono inferiori. La correlazione sull'insieme dei dati risulta altamente significativa ($p < 0,001$)

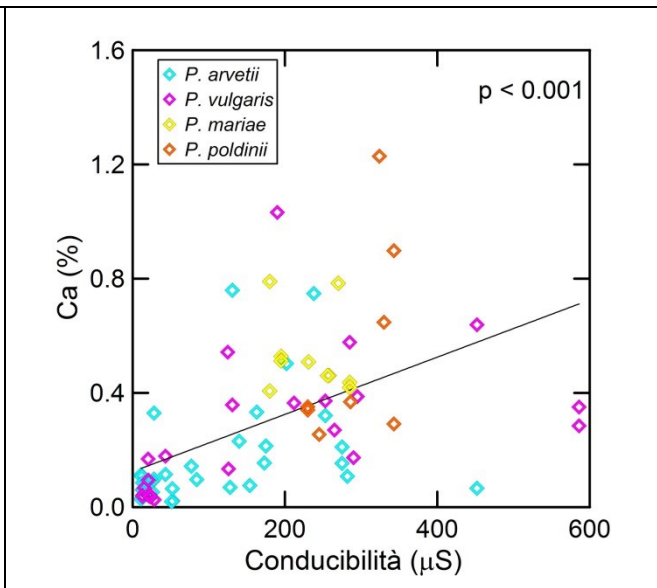


Fig. 3.1.5.2: relazione fra conducibilità e contenuto di calcio nel suolo in relazione alle differenti specie di *Pinguicula*. La correlazione sull'insieme dei dati risulta altamente significativa ($p < 0,001$)

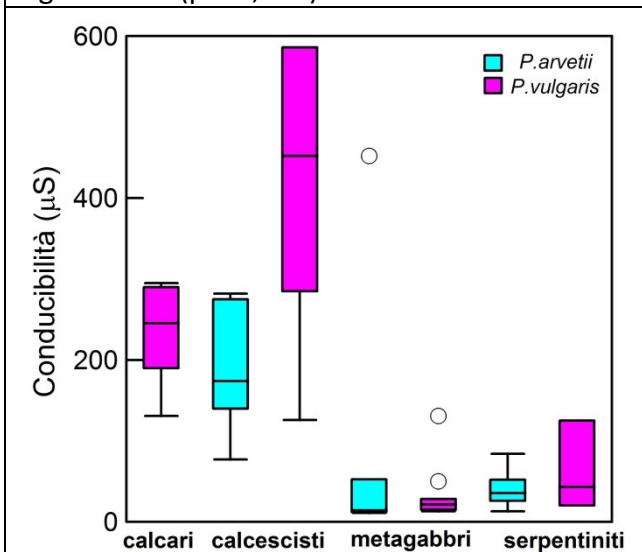


Fig. 3.1.5.3: conducibilità in relazione alle differenti litologie nei rilievi a *P. arvetii* e *P. vulgaris*.

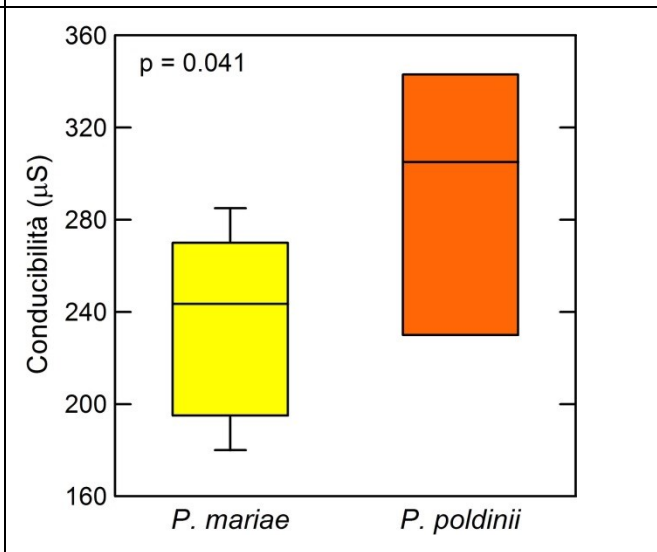


Fig. 3.1.5.4: conducibilità nei siti di *P. mariae* e *P. poldinii* relativamente alla conducibilità dell'acqua

Tab. 3.1.5.1: valori di conducibilità sono messi in relazione con le concentrazioni di ioni nel suolo. Esiste una relazione statisticamente significativa fra conducibilità e ioni calcio su metagabbri e su serpentiniti e fra conducibilità e ioni ferro su metagabbri. Il pH del suolo risulta legato alla conducibilità solo se si considera l'insieme dei suoli esaminati, così come il pH dell'acqua, il quale risulta anche significativo per quelle stazioni con litologia a metagabbri

	Calcari	Calcescisti	Dolomia	Metagabbri	Serpentiniti	Totale
Ca	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p<0,05	p<0,01	p<0,01
Mg	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05
Na	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05
K	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05
Fe	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p< 0,01	p>0,05	p>0,05
pH suolo	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p< 0,01
pH acqua	p>0,05	p>0,05	p>0,05	p< 0,01	p>0,05	p< 0,01

3.2 ANALISI CHIMICHE DEL SUOLO

I nutrienti minerali svolgono nella cellula funzioni sia aspecifiche, cioè non collegate specificamente ai singoli nutrienti, sia specifiche. I nutrienti minerali sono classificabili in due categorie:

- Macronutrienti (N, P, S, K, Mg, Ca e Fe);
- Micronutrienti, necessari solo in tracce (Mn, B, Zn, Cu, Mb, Cl, Co, Na, Si, Se, Ni)

Le analisi chimiche del suolo rappresentano uno degli elementi per l'interpretazione sulle preferenze ecologiche delle varie specie. Sono stati esaminati parametri di differente natura:

1) Elementi minerali quali Fe, Mg, e Ca, tra i costituenti maggiori delle rocce e Mn, Ni, Cr, presenti come elementi in quantità minori nelle rocce, e quindi nei suoli (elementi in traccia).

2) Elementi bioderivati, provenienti principalmente per decomposizione della materia organica quali l'azoto e il fosforo, ed il loro rapporto (N/P), la sostanza organica, da cui si è inoltre ottenuta un'indicazione del carbonio e del rapporto C/N, Na e K. Si tratta di parametri che possono essere correlati con gli apporti nutrizionali alle pinguicole e nei confronti dei quali la carnivoria costituisce una integrazione. Non è prevedibile per i parametri nutrizionali una dipendenza dal substrato, ma una correlazione con il contenuto di sostanza organica e pertanto questi valori non sono stati messi in relazione con le litologie presenti.

L'analisi dei parametri fisico-chimici è finalizzata al verificare se c'è una preferenza delle varie specie per le condizioni fisico-chimiche del suolo e per verificare se le stesse condizioni influenzino le dimensioni delle piante e, presumibilmente il loro successo riproduttivo. I parametri chimici esaminati comprendono i principali elementi costituenti le rocce; inoltre, dal momento che gran parte dei campioni si trova su rocce ofiolitiche, si sono anche esaminati elementi minori presenti in tali rocce, di cui è nota la tossicità ad elevate concentrazioni, quali Ni e Cr. Anche in questo caso i vari parametri verranno esaminati prima per effettuare un confronto tra le varie specie, e successivamente per un confronto rispetto ai dati morfometrici (paragrafo 3.5.4, fig. 3.5.4.1 in alto).

L'analisi degli elementi chimici minerali sarà associata al confronto tra le varie litologie. Infatti sia gli elementi principali che quelli in traccia esaminati dipendono dalla natura litologica delle rocce. Tuttavia una corrispondenza diretta tra composizione del suolo e della roccia madre è possibile solo dove le stazioni si trovano in aree dove il suolo è molto ridotto, o la litologia nell'area molto omogenea (per esempio, i metagabbri del vallone della Balma e del Ricciavrè).

La norma è invece che il suolo in aree di montagna sia costituito da una porzione di alterazione del substrato (colluviale) con una di provenienza detritica (eluviale), formatasi per apporto detritico da aree sovrastanti. La componente eluviale risentirà della litologia di aree distanti, per cui ha poco senso in aree in cui il suolo è costituito da una coltre eluvio-colluviale significativa l'attribuzione immediata ad una litologia. Questo aspetto è maggiormente significativo nelle stazioni in aree dove affiorano o vi sono detriti di litologie differenti. Nello specifico delle aree campionate ciò avviene nelle stazioni di Alpe Palè, su una morena di calcescisti, metagabbri e serpentiniti e Sagna del Vallone, dove le stesse litologie costituiscono il substrato dell'area. In tali casi l'analisi chimica del suolo è stata fondamentale per attribuire le caratteristiche chimiche del substrato della stazione: per esempio l'elevato contenuto di Fe e Mn ha permesso di classificare la stazione 3 di Sagna del Vallone tra i metagabbri. Le metodologie utilizzate, quando non diversamente specificato seguono (S.I.S.S., 1985).

3.2.1 ELEMENTI MINERALI

3.2.1.1 FERRO

Il Ferro è presente in un gran numero di componenti cellulari quali per esempio i citocromi e molti complessi enzimatici; inoltre, pur non facendo parte della molecola della clorofilla è necessario per la sua sintesi; la carenza di Fe porta a fenomeni di assenza di clorofilla (clorosi), simili a quelli dovuti alla carenza di Mg. Una carenza di Fe non è rara nei suoli calcarei nei quali il Fe è legato al carbonato e al bicarbonato (“clorosi calcarea”). Anche un eccesso di Mn o di altri metalli di transizione può provocare una carenza di ferro, in quanto questi ioni entrano in concorrenza con il ferro a livello dei siti di assorbimento e di azione. Nel terreno Fe^{3+} e talvolta Fe^{2+} sono presenti come complessi. Per essere assorbito e trasportato Fe^{3+} deve essere ridotto a Fe^{2+} a livello delle radici (Sitte *et al.*, 2004).

Il ferro è un elemento chimico maggiore, presente nei minerali ferromagnesiaci delle rocce femiche. E' presente in misura limitata nei calcescisti, in quanto la parte silicatica è costituita essenzialmente da minerali sialici quali il quarzo e la mica muscovite $[KAl_3Si_3O_{10}(OH)_2]$ che ne sono privi, quasi assente in calcari e dolomie, ed invece abbondante nelle rocce femiche ed ultrafemiche come metagabbri e serpentiniti, come ben evidenziato grazie alle analisi chimiche effettuate (fig. 3.2.1.1.1). E' quindi un elemento discriminante tra le litologie mafiche (metagabbri) e ultramafiche (serpentiniti) rispetto a quelle di tipo calcareo (calcescisti e calcari) Ne risulta, come conseguenza, che *P. mariae* e *P. poldinii*, che sono solo presenti in rocce carbonatiche, presentano contenuti generalmente bassi di ferro.

Non risultano esserci differenze significative fra *P. arvetii* e *P. vulgaris* e fra *P. mariae* e *P. poldinii* per quanto riguarda il contenuto in ferro dei siti di presenza delle specie.

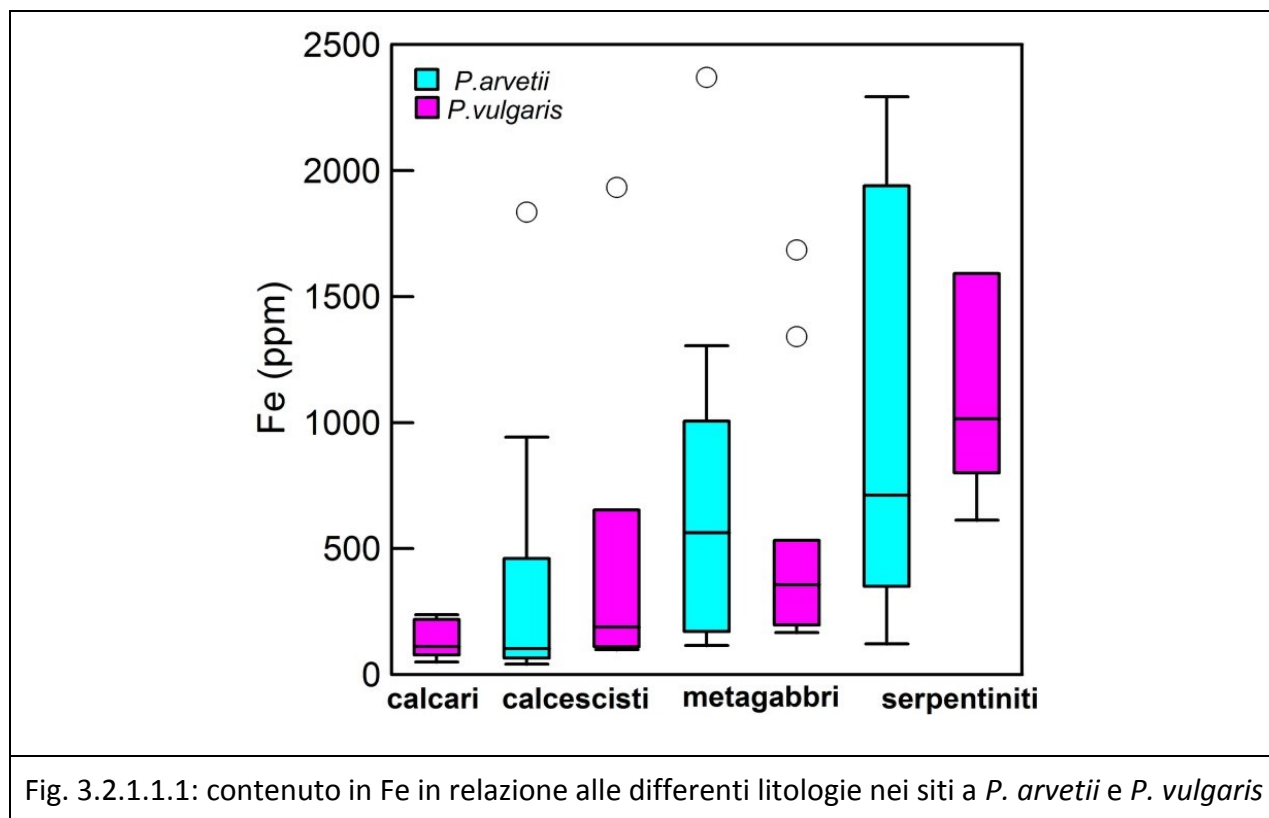


Fig. 3.2.1.1.1: contenuto in Fe in relazione alle differenti litologie nei siti a *P. arvetii* e *P. vulgaris*

3.2.1.2 MANGANESE

Il Manganese svolge un importante ruolo come cofattore di molti enzimi e nello svolgimento di processi in cui è coinvolto l'ossigeno. Una sua carenza può provocare, come per il ferro, clorosi. Negli ambienti torbosi esso può precipitare in forma tale da non essere assorbibile dalle piante.

Il manganese è il primo dei tre metalli di transizione che verranno esaminati di seguito, in quanto correlati al contenuto di ferro (la correlazione fra i valori dei due parametri ottenuti dalle analisi chimiche del suolo risulta altamente significativa ($p < 0,001$, tab. 3.4.1). Infatti il manganese è un elemento di norma associato al ferro nei minerali femici; è tuttavia anche presente anche come fase a se stante (ossidi di manganese) nei sedimenti. Per tale ragione la distribuzione per litologia è meno chiara che per il Fe. Valori maggiori si riscontrano nei suoli da noi raccolti ed esaminati, in ordine decrescente, per serpentiniti, calcescisti, metagabbri e calcari. I valori minori si registrano su dolomia (fig. 3.2.1.2.1 per il confronto fra contenuto di Mn nelle differenti litologie e tabb. 3.1.1 e 3.1.2 per il confronto nel contenuto di Mn nei siti delle diverse specie). Per quel che riguarda le singole specie, si deve tuttavia evidenziare una notevole somiglianza con quanto osservato per il ferro. Fra i siti a *P. arvetii* non vi è differenza significativa rispetto a quelli a *P. vulgaris* rispetto al contenuto in manganese, così come non vi sono differenze significative fra *P. mariae* e *P. poldinii*.

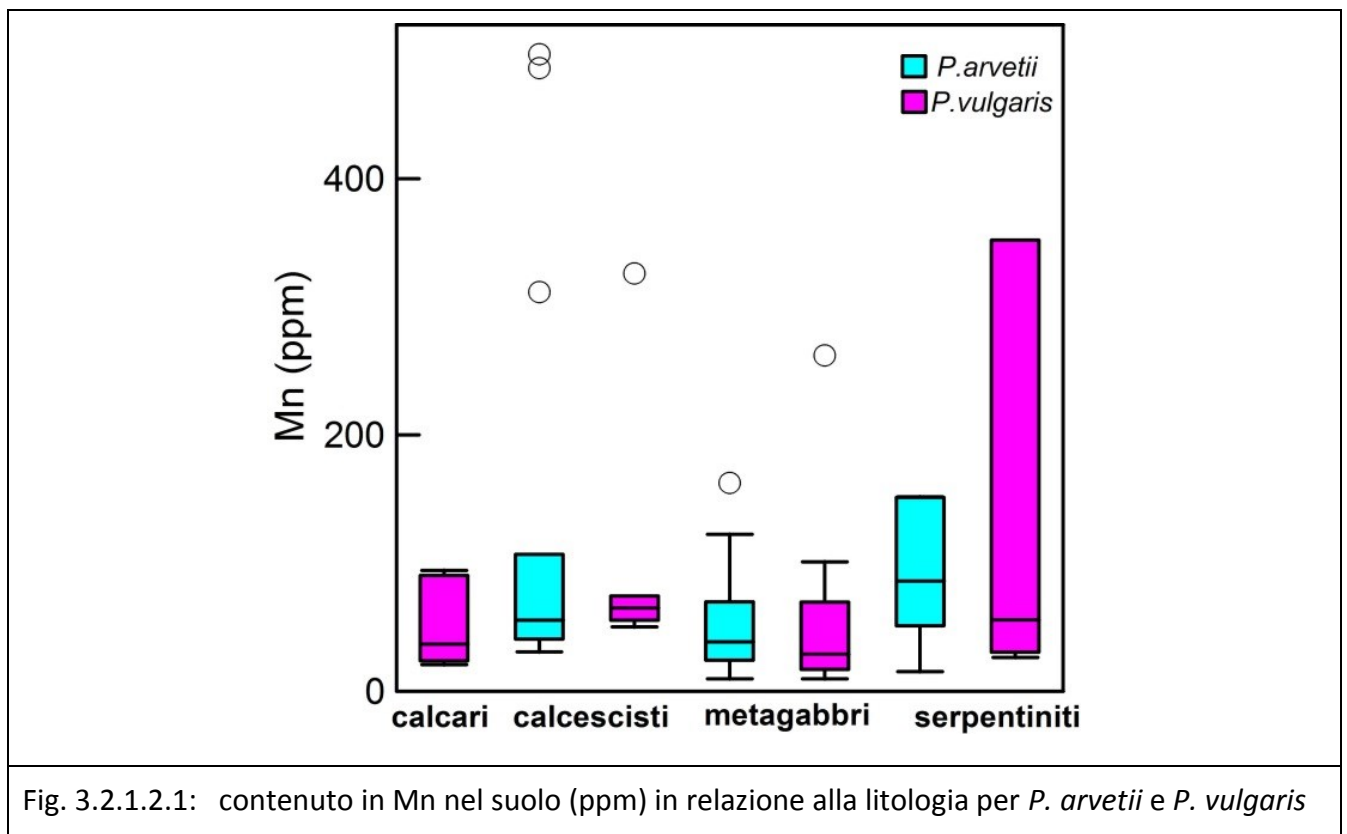


Fig. 3.2.1.2.1: contenuto in Mn nel suolo (ppm) in relazione alla litologia per *P. arvetii* e *P. vulgaris*

3.2.1.3 NICHEL

Il nichel è un componente dell'ureasi nelle piante superiori ed è pertanto necessario per evitare accumuli locali di urea, sostanza in grado di determinare necrosi fogliare. Il contenuto di nichel negli organi di piante superiori è generalmente compreso fra 1 e 10 $\mu\text{g/g}$ di sostanza secca.

Il Ni è elemento associato alle rocce femiche, in quanto presente in soluzione solida soprattutto nelle olivine e nei minerali del serpentino. Non è invece presente in minerali formati in ambito sedimentario, per cui se ne prevede una assenza nelle rocce carbonatiche e nei calcescisti. E' necessario sottolineare tuttavia che nelle zone esplorate delle Alpi occidentali le litologie serpentinitiche sono frequentemente associate a litologie a calcescisti.

Analizzando i dati (fig. 3.2.1.3.1) si osserva che i valori minimi di Ni osservati nelle rocce serpentinitiche sono significativamente superiori ai massimi delle altre litologie; l'apparente eccezione relativa ai calcescisti che registrano valori alti è probabilmente dovuta alla contaminazione che avviene quando questa litologia si trova in associazione con le serpentiniti (outliers).

Non vi sono differenze significative fra i siti a *P. arvetii* rispetto a quelli a *P. vulgaris* così come fra le altre due specie (tabb. 3.1.1 e 3.1.2).

Il Ni è un elemento critico per la sua tossicità e le quantità riscontrate, sebbene mai tali da dichiarare la pericolosità del suolo (fissata a 800 ppm), sono in alcuni casi abbastanza elevati.

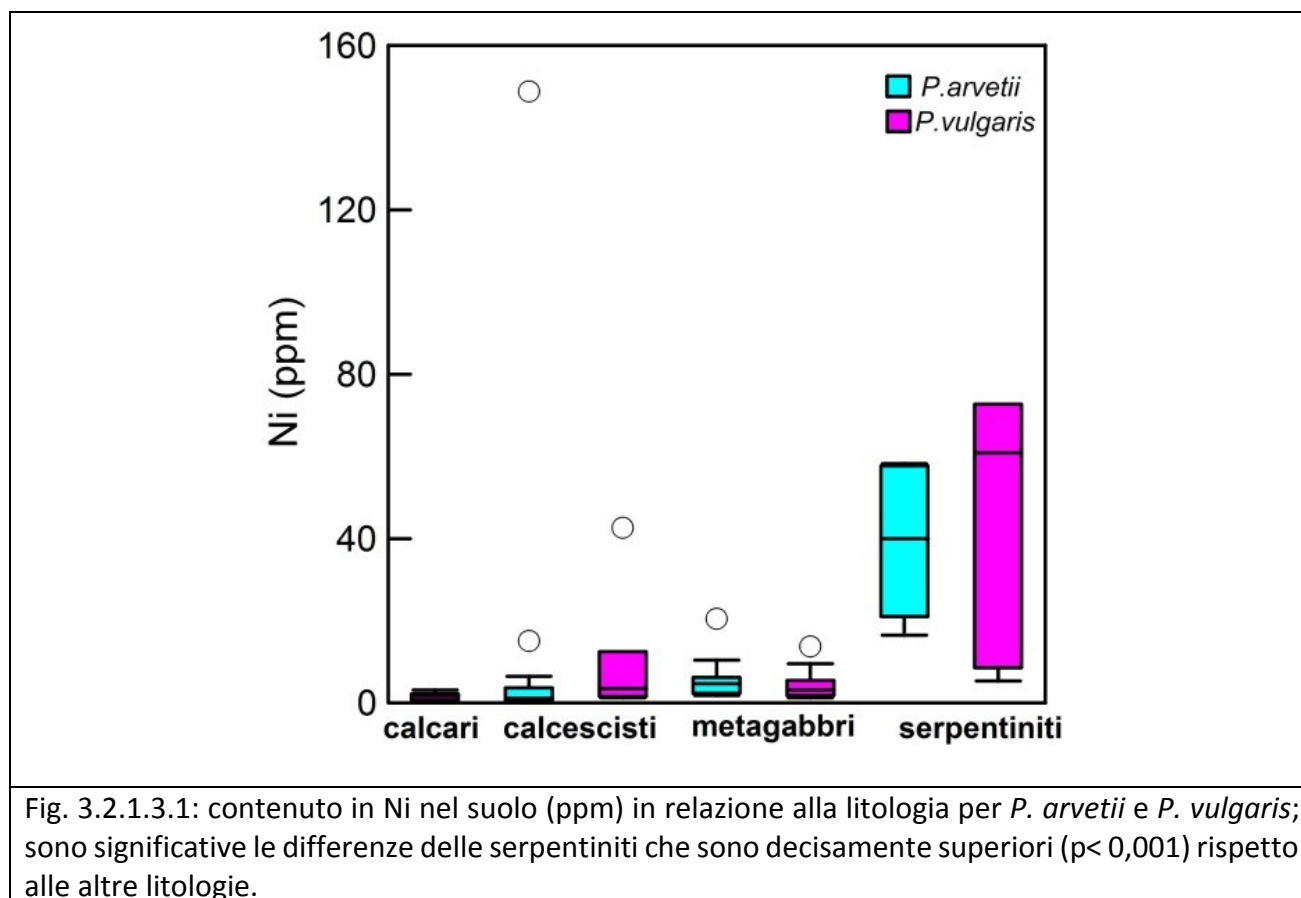
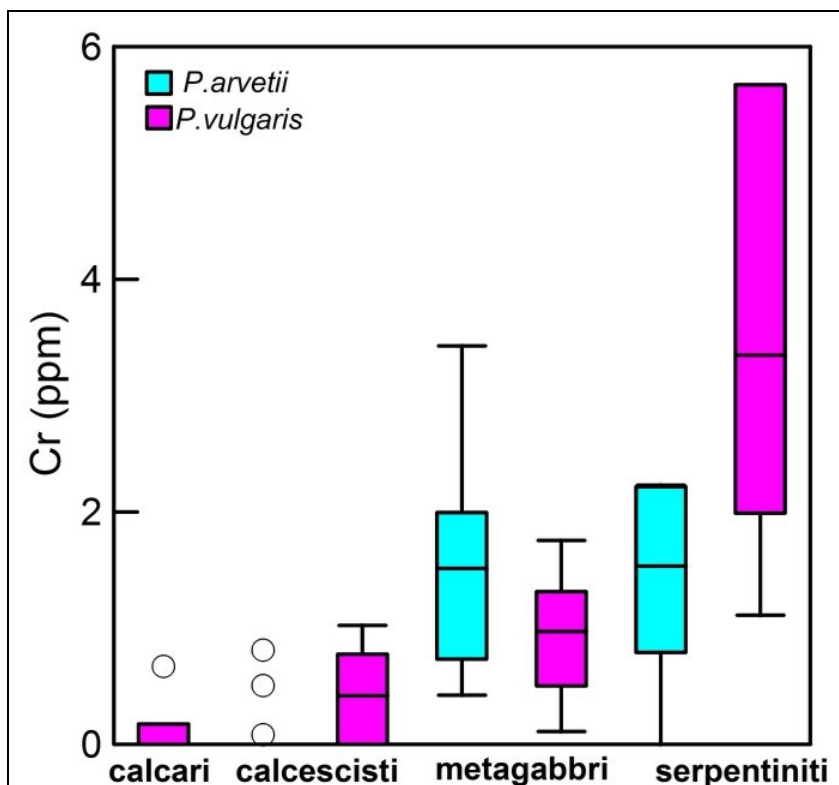


Fig. 3.2.1.3.1: contenuto in Ni nel suolo (ppm) in relazione alla litologia per *P. arvetii* e *P. vulgaris*; sono significative le differenze delle serpentiniti che sono decisamente superiori ($p < 0,001$) rispetto alle altre litologie.

3.2.1.4 CROMO

I livelli di cromo nelle foglie di piante viventi in suoli o in terreni di coltura in cui non sia stato aggiunto cromo variano da 0,2 a 4 ppm. Alti livelli di cromo si rinvencono in piante che vivono su suoli serpentinitici e si ritiene che la loro crescita limitata possa essere dovuta a livelli inibenti di cromo e di altri elementi quali il nickel nei loro tessuti. I livelli di cromo in alcune piante che crescono su suoli serpentinitici varia da 1000 a 2000 ppm, mentre le stesse specie, cresciute su altri substrati presentano livelli inferiori a 30 ppm (Läuchli & Bielecki, 1983).

Anche il cromo è un elemento tipicamente presente nei silicati di Fe e Mg, soprattutto pirosseni e negli spinelli. La distribuzione per litologia mostra quindi l'usuale preferenza per le litologie femiche dei metagabbri e ancora più nelle ultrafemiche quali le serpentiniti. Vi sono



tuttavia alcune differenze rispetto a quanto osservato per Fe, Ni e Mn:

- 1) un notevole numero di campioni presenta valori nulli, con una mediana a zero per calcari e calcescisti;
- 2) si registrano per la dolomia valori anomali non facilmente interpretabili,
- 3) valori nulli sono osservati anche nelle litologie metagabbri e serpentiniti.

P. arvetii e *vulgaris* presentano contenuti di Cr da nulli a relativamente elevati, soprattutto in alcuni outliers (fig. 3.2.1.4.1), tuttavia le differenze fra le due specie non sono significative, anche se una maggiore adattabilità di *P. arvetii* sembra presente, così come non lo sono le differenze fra le altre due specie. In generale tuttavia il contenuto di Cr è molto ridotto, al limite della misurabilità.

Fig. 3.2.1.4.1: contenuto in cromo (ppm) in relazione alla litologia per *P. arvetii* e *P. vulgaris*. Vi sono differenze altamente significative ($p < 0,001$) fra serpentiniti e metagabbri rispetto a calcari e calcescisti

3.2.1.5 CALCIO

Il Ca a livello cellulare è un elemento strutturale essenziale in quanto entra nella costituzione della parete cellulare. La carenza di questo elemento pregiudica la germinazione del polline e la crescita del tubetto pollinico e causa danni ai meristemi, soprattutto a quello radicale; entra inoltre nella formazione di molti enzimi e nei fenomeni di regolazione di altri cationi. Sotto l'influenza di diversi fattori esterni quali il freddo e il vento avviene un aumento della concentrazione di Ca nel citoplasma in grado di influenzare l'attività di molti enzimi (Sitte *et al.*, 2004). Peraltro concentrazioni elevate di Ca possono deprimere l'assorbimento dei cationi (es. Mn^{2+} , Zn^{2+}) e aumentare l'assorbimento di anioni (Br^- , SO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$), condizionando l'accesso di questi ioni ai siti di assorbimento (Läuchi & Bielecki, 1983).

La distribuzione attesa, dal punto di vista litologico per il Ca è complementare a quella per il Fe ed elementi associati: il Ca è presente nei carbonati, in particolare nella calcite ($CaCO_3$) nei calcari e calcescisti e nella dolomite ($CaMg(CO_3)_2$) nella dolomia; è anche presente in minore quantità nei minerali femici dei metagabbri, che sono tuttavia meno alterabili dei carbonati. Nel serpentino è invece assente, ma nella serpentinite si riscontrano vene di carbonato di Ca, che rendono le serpentiniti più ricche in Ca dei metagabbri. Tale distribuzione si osserva chiaramente tra le litologie, con la concentrazione di Ca che diminuisce nell'ordine da calcari, dolomie, calcescisti serpentiniti a metagabbri, pur con una certa variabilità e sovrapposizione (fig. 3.2.1.5.1).

Non vi sono differenze significative né fra siti a *P. vulgaris* e *P. arvetii*, né fra quelli a *P. poldinii* e *P. mariae* (tabb. 3.1.1 e 3.1.2).

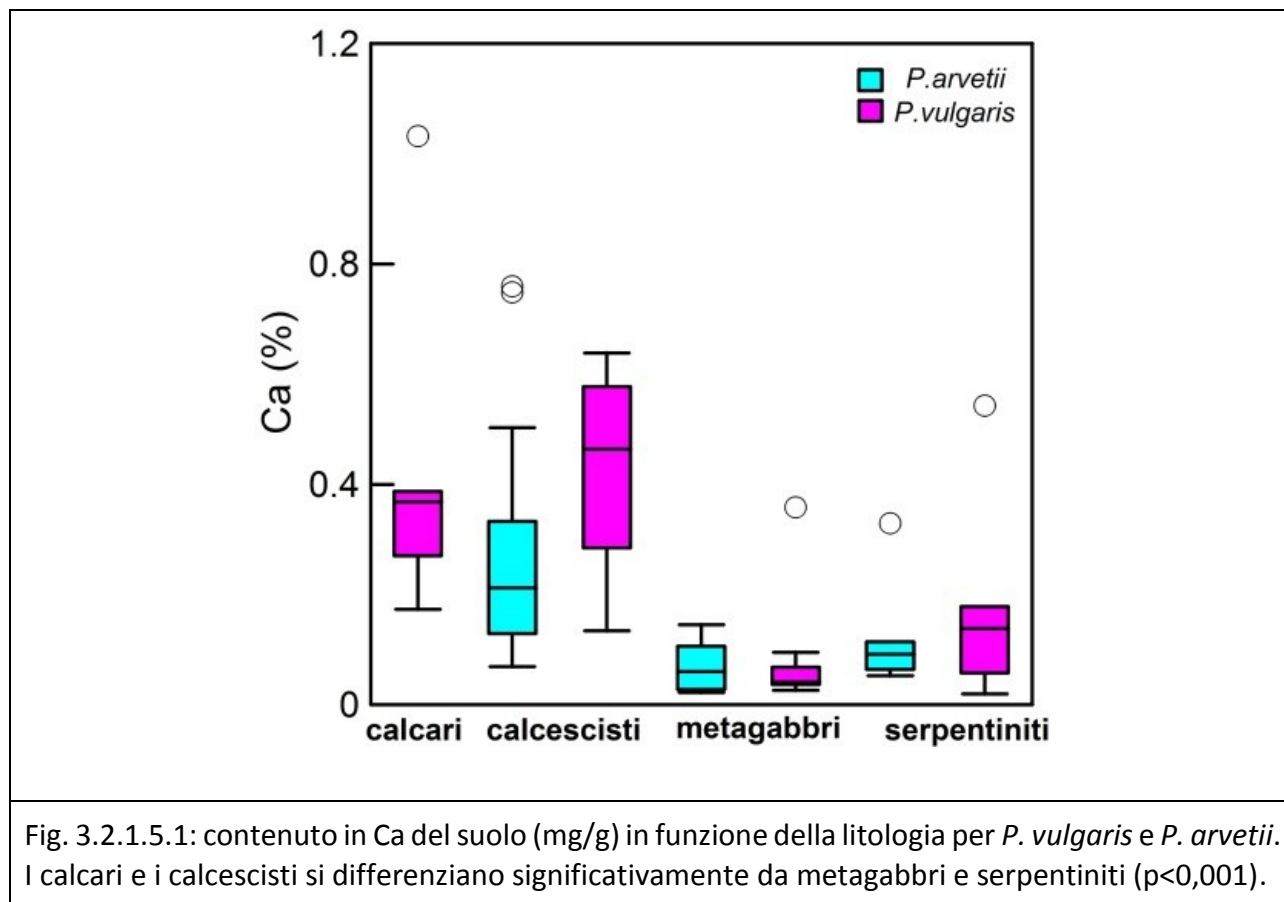


Fig. 3.2.1.5.1: contenuto in Ca del suolo (mg/g) in funzione della litologia per *P. vulgaris* e *P. arvetii*. I calcari e i calcescisti si differenziano significativamente da metagabbri e serpentiniti ($p < 0,001$).

3.2.1.6 MAGNESIO

Il magnesio è elemento indispensabile in quanto costituente delle clorofille che contengono il 10% del Mg fogliare; complessivamente il Mg totale dei cloroplasti ne costituisce spesso più della metà; inoltre è cofattore in numerose reazioni enzimatiche, soprattutto in quelle a cui partecipa l'ATP. Peraltro il Mg ha effetto altamente tossico in soluzione pura e ostacola a concentrazioni elevate l'assorbimento di potassio dal mezzo. A sua volta l'assorbimento del Mg^{2+} è inibito da altri cationi, per es. K^+ , NH_4^+ , Ca^{2+} , Mn^{2+} e H^+ ; la carenza di Mg, dovuta all'acidificazione del suolo, viene considerata fra le cause dei danni alle foreste in determinati siti.

Il Mg è presente nei minerali delle rocce femiche e nella dolomia. Nei calcescisti e nei calcari viceversa è presente solo in quantità minori. Le analisi dei suoli confermano la maggior presenza di magnesio in dolomie e serpentiniti, ma non nei metagabbri (fig. 3.2.1.6.1). La ragione è probabilmente in una minore solubilità nei silicati anidri che costituiscono i metagabbri. L'anomalia sui metagabbri e la notevole variazione del contenuto di magnesio nelle dolomie (Azzaro *et al.*, 1987) mostra come nel caso del magnesio una correlazione diretta elemento nella roccia - elemento nel suolo non sia possibile.

Il contenuto di magnesio è altamente significativo nel differenziare tra loro le pinguicole di stillicidio, con i suoli su cui vive *P. poldinii* con un contenuto significativamente superiore ($p < 0,001$) rispetto a quelli su cui vive *P. mariae*. Si noti che entrambe queste pinguicole sono presenti su dolomia, ma *P. poldinii* sembrerebbe la più adattata a vivere su carbonati ad alto contenuto di magnesio (fig. 3.2.1.6.2).

Tra *P. arvetii* e *P. vulgaris* non sembra esservi differenza, ma analogamente al calcio, anche per il magnesio sembra esserci maggiore tollerabilità da parte di *P. vulgaris* (fig. 3.2.1.6.1).

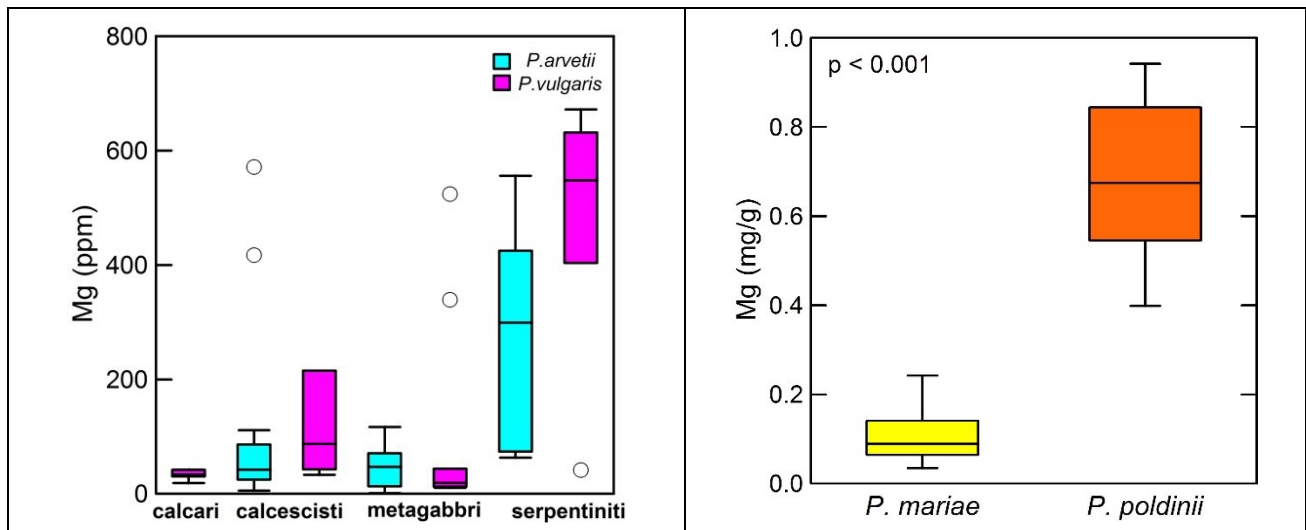


Fig. 3.2.1.6.1: contenuto in Mg del suolo in relazione alla litologia relativamente a *P. arvetii* e *P. vulgaris*; il Mg è legato alle rocce serpentinitiche. Tuttavia a parità di litologia i siti a *P. vulgaris* differiscono significativamente rispetto a quelli a *P. arvetii* ($p < 0,05$).

Fig. 3.2.1.6.2: contenuto in Mg del suolo in relazione all'occorrenza di *Pinguicula*. E' altamente significativa la differenza fra *P. poldinii* e *P. mariae* ($p < 0,001$).

3.2.1.7 Ca/Mg

Il rapporto Ca/Mg è un risultato della combinazione delle osservazioni di cui sopra, a cui si rimanda; esso permette di differenziare tra le varie litologie, con una variazione continua tra calcari, calcescisti, dolomia, metagabbri e serpentiniti. Salvo che nelle serpentiniti esistono tuttavia numerosi outliers (fig. 3.2.1.7.1).

Dal punto di vista della differenziazione ecologica tra le specie, l'elevato contenuto di Mg dei substrati su cui vive *Pinguicula poldinii* porta questo rapporto ai valori minimi, ben distinto da *P. mariae* ($p < 0,001$) (fig. 3.2.1.7.2); non vi sono invece differenze significative fra i substrati a *P. vulgaris* rispetto a quelli a *P. arvetii* (fig. 3.2.1.7.1).

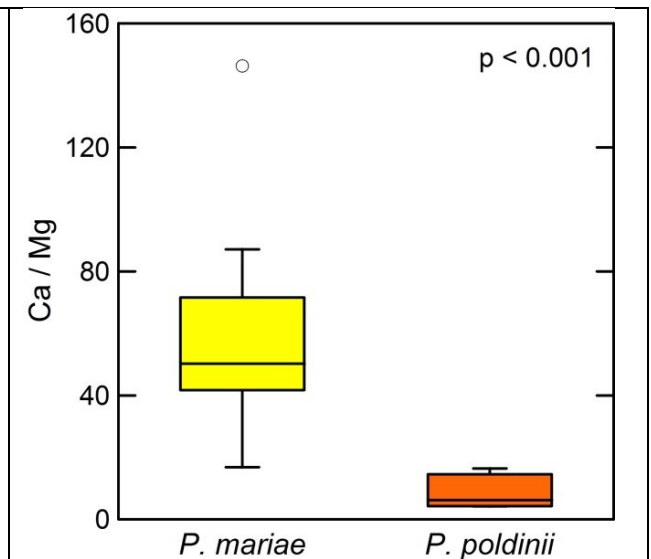
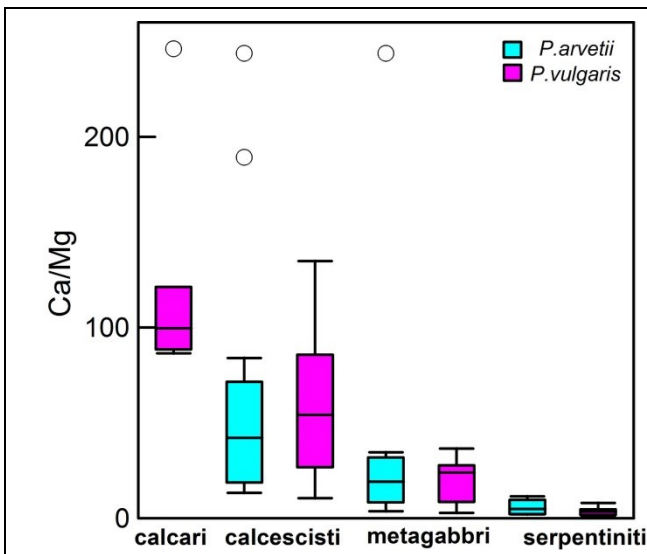


Fig. 3.2.1.7.1: Ca/Mg su differenti litologie in cui sono present *P. arvetii* e *P. vulgaris*. E' evidente il bassissimo rapporto nelle serpentiniti rispetto a metagabbri, calcari e calcescisti ($p < 0,001$); sono inoltre significative le differenze dei calcari rispetto a metagabbri ($p < 0,01$) e dei calcescisti rispetto ai metagabbri ($p < 0,05$), mentre non vi sono differenze significative fra le due specie.

Fig. 3.2.1.7.2: Ca/Mg nel suolo in *Pinguicula*. Sono significative le differenze di *P. arvetii* rispetto a *P. mariae* ($p < 0,05$) e *P. poldinii* ($p < 0,01$) e altamente significative quelle fra *P. mariae* e *P. poldinii* ($p < 0,001$)

3.2.2 ELEMENTI BIODERIVATI

3.2.2.1 SODIO E POTASSIO

Il sodio fa parte degli elementi in traccia che, insieme a Ni, Se, Co e Si è necessario solo per alcune particolari piante superiori in quanto è un elemento normalmente utilizzato solo da molte alghe marine e di acqua salmastra, oltre che da numerosi cianobatteri di acqua dolce.

Il K^+ è il solo catione monovalente che risulti essenziale per tutte le piante; il suo ruolo principale è quale cofattore nelle reazioni enzimatiche e grazie alla sua preminenza fra le componenti minerali della cellula quale agente osmotico e quale regolatore del pH. Anche per la sua azione di cofattore è importante l'elevata concentrazione, in quanto K^+ ha bassa affinità verso i ligandi organici. L'alta concentrazione di K^+ nella pianta (da 100 a 120 mM nel citoplasma, tra 20 e 200 mM nei cloroplasti) viene conseguita ad opera di meccanismi ad alta affinità per questo ione.

Secondo Adamec (1997) la carnivoria stimolerebbe l'assorbimento di K, Ca e Mg da parte delle radici delle piante. Tali elementi potrebbero quindi essere limitanti per la crescita vigorosa delle piante carnivore in ambiente naturale con abbondanza di prede (Adamec, 1997), qualora il substrato ne sia povero o privo.

Sodio e potassio vengono considerati insieme in quanto elementi importanti per la vita, specialmente il potassio, il quale risulta significativamente correlato alla materia organica (tab. 3.1.3

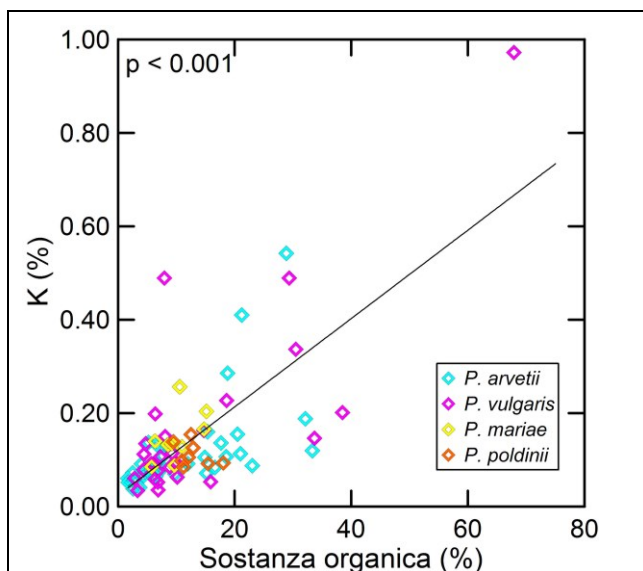


Fig. 3.2.2.1.1: correlazione altamente significativa fra concentrazione di K e sostanza organica nei suoli ($p < 0,001$).

e figg. 3.2.2.1.1), ma scarsamente presenti in tutte le litologie campionate. Sodio e potassio sono infatti presenti nelle rocce acide ricche in feldspati, quali gneiss e graniti. Tali litologie non sono presenti nell'area d'indagine, per cui non è possibile differenziare sodio o potassio per litologia o per specie.

In effetti il potassio osservato proviene in prevalenza dalla sostanza organica presente nei terreni, piuttosto che dal substrato, come è mostrato dalla elevata correlazione tra potassio e sostanza organica (fig. 3.2.2.1.1), correlazione che resta significativa anche eliminando i due valori più ricchi in potassio ($p < 0.001$). Risulta in particolare elevato il valore di potassio in una delle due stazioni campionate presso la torbiera di Lac Falin, valore correlato con una anomala abbondanza di sostanza organica.

3.2.2.2 FOSFORO

Il fosforo costituisce un importante macronutriente minerale, assorbito per lo più come H_2PO_4^- . La sua principale funzione è legata alla sua presenza in importanti componenti strutturali della cellula (fosfolipidi) e alla sua partecipazione al bilancio energetico cellulare.

Il contenuto di fosforo rientra tra i parametri legati alla materia organica, e poco influenzati dalla litologia. Infatti il fosforo è presente in quantità minori, come minerale apatite, in buona parte delle rocce. Vi è infatti una dipendenza significativa tra fosforo totale e sostanza organica (fig. 3.2.2.4.2), e tra fosforo e azoto totale (fig. 3.2.2.3.2); non è invece significativa la correlazione tra fosforo e potassio e fosforo e sodio.

L'intervallo di fosforo totale risulta piuttosto elevato in *Pinguicula vulgaris* e *P. arvetii*, con un intervallo più esteso per *Pinguicula arvetii* (tab. 3.1.1). I valori si collocano in un intervallo inferiore per le pinguicole di stillicidio (tab. 3.1.2), presumibilmente a causa di una ridotta strutturazione del suolo su cui vivono, costituito da una minima quantità di terra su cui sono presenti estese coperture di cianoficee. All'interno dei due gruppi non vi sono differenze significative fra le specie per questo parametro.

3.2.2.3 AZOTO E RAPPORTO N/P

L'azoto è un elemento chiave per la fisiologia delle piante e degli esseri viventi in generale. Oltre che come costituente essenziale di amminoacidi e proteine, l'azoto riveste un ruolo importante per il bilancio degli ioni e per la regolazione dell'osmosi; esso rappresenta dall'1 al 3% della biomassa secca delle piante. La concentrazione di azoto nelle piante si colloca generalmente al quarto posto, dopo il carbonio e gli elementi dell'acqua (H e O).

L'azoto viene di regola assorbito dall'ambiente come nitrato, più raramente come NH_4^+ o come N_2 . Nelle piante verdi circa la metà dell'azoto totale e circa il 70% di quello fogliare sono ubicati nei cloroplasti. Viene riportato che una maggior densità di radici nel suolo, generalmente associato con un sistema radicale più ramificato migliorerebbe l'efficienza nell'assorbimento dell'N (Eshel & Beeckman, 2013).

Nel suolo l'azoto è contenuto negli amminoacidi per una quota variabile fra il 33 e il 42%, negli amminozuccheri dal 4 al 7%, nello ione ammonio (NH_4^+) dal 18 al 32% (Sequi, 1989). In media il 40% dell'azoto dei suoli è legato a proteine. Le piante assorbono azoto dal suolo prevalentemente in forma nitrica NO_3^- e ammoniacale (NH_4^+) (Sequi, 1989).

L'azoto è un costituente essenziale della materia organica. A differenza di gran parte degli elementi considerati in precedenza è molto scarso nelle rocce. In metagabbri e ofioliti delle aree di studio (Monviso e Queyras) viene riportato che l'azoto è presente con concentrazioni tra 2 e 55 ppm (Busigny *et al.*, 2011), mentre le concentrazioni osservate nei terreni analizzati sono di due ordini di grandezza superiori (tabb. 3.1.1 e 3.1.2). Infatti la distribuzione del contenuto di azoto nei terreni non risulta essere controllato dalla litologia.

I contenuti di azoto da noi individuati variano tra 0,04% e 1,62%. Nei suoli su cui cresce *P. arvetii* prevalgono valori mediamente più bassi rispetto a *P. vulgaris*, ma la differenza fra le due specie non è significativa (tab. 3.1.1). Nonostante si osservi una maggior tolleranza nei confronti di valori più elevati da parte di *P. vulgaris* rispetto a *P. arvetii* non si rinvengono differenze statisticamente significative fra loro così come fra *P. mariae* e *P. poldinii*.

La variabilità che viene riportata dalla letteratura per questo elemento nei suoli è elevata: secondo Sowden *et al.* (1977), che hanno esaminato la distribuzione dei composti azotati in campioni provenienti da suoli formati in condizioni climatiche e geologiche molto differenti il contenuto totale di N varia da 0,01 a 1,61%. Nei terreni agrari raramente l'azoto totale raggiunge lo 0,2%, nei terreni di montagna la percentuale di azoto risulta sempre più elevata; da un valore medio di 0,3% si può salire, eccezionalmente fino all'1% (prati alpini) e nei terreni torbosi si può raggiungere anche il 2,5% (Sequi, 1989).

I valori di azoto misurato in questo studio sono compresi fra quelli caratteristici dei terreni poveri dal punto di vista del contenuto in N a terreni estremamente dotati; pertanto non si può genericamente affermare che le pinguicole vivano in terreni poveri.

L'ipotesi sostenuta da Aldenius *et al.* (1983), che ritengono che *P. vulgaris* utilizzi sia N che P proveniente dagli insetti, ma anche altri elementi chimici per incrementare l'assorbimento radicale di N, in terreni poveri di azoto non sembra quindi estensibile a tutte le stazioni esaminate. Peraltro altri autori (Karlsson *et al.*, 1991) hanno messo in evidenza come *P. alpina* e *P. vulgaris* vivano in suoli relativamente ricchi dal punto di vista minerale, rispetto ad altre specie carnivore quali *Drosera rotundifolia* e *Pinguicula villosa*.

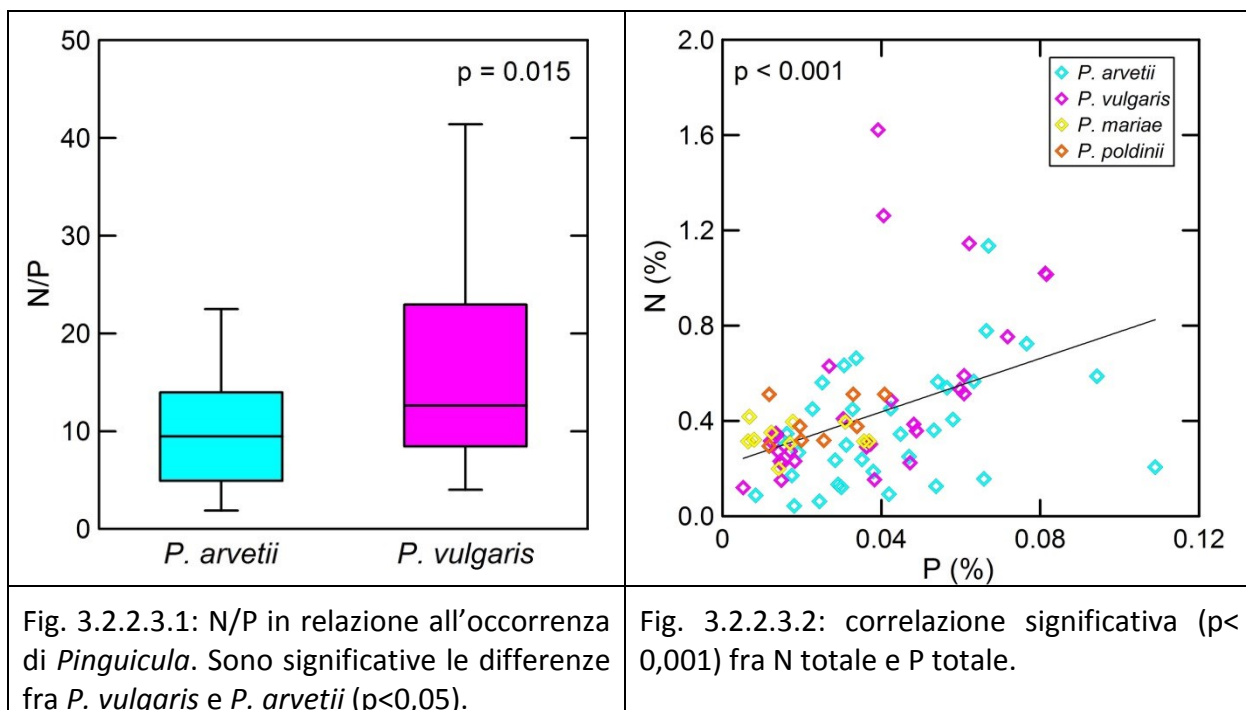
Tra i parametri bioderivati del suolo analizzati, il rapporto N/P è un importante indicatore, che permette di verificare la presenza equilibrata di questi elementi fondamentali per la vita. Nei

siti studiati azoto e fosforo sono correlati tra loro (fig. 3.2.2.3.2) e con la sostanza organica (figg. 3.2.2.4.2 e 3.2.2.4.3).

Il rapporto N/P mostra differenze significative fra i siti occupati da *P. arvetii* e da *P. vulgaris*, con i valori maggiori nei siti a *P. vulgaris* (fig. 3.2.2.3.1 e tab. 3.1.1). Ciò dipende dalla concomitanza dei maggiori valori nell'azoto totale e i minori valori di fosforo totale in questi plot se paragonati con quelli a *P. arvetii*. Questa differenza è compatibile con gli ambienti significativamente più umidi in cui vive *P. vulgaris*, nei quali vi è una tendenza alla concentrazione dell'azoto ed alla lisciviazione del fosforo (Craft & Chiang, 2002).

Dal punto di vista del contenuto degli elementi N e P nei tessuti vegetali e a titolo puramente indicativo del loro fabbisogno la letteratura riporta (Koerselman & Meuleman, 1996) che il rapporto N/P nelle piante è normalmente compreso fra 14 e 16. Valori inferiori a 14 indicano una limitazione dell'N, mentre un valore superiore a 16 indica una limitazione del P. Esaminando i dati si rileva che per quello che riguarda i suoli una forte variabilità nei suoli con valori minimi e massimi ben al di là di tale intervallo (da 2 a 62), anche se il valore medio lo è ($14,8 \pm 10,9$). Nei suoli relativi alle stazioni di *P. arvetii* risulterebbe in media una carenza di azoto rispetto al fosforo, mentre le stazioni di *P. vulgaris* avrebbero già nel suolo una quantità equilibrata del rapporto N/P (tab. 3.1.1).

I substrati analizzati su cui vivono le pinguicole di stillicidio presentano invece una forte prevalenza dell'azoto. Questa presenza elevata, in ambienti molto poveri di materia organica, suggerisce che l'azoto rinvenuto nei campioni di suolo possa provenire dalle estese coperture di cianobatteri, fissatori di azoto atmosferico, rinvenute sulle rocce stillicidiose su cui vivono *P. mariae* e *P. poldinii*.



3.2.2.4 SOSTANZA ORGANICA E RAPPORTO C/N

Il parametro sostanza organica misura l'insieme della sostanza organica presente nel suolo; tale componente risulta costituita, in modo significativo da composti azotati. Si ha pertanto una correlazione della sostanza organica con l'azoto nel suolo, oltre che con il fosforo totale (figg. 3.2.2.4.2 e 3.2.2.4.3). La sostanza organica è presente nei suoli in quantità molto variabili: vengono riportati in letteratura valori da inferiori a 1,5% per terreni poveri sino a superare il 20% in quelli definiti organici o torbosi (Giardini, 2002).

Anche le misure di sostanza organica riportate in questo studio sono molto variabili, tra 1,7 e 77%, con media pari a $13,4 \pm 12,8$. Per *P. arvetii* i valori oscillano fra 1,7 e 33,3% con media pari a $11,6 \pm 8,8$, mentre per *P. vulgaris* l'intervallo è $2,8 \div 77\%$ con media pari a $14,9 \pm 15,2$. Per *P. mariae* l'intervallo è più ristretto $5,7 \div 15,1$ con media a $10,02 \pm 3,1$; per *P. poldinii* l'intervallo è compreso fra 9,5 e 18, con media pari a $12,8 \pm 2,7$ (tabb. 3.1.1 e 3.1.2).

I suoli delle specie esaminate presentano pertanto intervalli più o meno ampi, indicando che le specie studiate riescono in alcuni casi ad adattarsi a suoli estremamente diversificati da questo punto di vista, in particolare *P. vulgaris* si presenta estremamente versatile. Mentre non vi sono differenze significative per questo parametro del suolo fra *P. arvetii* e *P. vulgaris*, la differenza risulta significativa per *P. mariae* e *P. poldinii* con i valori minori per *P. mariae* (fig. 3.2.2.4.1)

Un altro aspetto interessante relativamente alla sostanza organica è la valutazione del rapporto C/N, in cui il contenuto di carbonio viene stimato proprio dalla sostanza organica. Infatti se non si dispone, come nel nostro caso, del valore relativo al contenuto del carbonio nel suolo, questo è stimabile in modo attendibile dividendo il valore di sostanza organica per il coefficiente di 1,72 (Giardini, 2002).

Sono ritenuti bassi valori del rapporto C/N intorno a 5, indice di una mineralizzazione eccessiva della sostanza organica, alti fra 20 e 40, indice di basso tenore in sostanza organica oppure di un eccessivo tenore in sostanza organica indecomposta a causa di un'umificazione stentata per carenza di azoto. In entrambi i casi (rapporto basso o alto) il terreno è ritenuto poco fertile in quanto

gli elementi nutritivi sono poco disponibili o perché immobilizzati in complessi o perché dilavati.

Valori intorno a 10 sono ritenuti buoni. I suoli esaminati relativi a quattro specie di *Pinguicula* non presentano differenze statisticamente significative; tuttavia si può osservare in tabb. 3.1.1 e 3.1.2 come la specie che presenta l'intervallo più ampio di variazione sia *P. vulgaris*, unica con valori massimi piuttosto alti, superiori a 40, seguita da *P. arvetii*, *P. poldinii* e *P. mariae*.

I valori C/N risultano distribuiti in modo normale con una mediana di 17,2 (fig. 3.2.2.4.4)

Rispetto al valore ideale di 10, l'indicazione è che nella maggior parte dei campioni si ha un eccessivo tenore in sostanza organica indecomposta a causa di un'umificazione

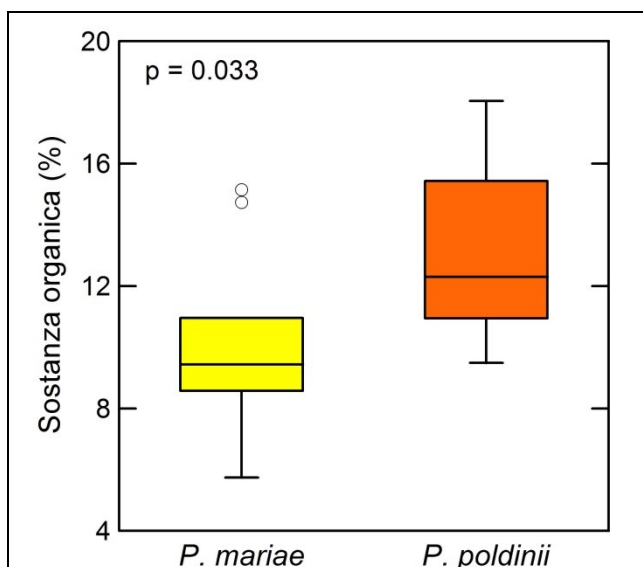


Fig. 3.2.2.4.1: differenza significativa ($p < 0,05$) fra *P. mariae* e *P. poldinii* relativamente alla percentuale di sostanza organica nel suolo

stentata per carenza di azoto, e dilavamento delle sostanze nutritive. L'indicazione è coerente con l'ambiente di torbiera o di ruscellamento superficiale su cui sono state ritrovate la maggior parte delle pinguicole, in particolare *P. vulgaris*.

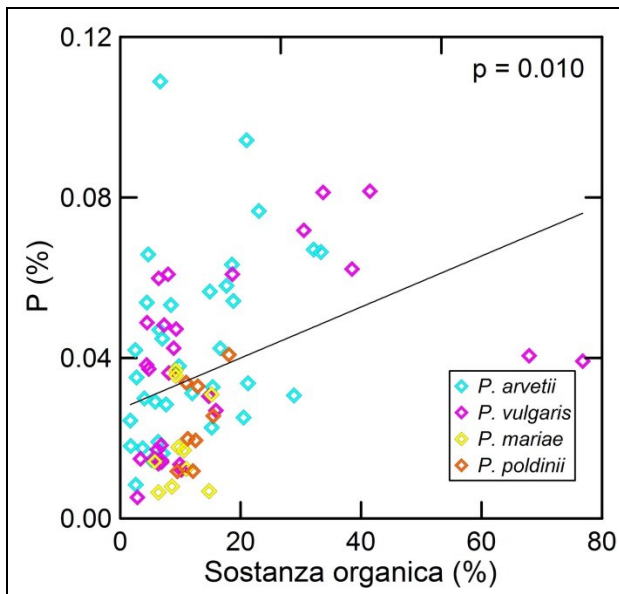


Fig. 3.2.2.4.2: correlazione positiva fra sostanza organica e contenuto in P_{tot} % del suolo in *Pinguicula*.

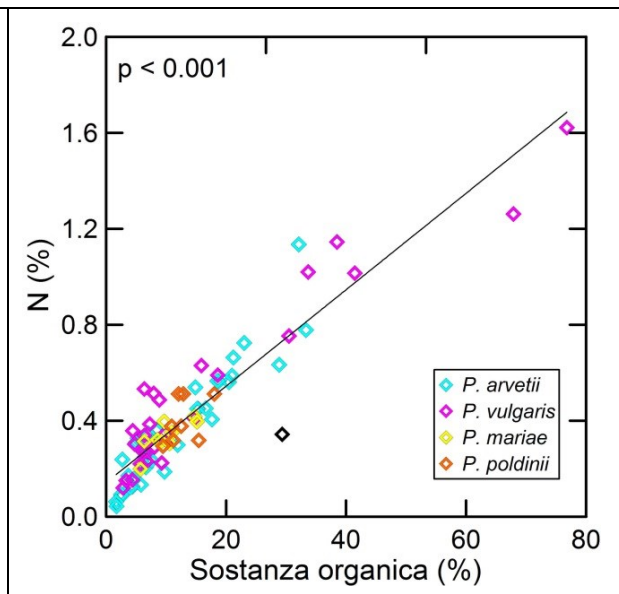
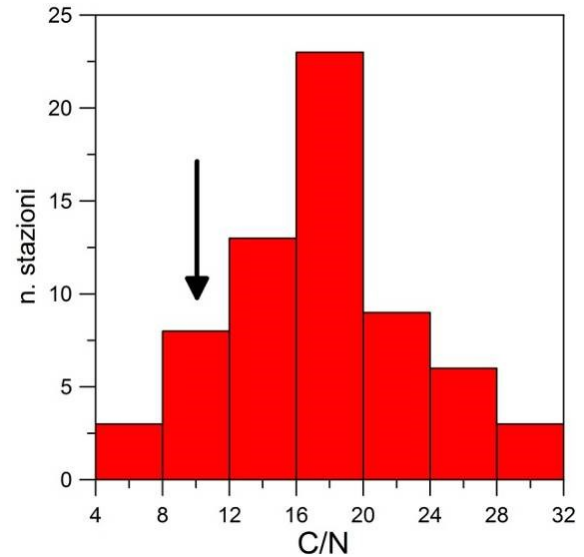


Fig. 3.2.2.4.3: correlazione positiva fra sostanza organica e contenuto in N_{tot} % del suolo in *Pinguicula*.

Fig. 3.2.2.4.4: distribuzione normale dei valori di frequenza relativamente al rapporto C/N nei campioni di suolo esaminati. La freccia indica il valore ottimale intorno a 10.



3.2.2.5 COPERTURA VEGETALE

Viene qui considerato il parametro di copertura vegetale, correlato alla biomassa presente nel sito, che, indirettamente, fornisce la base della materia organica disponibile. Il parametro è correlato con il contenuto di P (fig. 3.2.2.5.2) ed il rapporto N/P ($p = 0,003$ e $0,004$ rispettivamente) (tab. 3.4.1).

Questa componente, ottenuta in campo dalla valutazione percentuale della copertura vascolare e muscinale indica la densità vegetale dei siti indagati. Dal punto di vista della differenziazione tra le specie, la copertura delle specie vascolari presenta differenze significative fra i siti delle due specie *P. vulgaris* e *P. arvetii* (figg. 3.2.2.5.1, 3.2.2.5.3, 3.2.2.5.4 e tab. 3.1.1), mentre non vi sono differenze significative per quanto riguarda la copertura muscinale o quella algale, presente solo in pochi siti e con valori bassi.

In *P. mariae* e *P. poldinii* i valori di copertura vascolare sono decisamente più bassi (fig. 3.2.2.5.5 e tab. 3.1.2) e non vi sono fra i siti in cui vivono queste due specie differenze significative per questo parametro, né per le coperture muscinali. Queste due specie, che vivono

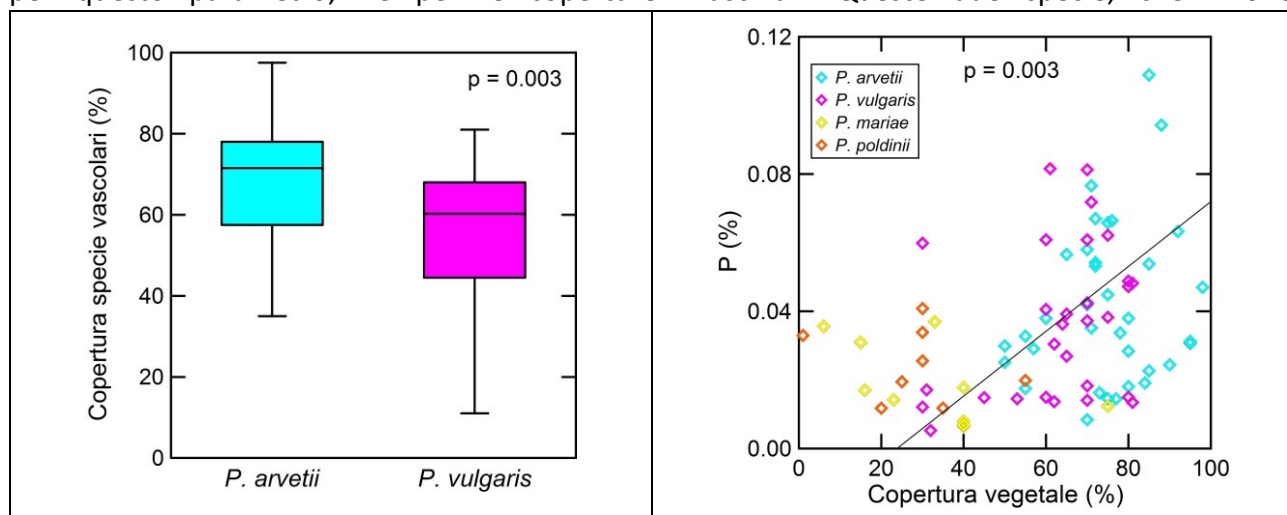


Fig. 3.2.2.5.1: copertura percentuale di specie vascolari in *P. arvetii* e *P. vulgaris*. Si evidenzia una differenza significativa fra *P. arvetii* e *P. vulgaris* ($p < 0,01$).

Fig. 3.2.2.5.2: correlazione fra copertura vegetale totale e contenuto in P nel suolo ($p < 0,01$)



Fig. 3.2.2.5.3: copertura vegetale, costituita prevalentemente da specie vascolari, in un rilievo a *P. arvetii*.



Fig. 3.2.2.5.4: copertura vegetale costituita prevalentemente da briofite in un rilievo a *P. vulgaris*.

prevalentemente su roccia stillicidiosa calcarea si accompagnano frequentemente ad estese coperture algali rappresentate da cianobatteri (tab. 3.1.2).

Fig. 3.2.2.5.5: a destra copertura vegetale, costituita prevalentemente da feltro di cianobatteri, in un rilievo a *P. poldinii* in Val Lamén.

Sotto: il masso mette in evidenza la quasi totale assenza di copertura vegetale delle pingüicole di stillicidio. In questo caso stazione del Lago Trombacco a *P. mariae*.



3.3 INDICATORI ECOLOGICI DI ELLENBERG (ELLENBERG'S INDICATOR VALUES-EIV)

I valori ottenuti dei parametri ecologici di Ellenberg sono riportati di seguito in tabella (tab. 3.3.1) e confrontati con quelli riportati in letteratura da vari autori per *P. vulgaris* e *P. arvetii*. Come riferimento per *P. arvetii* vengono riportati i valori EIV relativi a *P. leptoceras*, in quanto mancano valori di riferimento per *P. arvetii* e *P. leptoceras* è la specie a lei più affine. Si precisa che questo approccio non è stato utilizzato per *Pinguicula mariae* e *P. poldinii* perché, nella maggior parte dei rilievi una componente importante della copertura è costituita come riportato in tab. 3.1.2 e nel paragrafo 3.2.2.5 da cianobatteri, di cui non sono note le preferenze ecologiche.

Tutti gli indicatori ecologici calcolati sulla base dell'analisi floristica effettuata mostrano una differenza significativa fra i plot colonizzati dalle due specie in studio, ad eccezione della reazione del suolo (R) e dei nutrienti (N) (tab. 3.1.1). Temperatura ed umidità risultano superiori nei plot occupati da *P. vulgaris*, mentre continentalità e luce sono significativamente maggiori in quelli relativi a *P. arvetii* (fig. 3.3.1).

I presenti risultati sugli indicatori permettono di definire i valori ecologici relativi a *Pinguicula arvetii*, che, in quanto *taxon* di recente riconoscimento (Kerguelen, 1993), le conoscenze sulla sua autoecologia in campo sono limitate ad indicazioni sintetiche sulle caratteristiche dell'habitat (Aeschimann *et al.* 2004; Legendre *et al.*, 2014). Abbiamo pertanto cercato di fornirne un quadro preciso e il più possibile completo, basandoci sui risultati ottenuti ed esprimendoli in modo quantitativo attraverso l'utilizzo degli indicatori ecologici di Ellenberg. I risultati dell'analisi floristica per ogni indice sono quindi stati approssimati all'intero più vicino, per collocare la specie *P. arvetii* all'interno delle categorie ecologiche definite dagli indici.

Per quel che riguarda l'indice L di luminosità *P. arvetii* è stata trovata principalmente in habitat aperti e può pertanto essere definita una specie eliofila, solo occasionalmente presente in condizioni di debole ombra con un minimo fotosintetico intorno al 40% della relativa irradianza ($L = 8$).

L'indice T relativo al fabbisogno termico delle specie è per *P. arvetii* compatibile con un valore dell'indicatore pari a 3, caratterizzante le specie viventi in stazioni fresche della fascia subalpina, coerentemente con i dati relativi alla distribuzione altimetrica.

P. arvetii è specie endemica delle Alpi occidentali ed il valore del suo indice di continentalità K, desunto dall'elenco floristico, è uguale a 5, che caratterizza le specie con adattate ad un clima debolmente suboceanico-subcontinentale. Inoltre la specie mostra preferenza per habitat semiumidi corrispondenti a siti solo stagionalmente e periodicamente inondati, ma occasionalmente permanentemente umidi ($F = 5$).

L'indicatore di reazione del suolo R è pari a 5, tipico di piante indicanti una moderata acidità del suolo, ma talvolta presenti in ambienti da acidi a neutri ad alcalini. Questo risultato è ben comparabile con le misure sul pH dei suoli. Nei plot relativi a *P. arvetii* il pH oscilla tra 5,2 e 7,3, con tre outliers intorno a 9. Il valore medio è pari a 5,39 (tab. 3.1.1), corrispondente a suoli debolmente acidi, compatibili con il valore di $R = 5$,

L'indicatore di nutrienti (N) è stato calcolato solo sulle piante vascolari, in quanto manca il riferimento per le briofite. Il suo valore, pari a 2,74 è approssimabile al valore $N = 3$, tipico di piante viventi per lo più in habitat moderatamente oligotrofici, ma occasionalmente anche su suoli moderatamente ricchi. Non risulta esserci correlazione significativa fra questo indice e $N_{tot}\%$.

Come mostrato in fig. 3.3.2 è stata fatta una correlazione fra indici diretti, chimico-fisico-stazionali, ed indiretti, dedotti dagli indici di valenza ecologica. Sono risultate significative le correlazioni fra altitudine e tre parametri indiretti T (temperatura), L (luminosità) e K (continentalità). In particolare tale correlazione risulta negativa nel primo caso e positiva negli altri. Con l'aumento dell'altitudine sono in effetti attesi una riduzione delle temperature ed un aumento della luminosità e del fattore continentalità, inteso come connotazione climatica legata alle terre interne, lontane dal mare, caratterizzate da significative escursioni termiche stagionali, fattore che viene accentuato dall'aumento dell'altitudine. Questo risultato ha permesso sia di testare la capacità dell'indice di descrivere efficacemente l'habitat, sia di mostrare come il campionamento floristico sia stato adeguato.

Tab. 3.3.1: Indicatori Ecologici di Ellenberg (EIV) in *P. arvetii* e in *P. vulgaris*. L = luminosità, T = temperatura, K = continentalità, F = umidità, R = reazione del suolo, N = nutrienti. * *P. leptoceras*

Specie	Autore	L	T	K	F	R	N
<i>P. arvetii</i>	Ellenberg,1991*	8	4	5	9	8	1
	Pignatti, 2005*	8	3	5	8	X	3
	Nostro studio	7.54 ± 0.28	3.10 ± 0.58	4.73 ± 0.37	5.50 ± 0.84	5.39 ± 1.37	2.74 ± 0.42
<i>P. vulgaris</i>	Ellenberg,1991	8	X	3	8	7	2
	Borhidi, 1995	8	4	3	9	7	3
	Pignatti, 2005	8	X	4	8	7	3
	Nostro studio	7.25 ± 0.58	3.74 ± 0.83	4.50 ± 0.31	6.15 ± 1.00	4.81 ± 1.80	2.67 ± 0.51

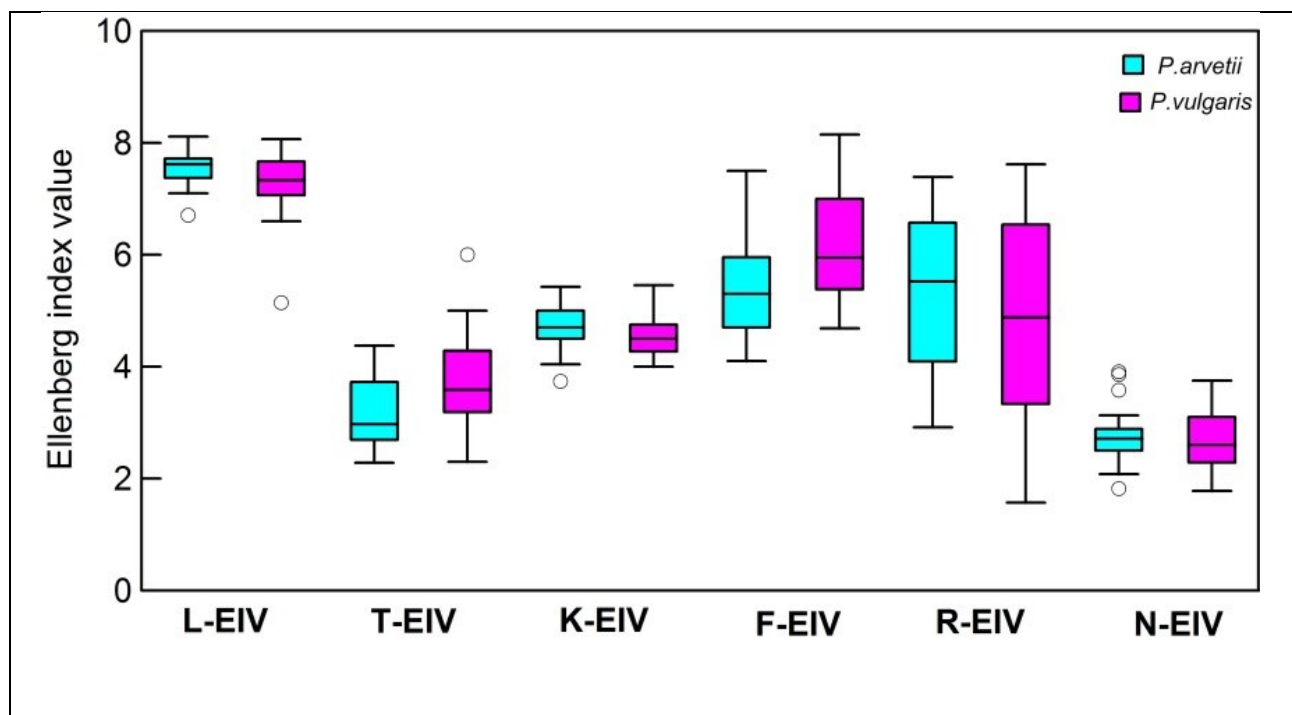


Fig. 3.3.1: a sinistra box plots relativi ai valori degli indicatori ambientali per i parametri luce (L), temperatura (T), continentalità (K), umidità (F) e nutrienti (N). in *P. arvetii* e *P. vulgaris*. Risultano differenze significative fra le due specie relativamente ai parametri L ($p = 0,013$), T ($p < 0,001$), K ($p = 0,003$), F ($p = 0,009$)

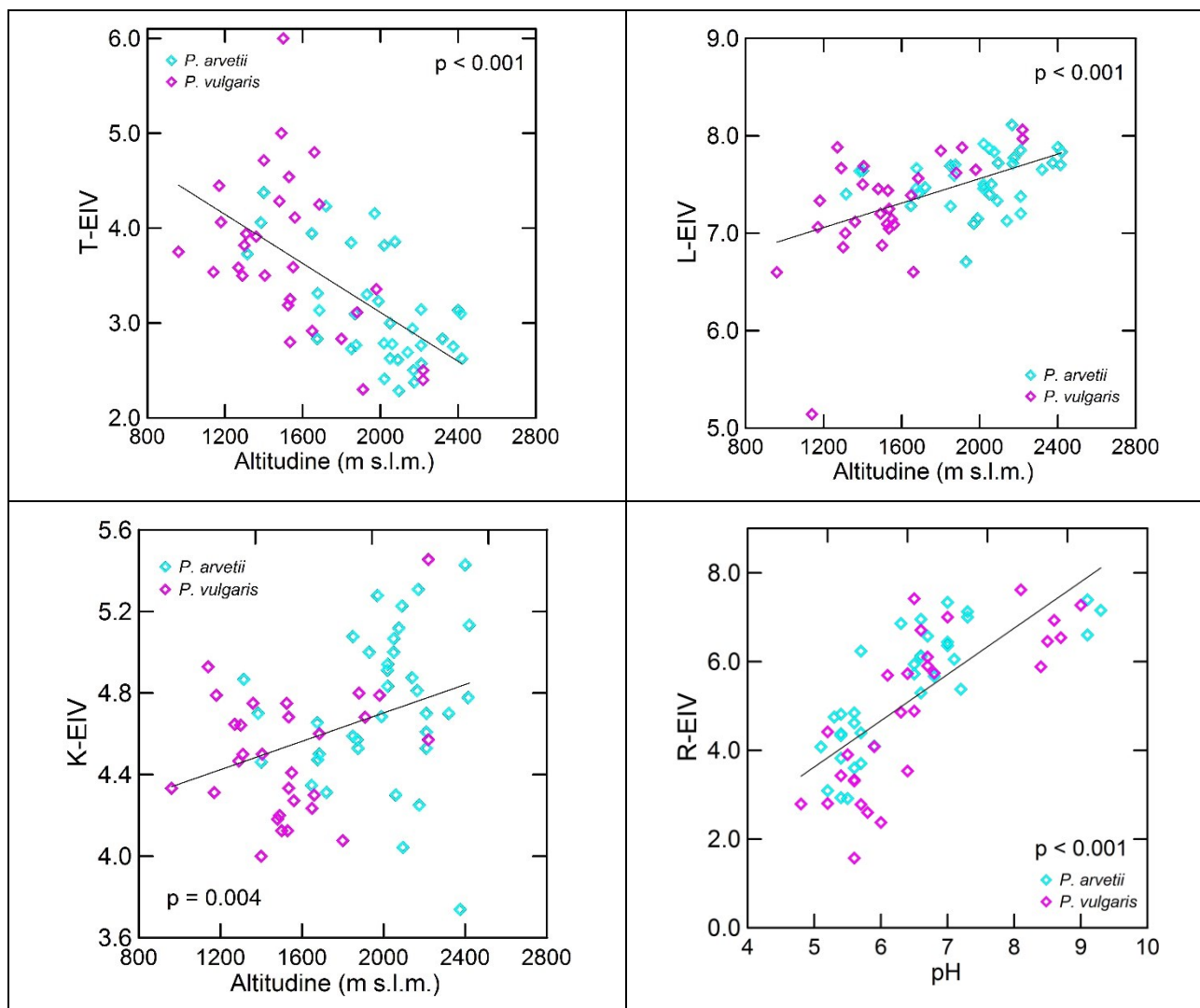


Fig. 3.3.2: correlazioni fra parametri diretti (altitudine e pH del suolo) e parametri indiretti (Indici ecologici di Ellenberg- Ellenberg Indicator Value-EIV) relativi al parametro temperatura (T), luminosità (L), continentalità (K) e reazione del suolo (R). Queste correlazioni permettono da un lato di verificare la rispondenza fra parametri ottenuti con modalità diverse, dall'altro di testare i campionamenti floristici che si esprimono negli indicatori di valenza ecologica di Ellenberg.

3.4 RELAZIONI TRA I PARAMETRI ANALIZZATI

Nella tabella 3.4.1 vengono confrontate sistematicamente le relazioni tra i parametri topografici, ecologici, chimici e fisici relativi ai siti di campionamento delle quattro pinguicole studiate. Per ogni coppia di parametri, sulle stazioni delle specie esaminate, si è verificata la presenza di una correlazione tra gli indicatori, analizzando anche se questa fosse positiva oppure negativa. La tabella, che riassume quanto discusso nei paragrafi precedenti, consente di verificare se all'interno della campionatura effettuata le relazioni tra i differenti parametri sono quelle attese, e se esistono parametri direttamente associati.

In alcuni casi i risultati mostrano correlazioni attese come, ad esempio la relazione positiva tra la reazione del suolo ed il pH, che sono entrambi parametri indicatori della acidità-basicità del suolo, uno ottenuto indirettamente, dall'analisi degli indicatori di valenza ecologica di Ellenberg (EIV), l'altro dalla misura diretta sul suolo.

In altri casi la correlazione sembra più dovuta ad una scarsa significatività della misura, quale ad esempio la relazione tra la conducibilità ed il Cr, difficilmente interpretabile in quanto il numero di stazioni in cui il cromo disponibile e misurabile è limitato; inoltre l'assenza di correlazione tra la conducibilità e specie chimiche associate al Cr come Fe o Mn rende il dato poco significativo.

In tabella si evidenzia la presenza di parametri che misurano indicatori differenti, ma associati. Un esempio è l'elevato grado di correlazione interna tra Fe, Mn, Ni e Cr, che sono elementi chimici prevalenti in particolari tipi litologici e il cui valore risulta, dalle analisi chimiche effettuate, covariante.

La presenza di correlazioni come quella osservata per i metalli di transizione si ha tra i parametri legati alla materia organica, quali Na, K, N, P totale e sostanza organica, oppure tra Ca, Mg e Ca/Mg.

Vi è infine il caso di parametri la cui relazione è apparente in quanto associata alle località di campionamento. Un esempio è la relazione tra Fe e Mn e l'altitudine. Fe e Mn sono presenti in rocce ofiolitiche, metagabbri e serpentiniti, che non sono ad esempio presenti fra i substrati su cui vivono le pinguicole di stillicidio, collocati a quote inferiori.

E' chiaro tuttavia che la presenza di numerosi parametri covarianti, con una campionatura forzosamente non omogenea per la distribuzione delle litologie osservate, richiede una analisi multivariata. Tale analisi sarà effettuata, a partire dai dati morfometrici nei paragrafi successivi.

Tab. 3.4.1: prospetto riassuntivo delle correlazioni fra parametri topografici, ecologici e fisico-chimici.

In colore le correlazioni statisticamente significative ($p < 0,05$); è indicato il valore di significatività. In verde le correlazioni positive, in arancio quelle negative. NS: relazione non significativa. EIV= Indice ecologico di Ellenberg (R: reazione del suolo; K: continentalità; F: umidità; L: luminosità; T: temperatura; N: nutrienti); Pot. rad.: radiazione potenziale; Cop. Erb.: copertura erbacea; Cop. Musc.: copertura muscinale; Cond.: conducibilità; SO: sostanza organica.

PARAMETRI	R	K	F	L	T	N	Pot.rad.	Altitudine	Cop. Erb.	Cop. Musc.	Cond.	pH H ₂ O	pH suolo	Fe	Mn	Ni	Cr	Ca	Mg	Ca/Mg	Na	K	Ntot	Ptot	N/P	SO	
R-EIV	*	NS	NS	NS	<0,001	<0,001	NS	0,006	NS	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	NS	NS	NS	<0,001	<0,001	NS	NS	NS	NS	NS	<0,001	<0,001	NS	
K-EIV	NS	*	0,026	NS	0,006	NS	NS	0,004	NS	NS	0,034	0,042	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,012	NS	
F-EIV	NS	0,026	*	NS	NS	0,042	NS	<0,001	<0,001	NS	0,001	NS	<0,001	NS	NS	NS	NS	<0,001	<0,001	NS	0,017	NS	NS	NS	0,002	NS	
L-EIV	NS	NS	NS	*	0,001	NS	0,002	<0,001	0,002	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
T-EIV	<0,001	0,006	NS	0,001	*	0,001	NS	<0,001	0,028	0,006	NS	<0,001	0,032	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,008	<0,001	NS	
N-EIV	<0,001	NS	0,042	NS	0,001	*	NS	NS	NS	NS	NS	0,011	0,005	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,011	NS	NS	NS	0,004	0,006	NS	
Pot.rad.	NS	NS	NS	0,002	NS	NS	*	<0,001	<0,001	NS	NS	NS	0,020	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,042	NS	0,014	0,034	
Altitudine	0,006	0,004	<0,001	<0,001	<0,001	NS	<0,001	*	<0,001	NS	NS	NS	0,004	0,015	0,027	NS	NS	<0,001	<0,001	NS	NS	NS	NS	<0,001	0,003	NS	
Cop. Erb.	NS	NS	<0,001	0,002	0,028	NS	<0,001	<0,001	*	NS	0,020	NS	<0,001	0,003	<0,001	0,036	NS	0,002	0,005	NS	NS	NS	NS	NS	0,003	0,004	NS
Cop. Musc.	<0,001	NS	NS	NS	0,006	NS	NS	NS	NS	*	0,033	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,005	NS	NS
Cond.	<0,001	0,034	0,001	NS	NS	NS	NS	NS	0,020	0,033	*	<0,001	<0,001	NS	NS	NS	<0,001	<0,001	NS	<0,001	NS	NS	NS	NS	<0,001	NS	
pH H ₂ O	<0,001	0,042	NS	NS	<0,001	0,011	NS	NS	NS	NS	<0,001	*	<0,001	0,002	NS	0,035	<0,001	<0,001	NS	0,012	NS	0,017	0,008	NS	<0,001	0,005	
pH suolo	<0,001	NS	<0,001	NS	0,032	0,005	0,020	0,004	<0,001	NS	<0,001	<0,001	*	<0,001	NS	0,028	<0,001	<0,001	NS	NS	NS	NS	NS	NS	<0,001	NS	
Fe	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,015	0,003	NS	NS	0,002	<0,001	*	<0,001	<0,001	<0,001	NS	NS	0,045	0,011	NS	<0,001	0,004	0,001	0,003	
Mn	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,027	<0,001	NS	NS	NS	NS	<0,001	*	<0,001	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,006	0,002	NS	0,015	
Ni	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,036	NS	NS	0,035	0,028	<0,001	<0,001	*	0,010	NS	0,009	NS	NS	NS	0,024	NS	0,028	0,025	
Cr	<0,001	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	NS	0,010	*	0,003	NS	0,013	0,047	NS	NS	NS	<0,001	NS	
Ca	<0,001	NS	<0,001	NS	NS	NS	NS	<0,001	0,002	NS	<0,001	<0,001	<0,001	NS	NS	NS	0,003	*	<0,001	0,042	0,025	NS	0,006	NS	0,001	0,017	
Mg	NS	NS	<0,001	NS	NS	NS	NS	<0,001	0,005	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,009	NS	<0,001	*	<0,001	0,029	0,029	<0,001	NS	NS	<0,001	
Ca/Mg	NS	NS	NS	NS	NS	0,011	NS	NS	NS	NS	<0,001	0,012	NS	0,045	NS	NS	0,013	0,042	<0,001	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
Na	NS	NS	0,017	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,011	NS	NS	0,047	0,025	0,029	NS	*	NS	<0,001	NS	0,031	NS	
K	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,017	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,029	NS	NS	*	<0,001	NS	<0,001	<0,001	
Ntot	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,042	NS	NS	NS	NS	0,008	NS	<0,001	0,006	0,024	NS	0,006	<0,001	NS	<0,001	<0,001	*	<0,001	<0,001	<0,001	
Ptot	<0,001	NS	NS	NS	0,008	0,004	NS	<0,001	0,003	0,005	NS	NS	NS	0,004	0,002	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	<0,001	*	NS	0,001	
N/P	<0,001	0,012	0,002	NS	<0,001	0,006	0,014	0,003	0,004	NS	<0,001	<0,001	<0,001	0,001	NS	0,028	<0,001	0,001	NS	NS	0,031	<0,001	<0,001	NS	*	<0,001	
SO	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,034	NS	NS	NS	NS	0,005	NS	0,003	0,015	0,025	NS	0,017	<0,001	NS	NS	<0,001	<0,001	0,001	<0,001	*	

3.5 DATI BIOLOGICI

3.5.1 DATI FLORISTICI E CLUSTER ANALYSIS

I campionamenti effettuati hanno permesso l'identificazione di 322 specie di cui 246 vascolari, 76 briofite, oltre a 5 taxa di alghe (**appendice2_rilforistici.xls**). Per le piante vascolari le famiglie rappresentate sono 51; di queste il 38% è costituito da specie appartenenti alle famiglie: *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae* e *Rosaceae*; le famiglie delle briofite sono 23 fra cui prevalgono, per una quota complessiva pari al 73%, specie appartenenti, nell'ordine, alle famiglie: *Amblystegiaceae*, *Bryaceae*, *Brachyteciaceae*, *Pottiaceae*, *Hypnaceae*, *Sphagnaceae*, *Scapaniaceae*, *Cephaloziaceae*, *Dicranaceae* e *Mniaceae*. Per quanto riguarda la componente algale questa è rappresentata dalle famiglie: *Nostocaceae*, *Zygnemataceae*, *Tabellariaceae* e *Hydrodictyaceae*; la prima di queste presente, talvolta in misura prevalente, nei siti relativi a *Pinguicula mariae* e *P. poldinii*, in un caso anche a *P. arvetii*, quando collocati su rocce stillicidiose, mentre le altre tre rilevate in un sito relativo a *P. vulgaris*.

I taxa inseriti nella matrice per la Cluster Analysis (SYN-TAX 2000-Podani, 2001) sono 265 (205 piante vascolari e 60 briofite), compresenti con le specie indagate nei campionamenti relativi a *P. vulgaris* e *P. arvetii* (**appendice7_floristicacluster.xls**).

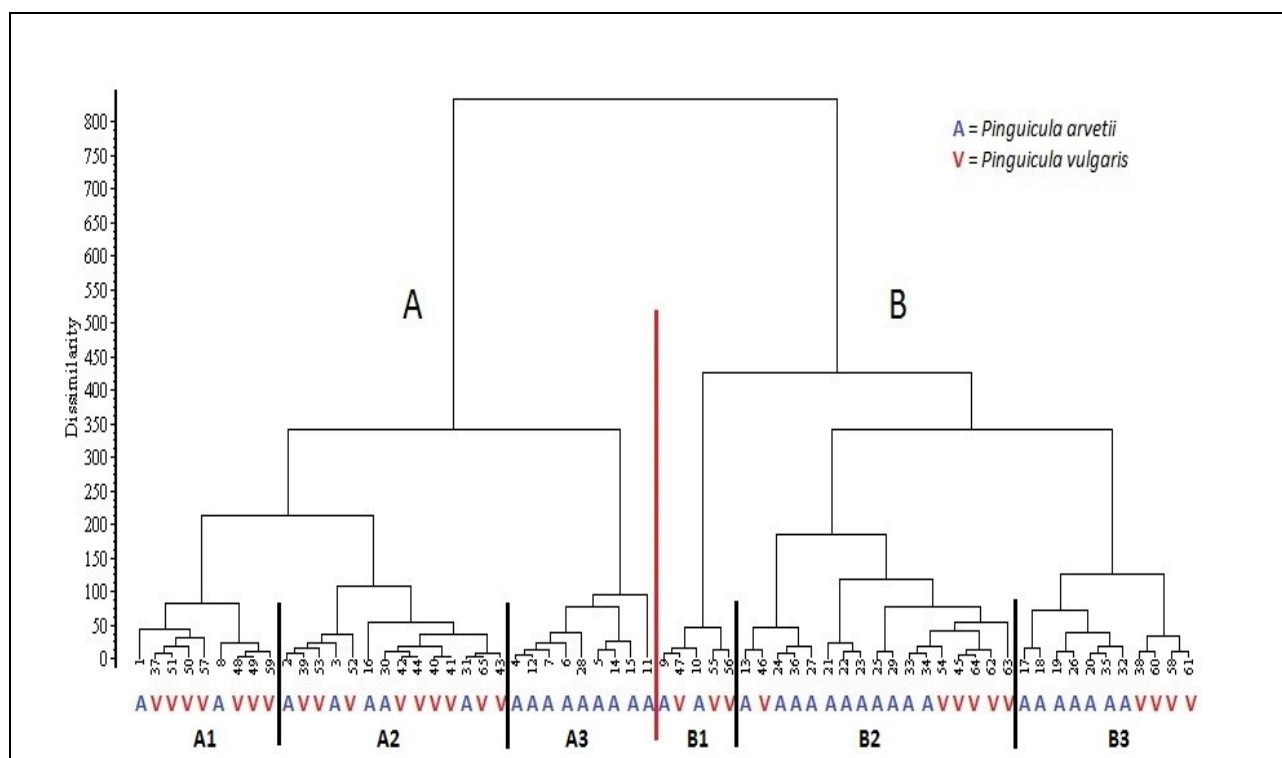


Fig. 3.5.1.1: raggruppamento dei siti di campionamento su base floristica (Cluster analysis). Vengono individuati due raggruppamenti in cui occorrono entrambe le specie, caratterizzati da contenuti di Ca diversi: a sinistra della linea rossa le specie vegetali presenti con *Pinguicula* sono prevalentemente silicicole e acidofile (A), mentre il gruppo di destra è caratterizzato da specie basifile a calcifile (B). A e B in nero distinguono i gruppi e i sottogruppi quando seguiti da un numero. Le lettere A in blu e V in rosso indicano rispettivamente i siti a *P. arvetii* (A in blu) e a *P. vulgaris* (V in rosso). I numeri dei siti sono rintracciabili nella tabella in allegato (**appendice7_floristicacluster.xls**) con il nome: N. Cluster Analysis.

Alle varie specie co-occorrenti con *P. arvetii* e *P. vulgaris* è stata attribuita una valenza socio-ecologica (**appendice7_floristicacluster.xls**); successivamente, è stata fatta la valutazione dell'incidenza dei vari gruppi socio-ecologici in ogni plot (espresso come percentuale sulla base dei dati di copertura); è stato quindi possibile fare un confronto, per ogni gruppo socio-ecologico, delle percentuali relative ai plot appartenenti ai vari gruppi di micro-habitat (tab. 3.5.1.1).

In particolare, nel dendrogramma di classificazione dell'elenco floristico risultano due gruppi principali **A** e **B** chiaramente distinti al livello di dissimilarità pari a 800 (fig. 3.5.1.1). Anche se a questo livello non è possibile distinguere una chiara separazione fra *P. arvetii* e *P. vulgaris* è possibile caratterizzare, dal punto di vista floristico e delle caratteristiche ecologiche i due raggruppamenti.

Il raggruppamento A si differenzia infatti significativamente per le specie vascolari acidofile: *Nardus stricta*, *Calluna vulgaris*, *Potentilla erecta*, *Festuca filiformis*, *Carex demissa*, *Trichophorum cespitosum* e *Viola biflora*, mentre il raggruppamento B si differenzia significativamente per le specie vascolari basifile *Saxifraga aizoides* e *Aster bellidiastrum*, la specie moderatamente acidofila *Polygonum viviparum*, e la briofita *Palustriella decipiens* indicatrici di substrati da debolmente acidi a debolmente basici. Questa suddivisione su base floristica può essere tradotta in una prima distinzione tra ambienti umidi, collocati principalmente su substrati acidi costituiti da piccole torbiere, a brughiere umide pascolate (raggruppamento A) e ambienti umidi su pendii a substrato ricco di calcio, bagnati da acque ricche in basi (raggruppamento B). Entrambi i raggruppamenti sono stati ulteriormente suddivisi in tre sottogruppi al livello di dissimilarità 250.

Il sottogruppo A1 (fig. 3.5.1.2) si differenzia significativamente per due specie vascolari (*Carex panicea* e *C. lepidocarpa*) e per la briofita *Campylium stellatum*. *C. panicea*, generalmente dominante qui, è una specie principalmente presente su suoli debolmente acidi, *C. lepidocarpa* ha il suo *optimum* ecologico nelle torbiere calcaree, e *C. stellatum* è una briofita subneutrofila e basifila. Circa il 50% della copertura di questo subcluster è rappresentato da specie tipiche di acquitrini, torbiere e sorgenti. Tra queste il gruppo predominante è quello che include specie di torbiere ricche in calcio. Il sottogruppo A1 corrisponde a ambienti umidi pascolati o i loro margini presenti su substrati subacidi derivanti da diverse tipologie rocciose.

Il sottogruppo A2 (fig. 3.5.1.3) include plot collocati in aree periodicamente inondate e costituite da brughiere umide pascolate, collocate quasi esclusivamente su metagabbri. L'unica specie significativamente differenziale qui è *Calluna vulgaris*, particolarmente predominante in alcuni plot. Inoltre questo sottogruppo è caratterizzato dai valori maggiori di copertura di specie tipiche delle praterie primarie e secondarie acidofile; inoltre sono qui ben rappresentate le specie tipiche di torbiere povere e di transizione.

Il sottogruppo A3 (fig. 3.5.1.4) corrisponde ad aree periodicamente inondate all'interno della fascia subalpina su substrati mafici e ultramafici, dove *Nardus stricta* è l'unica specie costante, spesso accompagnata dall'arbusto acidofilo *Calluna vulgaris* e *Rhododendron ferrugineum*. Tra le specie di suoli umidi l'unica significativamente presente qui è *Carex frigida*. Un'altra specie che differenzia significativamente questo sottogruppo è *Leucanthemum atratum* subsp. *coronopifolium*. Inoltre il sottogruppo A3 è significativamente differenziato dall'alta presenza di specie tipiche dei boschi di conifere, brughiere e vallette nivali.

Tra i sottogruppi derivanti dal gruppo B l'unico significativamente diverso è il sottogruppo B3 (fig. 3.5.1.7), differenziato da *Bartsia alpina*, *Primula farinosa* e *Tofieldia calyculata*. Queste tre specie hanno il loro *optimum* fitosociologico negli ambienti umidi calcicoli (Gerdol & Tomaselli, 1997). Inoltre le specie tipiche dei cariceti ricchi in calcio, sorgenti e ruscelli e praterie basifile primarie hanno qui una copertura superiore al 50%. I plot di questo subcluster corrispondono ad



Fig. 3.5.1.2: torbiera di Sagna del Vallone, ricadente nel sottogruppo A1. Al sottogruppo A1 appartengono ambienti di torbiera pascolati o le loro zone marginali su suoli subacidi con litologie differenti.



Fig. 3.5.1.3: rilievo del Vallone del Ricciavrè 8, appartenente al sottogruppo A2. Al sottogruppo A2 appartengono rilievi ricadenti in aree periodicamente inondate all'interno di brughiere pascolate quasi esclusivamente su substrato acido di metagabbri.



Fig. 3.5.1.4: a sinistra stazione di *P. arvetii*, vallone della Balma 10, a destra stazione di *P. arvetii* del vallone della Balma 13, appartenenti al sottogruppo A3. Il sottogruppo A3 corrisponde ad aree periodicamente inondate nell'ambito delle praterie umide subalpine su substrati mafici ed ultramafici (litologie siliciche a reazione acida del suolo).

aree di ruscellamento con acque ricche di basi e calcaree, generalmente in associazione con vegetazione di sorgente e ruscello o torbiere basiche su substrati calcarei. Entrambi i sottogruppi B1 e B2 non includono alcuna specie differenziale all'intervallo di confidenza prescelto. Nonostante ciò il sottogruppo B1 (fig. 3.5.1.5) si differenzia significativamente per un gruppo di specie ecologicamente centrate sulle praterie umide ricche in nutrienti. Tre plot di questo sottogruppo si collocano su piste da sci e gli altri due su pendii prativi umidi. Il sottogruppo B1 è strettamente legato a substrati calcarei (calcescisti e calcari).

Il sottogruppo B2 (fig. 3.5.1.6) è quello floristicamente più eterogeneo. È caratterizzato da un misto di specie tipiche di torbiere calcicole, sorgenti, ruscelli, praterie umide ricche in nutrienti e praterie basifile alpine e subalpine; inoltre è l'unico sottogruppo all'interno del gruppo B che include anche specie tipiche di cariceti poveri, di torbiere di transizione e presenta briofite acidofile. Ciò può essere spiegato considerando che circa un terzo dei plot è collocato su substrati acidi. Questo sottogruppo include soprattutto plot su pendii nei pressi di sorgenti o ruscelli o corrispondenti ad habitat artificiali, quali muretti rocciosi di contenimento stradale, soggetti a stagionali percolamenti di acque ricche in calcio. Prevalgono substrati calcarei, ma vi si trovano anche substrati mafici e ultramafici.

L'analisi della distribuzione delle due specie di *Pinguicula* all'interno dei sopra descritti micro-habitat mostra che *P. vulgaris* è distribuita diversamente rispetto a *P. arvetii* ($\chi^2 = 31.79$, $p < 0,001$). *P. arvetii* è stata infatti ritrovata in tutti sei micro-habitat descritti, mentre *P. vulgaris* manca nel micro-habitat A3 corrispondente alle brughiere umide subalpine. Considerando tutti i micro-habitat,



Fig. 3.5.1.5: a sinistra stazione di P. Benot; a destra stazione di Colle delle Finestre 6, appartenenti al sottogruppo B1. Il sottogruppo B1 si differenzia per un insieme di specie ecologicamente legate a praterie umide ricche di nutrienti su litologie calciche (calcari e calcescisti).



Fig. 3.5.1.6: stazione del Lac Falin, appartenente al sottogruppo B2. Il sottogruppo B2 è quello floristicamente più eterogeneo. E' connotato da un insieme di specie di ambienti umidi ricchi in calcio e praterie alpine e subalpine basiche e ricche in nutrienti, ma è l'unico sottogruppo a presentare anche specie tipiche di cariceti e torbiere di transizione con briofite acidofile, come avviene ad esempio nei rilevamenti del Colle dell'Agnello, Vallanta, Lago Egorgeou.



Fig. 3.5.1.7: stazione di *P. vulgaris* di Usseglio, appartenente al sottogruppo B3. Il sottogruppo B3 è caratterizzato da ambienti umidi calcicoli; le specie diagnostiche di questi habitat sono: *Bartsia alpina*, *Primula farinosa* e *Tofieldia calyculata*.



Fig. 3.5.1.7: stazione di *P. vulgaris* del Colle delle Finestre 2, appartenente al sottogruppo B3. Si tratta di un pendio umido su substrato ricco in calcio in cui sono frequenti *Bartsia alpina*, *Primula farinosa* e *Tofieldia calyculata*.

P. arvetii mostra una distribuzione diseguale nei micro-habitat ($\chi^2 = 11,33$, $p = 0,045$), mentre ciò non succede per *P. vulgaris* ($\chi^2 = 10,52$, $p = 0,062$). In particolare *P. arvetii* raggiunge presenze inferiori (intese come numero di siti in cui viene rinvenuta) nei micro-habitat A1 e B1, rispetto a A3 e B2 ($\chi^2 = 3,86$, $p = 0,049$, $\chi^2 = 6,01$, $p = 0,014$ rispettivamente).

Gruppi socio-ecologici di specie	Raggruppamenti di micro-habitat						p
	A1	A2	A3	B1	B2	B3	
Cariceti poveri e di transizione (<i>Caricetalia nigrae</i>)	15.4 ± 14.2b	23.2 ± 16.4b	1.8 ± 2.7a	.	5.4 ± 15.0a	.	< 0.001
Praterie primarie e secondarie acidofitiche (<i>Nardetea strictae</i> e <i>Caricetea curvulae</i>)	17.6 ± 7.7b	37.5 ± 15.7c	27.3 ± 10.9c	5.6 ± 2.9a	5.0 ± 7.3a	6.1 ± 5.1a	< 0.001
Cariceti ricchi in calcio (<i>Caricetalia davalliana</i>)	33.7 ± 12.3d	9.3 ± 10.5ab	5.5 ± 4.8a	18.7 ± 4.9bc	15.4 ± 16.4ab	27.9 ± 11.8cd	< 0.001
Sorgenti e ruscelli (<i>Montio-Cardaminetea</i>)	4.5 ± 8.6ab	.	3.4 ± 5.5a	10.7 ± 5.9bc	9.0 ± 9.8abc	16.8 ± 15.0c	< 0.001
Vallette nivali (<i>Salicetea herbaceae</i>)	.	0.3 ± 1.2a	5.4 ± 3.6b	0.7 ± 1.5a	1.4 ± 4.1a	1.8 ± 3.8a	0.002
Praterie primarie basifitiche (<i>Elyno-Seslerietea</i>)	2.7 ± 6.0a	2.2 ± 4.0a	3.4 ± 4.5a	8.6 ± 2.0b	15.0 ± 14.3b	13.9 ± 8.7b	< 0.001
Praterie umide ricche in nutrienti (<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>)	11.8 ± 7.7b	7.0 ± 8.3ab	10.0 ± 7.9ab	28.0 ± 7.8c	10.0 ± 9.8ab	6.2 ± 4.5a	0.011
Comunità ad alte erbe e arbusteti ad ontano (<i>Mulgedio-Aconitetea</i>)	2.0 ± 3.0ab	0.3 ± 1.2a	4.3 ± 3.6b	3.0 ± 2.7b	0.4 ± 1.6a	0.8 ± 1.7a	0.002
Praterie aride e semi-aride (<i>Festuco-Brometea</i>)	4.8 ± 5.1b	1.1 ± 2.9a	0.5 ± 1.5a	1.8 ± 2.5ab	4.8 ± 10.0ab	6.0 ± 6.0b	0.046
Praterie sabbiose e povere (<i>Koelerio-Corynephoretea</i>)	0.5 ± 1.6	1.2 ± 2.4	1.6 ± 2.4	1.8 ± 2.5	1.7 ± 3.3	1.2 ± 2.7	0.890
Pendii ghiaiosi (<i>Thlaspietea rotundifolii</i>)	.	.	3.4 ± 3.7	1.5 ± 2.1	5.3 ± 7.9	2.8 ± 2.9	0.652
Boschi di conifer e brughiere (<i>Vaccinio-Piceetea</i> and <i>Loiseleurio-Vaccinietea</i>)	.	5.6 ± 8.2a	12.9 ± 7.1b	.	2.0 ± 4.3a	1.0 ± 2.2a	< 0.001
Boschi decidui (<i>Quercio-Fagetea</i>)	1.3 ± 2.5	1.9 ± 3.8	0.6 ± 1.7	.	3.2 ± 6.5	1.3 ± 3.1	0.908
Briofite acidofile	1.8 ± 5.3ab	5.0 ± 6.6b	9.6 ± 11.4b	.	0.4 ± 1.6a	.	0.012
Briofite basofile	0.7 ± 2.0	0.4 ± 1.3	.	2.0 ± 2.8	5.3 ± 10.3	3.2 ± 6.6	0.150
Altre specie	3.4 ± 4.4	4.9 ± 6.8	10.4 ± 2.5	17.6 ± 4.6	15.6 ± 11.7	11.0 ± 9.0	

Tab. 3.5.1.1: Incidenza (percentuale ± 1 dev.st.) dei gruppi socio-ecologici nei differenti raggruppamenti (cluster) di micro-habitat. Per ogni gruppo socio-ecologico di specie il valore di p è stato ottenuto con il test Kruskal-Wallis, mentre le lettere con il test di Wilcoxon (lettere diverse indicano differenze significative, con $p < 0,05$).

3.5.2 CARATTERISTICHE DELLA POPOLAZIONE DI *P. ARVETII* E *P. VULGARIS* NEI DIVERSI MICRO-HABITAT E VARIAZIONE DEI PARAMETRI MORFOMETRICI.

Per entrambe le specie né la densità di popolazione, né la percentuale di piante fiorite per sito mostrano significative differenze fra i micro-habitat analizzati (fig. 3.5.2.1, tab. 3.5.2.1).

Le misure dei parametri morfometrici verranno trattati per le quattro specie, nel dettaglio nel successivo paragrafo; tuttavia relativamente a *P. arvetii* e *P. vulgaris*, rispetto ai diversi micro-habitat individuati dalla Cluster analysis si può anticipare che la dimensione della rosetta, la dimensione del fiore e l'altezza dello scapo mostrano differenze significative fra i diversi sottogruppi (fig. 3.5.2.2, tab. 3.5.2.1). In particolare si osserva che nel microhabitat B3, corrispondente a ambiente con vegetazione di sorgente e di ruscello o a torbiere calcicole su substrato costituito principalmente da scisti calcarei, *P. arvetii* presenta una dimensione della rosetta minore rispetto a tutti gli altri micro-habitat e minore dimensione del fiore rispetto al microhabitat A3, corrispondente ad aree periodicamente inondate nell'ambito delle praterie umide subalpine. Negli habitat B3 e B2, che includono plot su pendii vicino a sorgenti o ruscelli sia su scisti calcarei che su substrati ultramafici, la stessa specie mostra uno scapo significativamente più corto rispetto al micro-habitat A3. In *P. vulgaris* la dimensione della rosetta è significativamente minore nei micro-habitat A1 e A2,

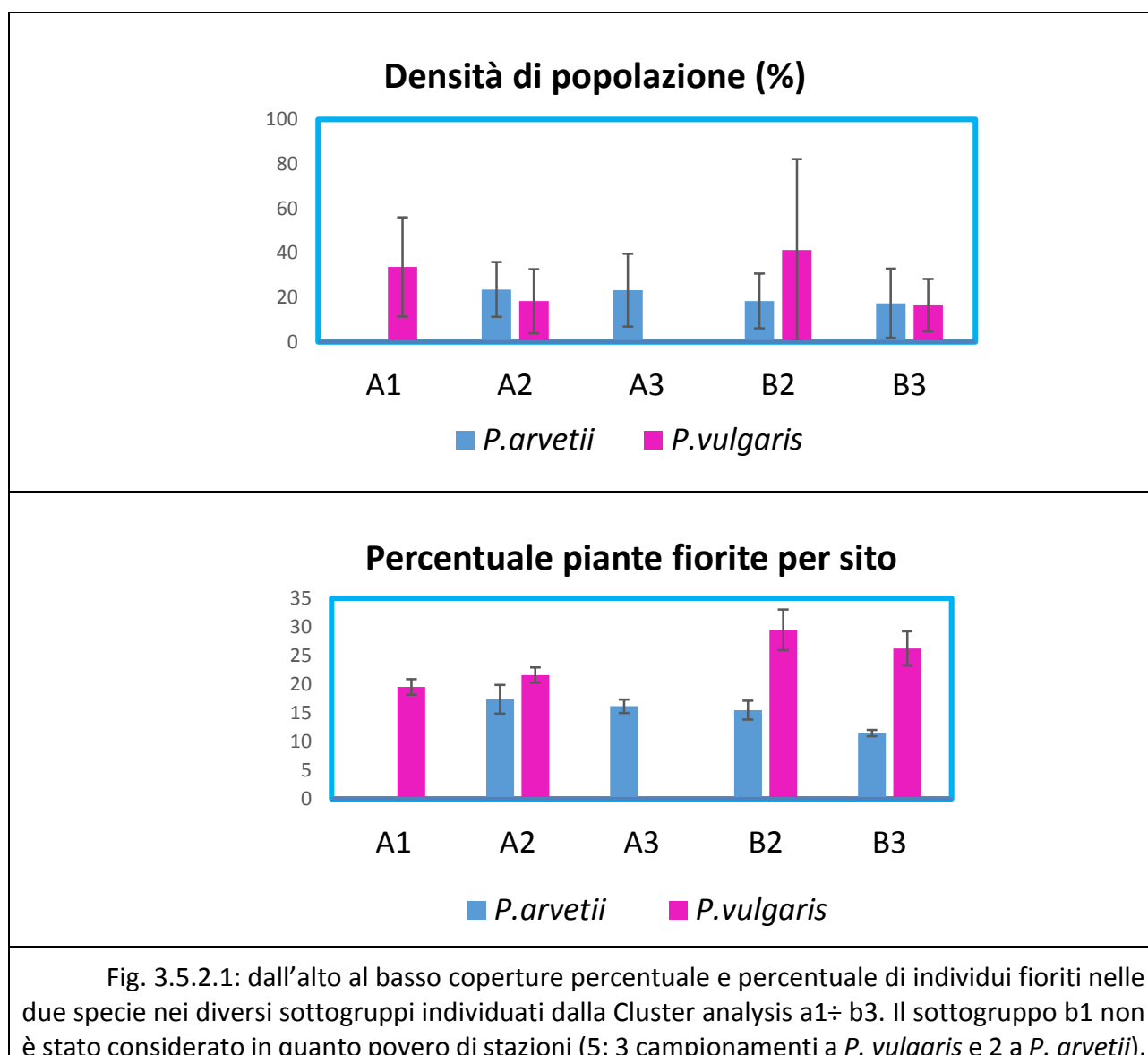


Fig. 3.5.2.1: dall'alto al basso coperture percentuale e percentuale di individui fioriti nelle due specie nei diversi sottogruppi individuati dalla Cluster analysis a1÷ b3. Il sottogruppo b1 non è stato considerato in quanto povero di stazioni (5: 3 campionamenti a *P. vulgaris* e 2 a *P. arvetii*).

corrispondenti rispettivamente agli ambienti umidi pascolati su substrati subacidi e periodicamente inondati all'interno delle brughiere umide pascolate rispetto al microhabitat B2.

La lunghezza dello scapo di *P. vulgaris* ha in B3 valori superiori rispetto a A1 e A2 ed in B2 rispetto ad A1. Per entrambe le specie la dimensione del fiore si correla positivamente con la dimensione della rosetta ($p < 0,001$, figg. 3.5.3.1 e 3.5.3.2), mentre non è significativamente influenzata dai micro-habitat per *P. vulgaris* e lo è solo per il micro-habitat A3 rispetto a B2 e B3 in *P. arvetii* (fig. 3.5.2.2 e tab. 3.5.2.1).

Poiché si è scelto di analizzare i dati relativamente ad ogni specie nel microhabitat solo se in quel microhabitat il numero di rilievi per essa fosse superiore a 3 il sottogruppo B1 non è stato considerato per questa analisi in quanto costituito da sole cinque stazioni (3 a *Pinguicula vulgaris* e 2 a *P. arvetii*) e per la stessa ragione non sono stati considerati gli unici due rilievi su *P. arvetii* del sottogruppo A1 su complessivi 9.

<i>P. arvetii</i>	Raggruppamenti di micro-habitat				
	A1	A2	A3	B2	B3
PD	.	23.60 ± 12.28	23.33 ± 16.34	18.45 ± 12.31	17.43 ± 15.54
FE	.	56.25 ± 27.15	62.56 ± 16.41	73.77 ± 14.67	66.57 ± 26.14
RS	.	17.38 ± 2.49a	16.17 ± 1.17a	15.50 ± 1.65a	11.48 ± 0.54b
FS	.	3.15 ± 0.25ab	3.73 ± 0.35a	2.96 ± 0.23ab	2.54 ± 0.27b
LS	.	7.55 ± 0.59ab	7.88 ± 0.61a	6.37 ± 0.61b	5.58 ± 0.44b
<i>P. vulgaris</i>	A1	A2	A3	B2	B3
PD	33.71 ± 22.29	18.33 ± 14.38	.	41.33 ± 40.74	16.50 ± 11.79
FE	25.41 ± 21.13	43.89 ± 31.95	.	42.39 ± 31.54	54.56 ± 17.65
RS	19.54 ± 1.35b	21.61 ± 1.31b	.	29.48 ± 3.55a	26.27 ± 2.97ab
FS	3.32 ± 0.29	3.06 ± 0.32	.	3.92 ± 0.49	3.62 ± 0.53
LS	10.18 ± 0.32c	10.98 ± 0.48bc	.	14.10 ± 1.45a	13.94 ± 1.37ab

Tab. 3.5.2.1: caratteristiche della popolazione (PD: densità di popolazione, FE: sforzo riproduttivo, RS: dimensioni della rosetta (lunghezza foglia*n. foglie), FS: dimensioni del fiore (lunghezza*larghezza), LS: altezza dello scapo) di due specie di *Pinguicula* nei microhabitat risultati dall'analisi dell'elenco floristico. I valori sono la media ± 1 dev.st. per PD e FE e la media ± 1 err.st. per RS, FS e LS. PD è espresso in numero di individui in plot 50 * 50 cm, FE in percentuale e LS in mm. Differenti lettere indicano diversi valori di significatività ($p < 0,05$)

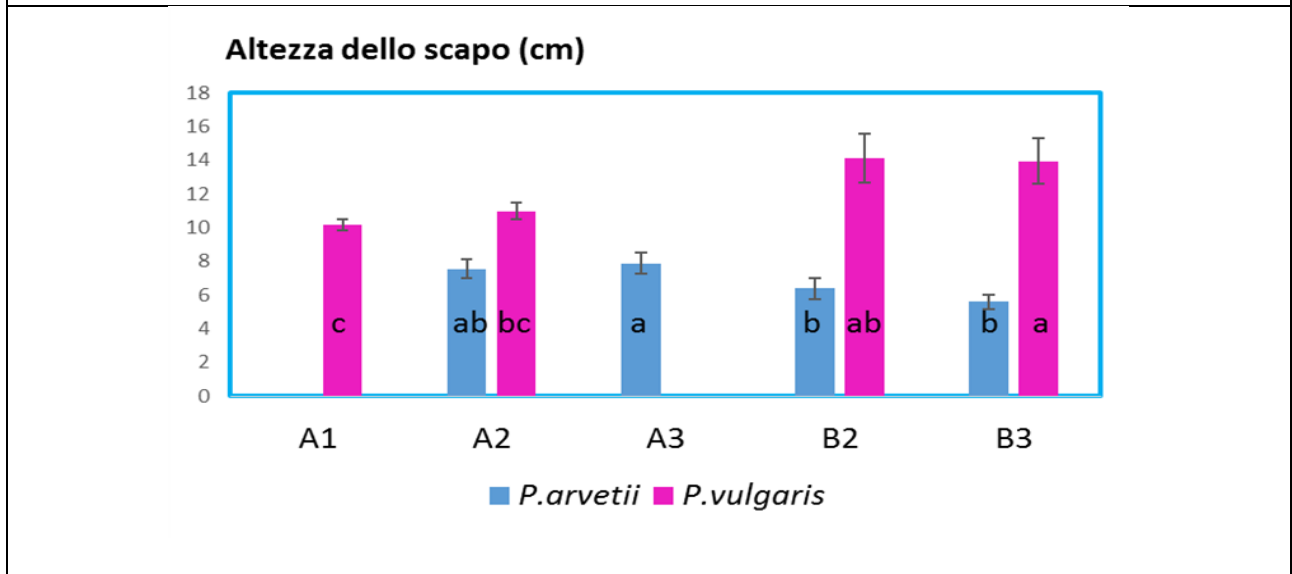
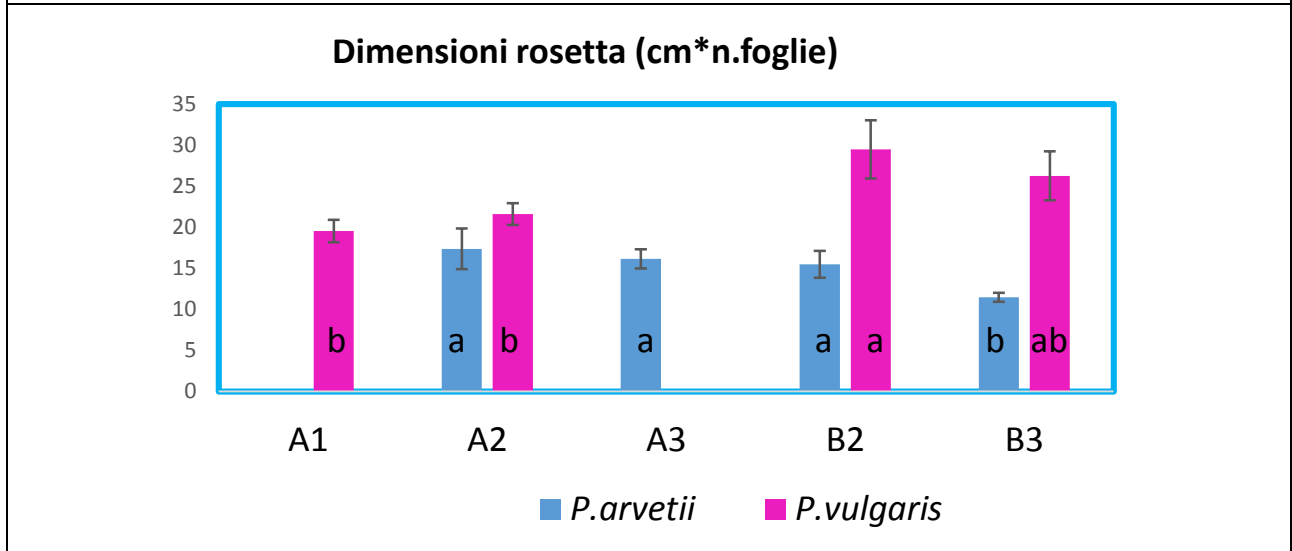
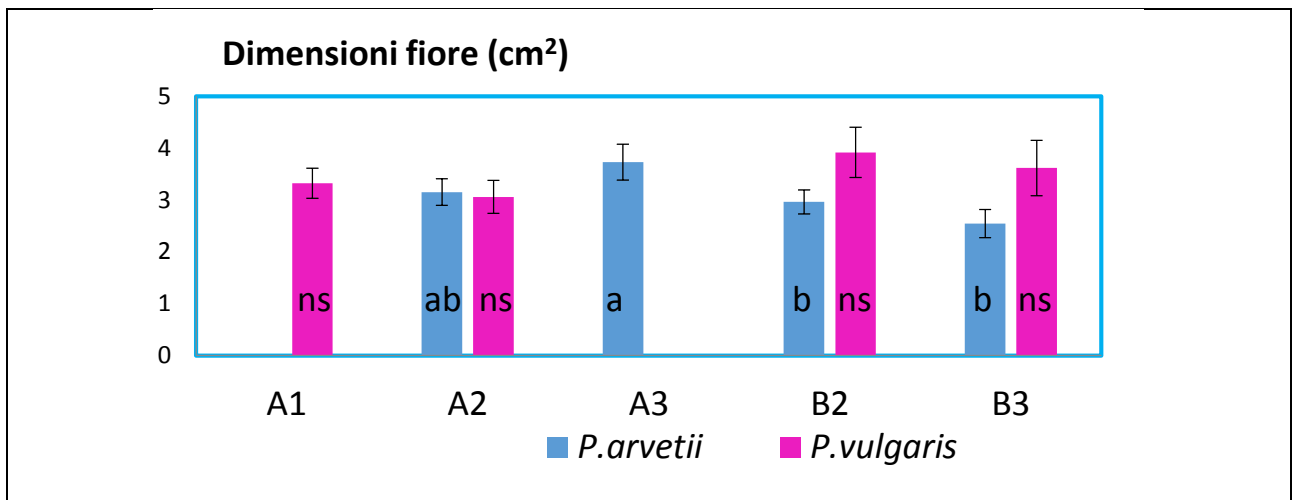


Fig. 3.5.2.2: dall'alto al basso i parametri dimensione del fiore, dimensione della rosetta e altezza dello scapo nelle due specie nei diversi sottogruppi individuati dalla Cluster analysis A1 ÷ B3. Il sottogruppo B1 non è stato considerato in quanto povero di stazioni (3 campionamenti a *P. vulgaris* e 2 a *P. arvetii*) Le lettere a, b, c collocate sugli istogrammi servono per distinguere i sottogruppi significativamente diversi nell'ambito di ogni specie ($p < 0,05$ tab. 3.5.2.1), distinta per colore (a lettera uguale corrisponde differenza non significativa).

3.5.3 DATI MORFOMETRICI

I parametri morfologici scelti rappresentano caratteristiche anatomiche delle specie considerate relative alle parti vegetative e riproduttive della pianta.

Sono state esaminate complessivamente 921 piante (431 *P. arvetii*, 174 *P. vulgaris*, 98 *P. mariae*, 132 *P. poldinii*, e 28 *P. reichenbachiana*). Per quest'ultima specie i dati non vengono qui presentati in quanto relativi a sole 28 misure, ma sono presenti insieme alle altre misure in appendice (**appendice5_misure.xls**).

Sugli esemplari fioriti del plot sono state contate il numero delle foglie della rosetta e questo numero è stato moltiplicato per la lunghezza della foglia maggiore della pianta, al fine di ottenere un indice della pianta o una "dimensione della rosetta", come riportato da Svensson *et al.* 1993, Thorén & Karlsson 1998, Méndez & Karlsson 2004. Inoltre sono stati misurati la lunghezza dello scapo fiorale maggiore, in accordo con Heslop-Harrison, 2004 e le dimensioni frontali e longitudinali della corolla, che sono state moltiplicate fra loro e trasformate nell'indice "dimensione del fiore", il numero di fiori per pianta, il numero di piante nel plot (densità della popolazione) e la percentuale di individui fioriti all'interno del plot.

Parte dell'analisi sui dati relativi all'analisi dei parametri morfometrici è stata anticipata nella descrizione dei microhabitat individuati con la cluster analysis (paragrafi 3.5.1 e 3.5.2). Di seguito viene valutato come i parametri biometrici varino tra le coppie di specie esaminate. Viene poi valutato come i parametri morfometrici siano influenzati dai parametri diretti (topografici e fisico-chimici) ed indiretti (indicatori ecologici di Ellenberg) mediante un'analisi multivariata (CCA, fig. 3.5.4.1). Quest'ultima parte che mette in relazione le variabili ambientali con le dimensioni delle piante viene svolta soltanto per *P. arvetii* e *P. vulgaris* in quanto per le altre due specie si ritiene che il numero delle misure effettuate, su un numero ridotto di stazioni (8 per *P. poldinii* e 10 per *P. mariae*), sia insufficiente per ottenere risultati generalizzabili. In particolare è interessante notare che sia in *P. arvetii* che in *P. vulgaris* esiste una correlazione altamente significativa fra le dimensioni della rosetta e quella del fiore (fig. 3.5.3.1 e 3.5.3.2). Tale risultato è in accordo con le osservazioni di Herrera (2005), relative al fatto che le variazioni delle dimensioni del fiore in *Rosmarinus officinalis* sembrerebbero condizionate anche da fattori non genetici. Nel nostro caso sembrerebbe esserci un'elevata correlazione fra parametri vegetativi (le foglie) e quelli riproduttivi, suggerendo come anche le dimensioni degli apparati riproduttivi in *Pinguicula* non siano esclusivamente determinate geneticamente, ma condizionate dai fattori ecologici. Dalle tabb. 3.5.3.1 e 3.5.3.2, e figg. 3.5.3.3÷3.5.3.8 che mettono a confronto i parametri morfometrici misurati della coppia *P. arvetii*-*P. vulgaris* e *P. mariae*-*P. poldinii* si evidenzia che *P. arvetii* si differenzia significativamente da *P. vulgaris* per le minori dimensioni delle foglie, minor numero di foglie, minore altezza dello scapo, minore lunghezza del fiore, minore lunghezza dello sperone e minore dimensione della rosetta basale, mentre *P. mariae* differisce significativamente da *P. poldinii* per avere un maggior numero di foglie, una maggiore lunghezza e larghezza del fiore uno sperone, una rosetta e un fiore di dimensioni maggiori, ma uno scapo significativamente più corto. In fig. 3.5.3.9 viene invece mostrato con grafici ad istogrammi il diverso intervallo dimensionale degli scapi delle quattro specie analizzate.

La letteratura con cui confrontare questi parametri non è molto ricca in quanto spesso per valutare lo stato di benessere di una specie viene considerato il peso secco al termine della stagione vegetativa e non vengono riportate le dimensioni. Abbiamo scelto di non utilizzare questa metodologia in quanto troppo distruttiva.

In tab. 3.5.3.3 viene riportato un riepilogo delle misure delle specie considerate secondo vari autori sulle specie di *Pinguicula* considerate in questo lavoro. Non essendoci sempre i riferimenti

per *P. arvetii* si riportano, quando mancanti, per confronto i dati relativi a *P. leptoceras*, specie a lei più affine. Le celle sono indicate in colore diverso a seconda dell'autore di riferimento (Aeschimann *et al.*, 2004; Ansal di, 2009; Casper, 2001; Conti e Peruzzi, 2006; Heslop, 2004; Pignatti, 1982; Casper, 1972 e infine il presente studio).

Tab. 3.5.3.1: confronto fra i parametri morfometrici in *P. arvetii* e *P. vulgaris*

	<i>P. arvetii</i>	n.misure	<i>P. vulgaris</i>	n.misure	Z	p
Lunghezza foglia maggiore	2,51±0,75	327	3,78±1,15	170	-12,1	<0,001
Numero foglie	5,8±1,1	327	6,1±1,3	171	-2,8	0,004
Numero fiori	1,6±1,0	322	1,7±1,0	168	-0,52	0,60
Altezza scapo massimo	6,66±2,11	308	11,86±3,60	166	-14,5	<0,001
Lungh. longitudinale fiore	2,11±0,31	289	2,17±0,34	129	-2,28	0,023
Lungh. frontale fiore	1,47±0,32	285	1,43±0,36	125	-0,31	0,76
Sperone	0,55±0,12	287	0,61±0,14	97	-4,47	<0,001
Dimensione rosetta basale	14,8±5,9	327	23,6±9,7	170	-10,4	<0,001
Dimensione del fiore	3,17±1,06	285	3,17±1,10	125	-0,57	0,057

Tab. 3.5.3.2: confronto fra i parametri morfometrici in *P. mariae* e *P. poldinii*

	<i>P. mariae</i>	n.misure	<i>P. poldinii</i>	n.misure	Z	p
Lunghezza foglia maggiore	3,15±1,03	88	3,35±0,94	170	-1,52	0,13
Numero foglie	7,3±1,6	97	5,7±1,1	171	-8,07	<0,001
Numero fiori	1,6±0,7	86	1,8±1,0	168	-1,17	0,24
Altezza scapo massimo	5,20±1,32	78	5,87±1,48	166	-3,04	0,003
Lungh. longitudinale fiore	2,91±0,47	62	2,49±0,50	129	-4,41	<0,001
Lungh. frontale fiore	2,10±0,37	62	1,98±0,26	125	-1,98	0,048
Sperone	1,22±0,24	62	0,96±0,17	97	-6,46	<0,001
Dimensione rosetta basale	24,0±11,7	88	20,32±9,70	170	-3,67	<0,001
Dimensione del fiore	6,23±1,94	62	4,99±1,39	125	-2,35	0,019

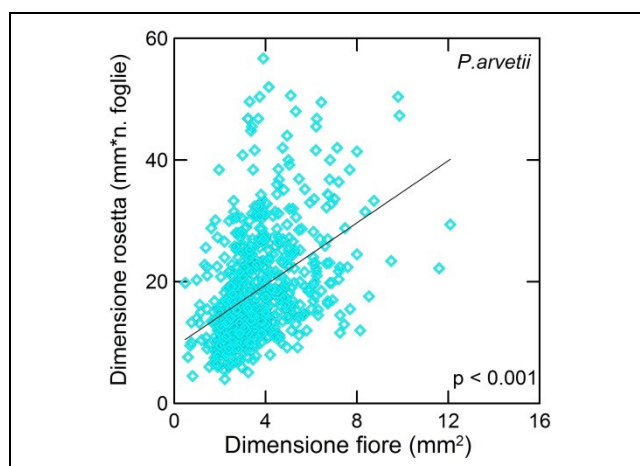


Fig. 3.5.3.1: correlazione fra le dimensioni della rosetta e le dimensioni del fiore in *P. arvetii* ($p < 0,001$)

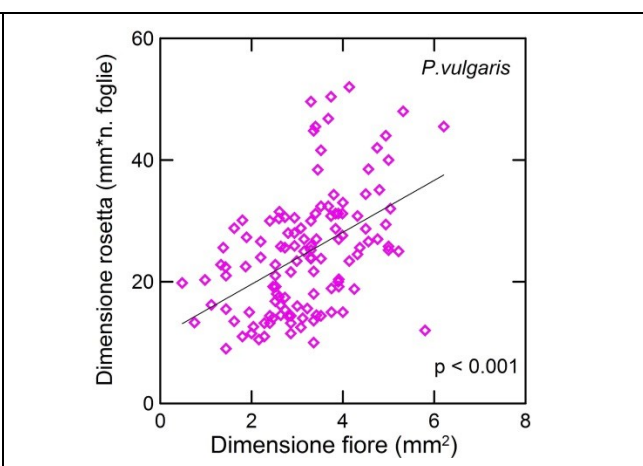


Fig. 3.5.3.2: correlazione fra le dimensioni della rosetta e le dimensioni del fiore in *P. vulgaris* ($p < 0,001$).

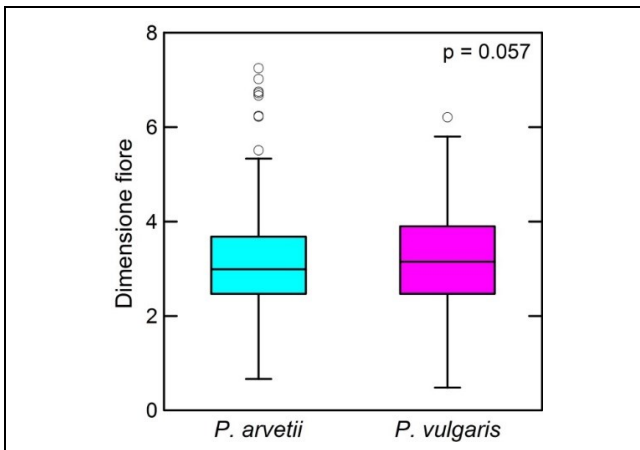


Fig. 3.5.3.3: confronto nella dimensione dei fiori di *P. arvetii* e *P. vulgaris*. Non vi sono differenze significative fra le due specie per quanto riguarda questo parametro

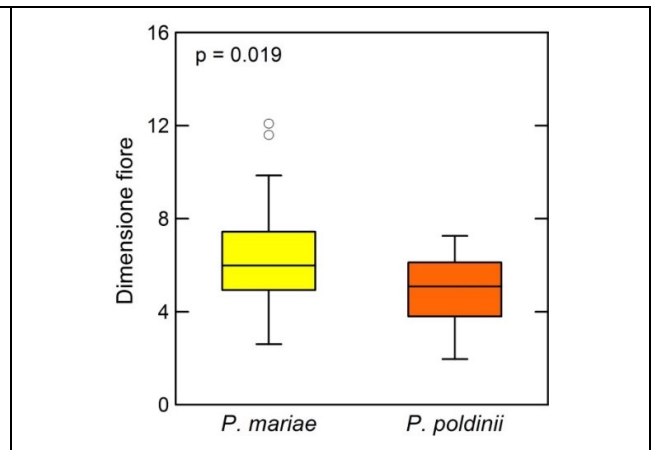


Fig. 3.5.3.4: confronto nella dimensione dei fiori di *P. mariae* e *P. poldinii*. *P. mariae* presenta un fiore di dimensioni significativamente maggiori

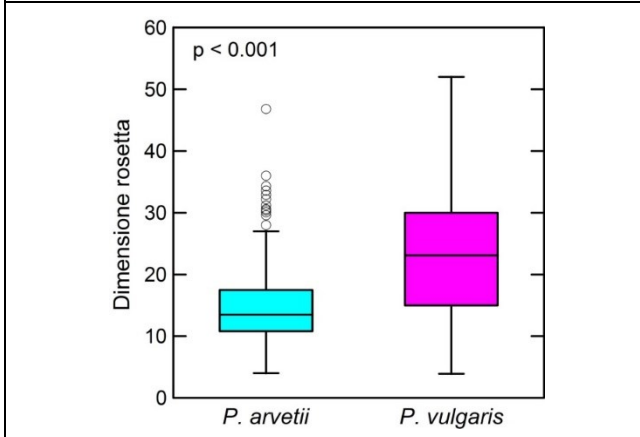


Fig. 3.5.3.5: confronto nella dimensione della rosetta di *P. arvetii* e *P. vulgaris*. La differenza è altamente significativa.

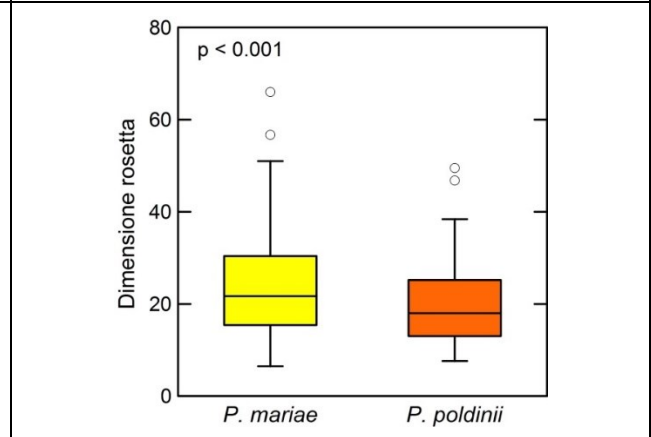


Fig. 3.5.3.6: confronto nella dimensione della rosetta di *P. mariae* e *P. poldinii*. *P. mariae* presenta una rosetta di dimensioni significativamente maggiori.

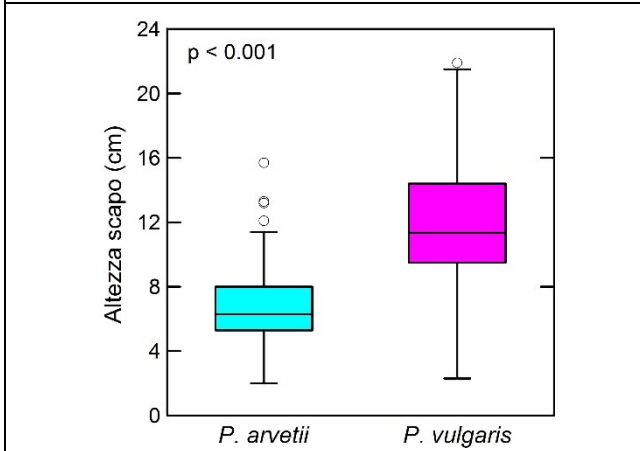


Fig. 3.5.3.7: confronto dell'altezza dello scapo di *P. arvetii* e *P. vulgaris*. La differenza è altamente significativa.

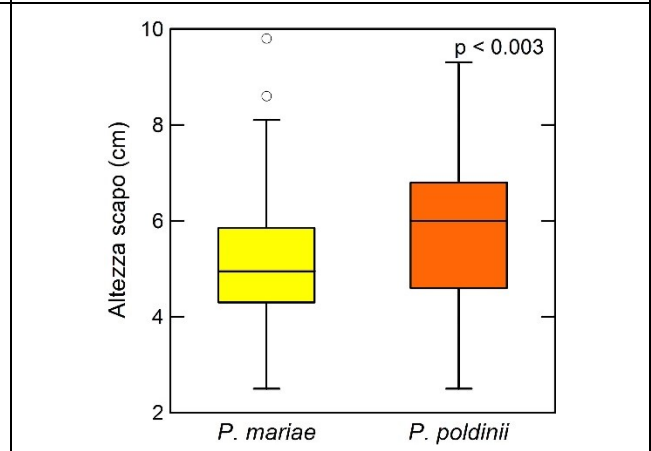


Fig. 3.5.3.8: confronto dell'altezza dello scapo di *P. mariae* e *P. poldinii*. *P. mariae* presenta valori significativamente minori.

Tab. 3.5.3.3: confronto dei parametri morfometrici in *Pinguicula arvetii* (A), *P. leptoceras* (lept., L), *P. vulgaris*, *P. mariae* e *P. poldinii*. Le celle sono indicate in colore diverso a seconda dell'autore di riferimento, come evidenziato (in rosa Aeschimann *et al.*, 2004; in grigio Ansaldo, 2009; in viola Casper, 2001; in giallo Conti e Peruzzi, 2006; in arancio Heslop, 2004; in fucsia Pignatti, 1982; in azzurro Casper, 1972 e in verde il presente studio).

	<i>P. arvetii/lept.</i>			<i>P. vulgaris</i>			<i>P. mariae</i>			<i>P. poldinii</i>		
	Min	Max	med	Min	Max	med	Min	Max	med	Min	Max	med
N. foglie	5L	8L		4	11					4	8	
	5L	8L		5	11		4	8		4	8	
	3A	10A	5,78A	3	10	6,1	4	11	7,4	4	9	5,7
Lunghezza foglia	1,9L	6,5		1	9		3	6		2,2	3,9	
	2,5L	6,5L		2	9					2,7	5,2	
	2L	3,5L		2	4							
	0,8A	6,5A	2,6A	1,3	7	3,8	1,3	6,3	3,1	1,8	5,5	3,4
Altezza scapo	5AL	15AL		5	15		3	8		5	10	
	4L	13L		7,5	27					3,2	11,5	
				5	27							
	4L	10L		6	15							
	2,0A	15,7A	6,7A	2,3	21,9	11,9	2,5	9,8	5,2	2,5	9,3	5,9
N. fiori				1	8		1	4		1	6	
	1L	6L		1	6							
	1A	8A	1,7A	1	5	1,68	0	4	1,60	1	6	1,83
Lunghezza fiore	2A	2,8A		1,5	2,2		1,9	3,5		2,1	3,2	
	1,5L	2,5L		1,4	2					2,1	3,2	
	1,6L	3L		1,5	2							
	1,6L	3L		1,5	3							
	0,7A	3,0A	2,12A	1,2	2,9	2,17	2	4	2,91	1,4	3,6	2,49
Larg. fiore	0,4A	2,9A	1,45A	0,4	2,3	1,43	1	3,1	2,10	1,1	2,4	1,98
Sperone	0,1L	0,9L		0,2	1		0,7	1,2		0,7	1,3	
				0,7	1					0,7	1,3	
	0,4L	0,9L		0,3	1							
	0,3A	0,9A	0,56A	0,2	0,9	0,61	0,7	1,9	1,22	0,7	1,4	0,96

Si deve precisare che la letteratura presenta valori talora contrastanti fra diversi autori, e non viene mai precisato da che tipo di misurazioni provengono i valori proposti, soprattutto relativamente a quanti esemplari misurati e a quante popolazioni. Tuttavia i valori medi provenienti dai nostri dati rientrano nell'intervallo di valori che si rinviene in letteratura. Si rileva un basso valore di dimensione superiore delle foglie in *P. vulgaris* (4 cm) secondo Pignatti (1982), valore che non

trova riscontro in nessun altro riferimento bibliografico (9 cm in Heslop, 2004 ed in Casper, 1972), né in quanto abbiamo potuto riscontrare noi (7 cm).

Oltre alla correlazione fra dimensione della rosetta e dimensione del fiore evidenziata per *P. arvetii* e *P. vulgaris* sono stati esaminati le correlazioni fra gli altri parametri. Alcuni mostrano un elevato grado di correlazione (tabb. 3.5.3.4÷3.5.3.8), sia complessivamente che all'interno delle singole specie. In particolare la correlazione tra altezza dello scapo maggiore e lunghezza della foglia è elevata, nettamente superiore agli altri parametri in tutte le specie. Anche elevata è la correlazione tra dimensioni frontali e longitudinali del fiore. Una minore o assenza di correlazione, si ha invece tra i parametri dimensionali del fiore e la lunghezza delle foglie e l'altezza dello scapo, specialmente in *P. mariae* e *P. poldinii*. E' tuttavia da verificare se la minore correlazione sia un effetto del campionamento più limitato di *P. mariae* e *P. poldinii*. Infatti in *P. vulgaris* e *P. arvetii* i parametri dimensionali della rosetta e quelli della parte riproduttiva sono molto ben correlati.

Si rileva come le curve di distribuzione dei valori dimensionali dello scapo siano diverse. In particolare *P. arvetii* ha un intervallo dimensionale più ristretto (2-16 cm) rispetto a *P. vulgaris* (2-22 cm), un massimo delle frequenze in corrispondenza dei 6 cm di altezza, mentre *P. vulgaris* lo ha intorno ai 10 cm. Per *P. mariae* il massimo delle frequenze si ha intorno a 5 cm, mentre in *P. poldinii* intorno a 6 cm (Fig. 3.5.3.9).

Tab.: 3.5.3.4: correlazioni fra i parametri nelle diverse specie; per ogni correlazione è indicato se positiva (+) o negativa (-), il p ed il valore in % di R². In giallo sono riportate le correlazioni significative con R² ≥10 %, in giallo chiaro le altre correlazioni significative.

Tutte le specie (839 misure)	NUMERO FOGLIE	LFGM	NFI	HSC	LONGFI	FRLAT
N.FG						
LFGM	+ <0,01 11					
NFI	+ <0,01 13	+ <0,01 14				
HSC	+ <0,01 3	+ <0,01 52	+ <0,01 9			
LONGFI	+ <0,01 6	+ <0,01 15	+ <0,01 5	+ <0,01 1		
FRLAT	+ <0,01 7	+ <0,01 16	+ <0,01 5	+ <0,05 1	+ <0,01 47	
SP	+ <0,01 8	+ <0,01 8	+ <0,01 2	- <0,05 1	+ <0,01 45	+ <0,01 30

Tab. 3.5.3.5: correlazioni fra i parametri in *P. arvetii*. Per ogni correlazione è indicato se positiva (+) o negativa (-), il p ed il valore in % di R². In giallo sono riportate le correlazioni significative con R² ≥10 %, in giallo chiaro le altre correlazioni significative.

<i>P. arvetii</i> (342 piante)	N.FG	LFGM	NFI	HSC	LONGFI	FRLAT
N.FG						
LFGM	+ <0,01 4					
NFI	+ <0,01 10	+ <0,01 21				
HSC	+ <0,01 8	+ <0,01 67	+ <0,01 22			
LONGFI	+ <0,01 4	+ <0,01 26	+ <0,01 7	+ <0,01 28		
FRLAT	+ <0,01 7	+ <0,01 30	+ <0,01 13	+ <0,01 27	+ <0,01 37	
SP	>0,05	+ <0,01 13	+ <0,01 5	+ <0,01 12	+ <0,01 20	+ <0,01 5

Tab. 3.5.3.6: correlazioni fra i parametri in *P. vulgaris*. Per ogni correlazione è indicato se positiva (+) o negativa (-), il p ed il valore in % di R^2 . In giallo sono riportate le correlazioni significative con $R^2 \geq 10\%$, in giallo chiaro le altre correlazioni significative.

<i>P. vulgaris</i> (174 piante)	N.FG	LFGM	NFI	HSC	LONGFI	FRLAT
N.FG						
LFGM	+<0,01 10					
NFI	+<0,01 19	+<0,01 17				
HSC	+<0,01 11	+<0,01 72	+<0,01 13			
LONGFI	>0,05	+<0,01 17	>0,05	+<0,01 15		
FRLAT	>0,05	+<0,01 30	>0,05	+<0,01 32	+<0,01 32	
SP	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	+<0,01 10	>0,05

Tab. 3.5.3.7: correlazioni fra i parametri in *P. mariae*. Per ogni correlazione è indicato se positiva (+) o negativa (-), il p ed il valore in % di R^2 . In giallo sono riportate le correlazioni significative con $R^2 \geq 10\%$, in giallo chiaro le altre correlazioni significative.

<i>P. mariae</i> (98 piante)	N.FG	LFGM	NFI	HSC	LONGFI	FRLAT
N.FG						
LFGM	+<0,01 20					
NFI	+<0,01 27	+<0,01 20				
HSC	+<0,01 15	+<0,01 47	+<0,01 15			
LONGFI	>0,05	+<0,01 12	>0,05	+<0,01 12		
FRLAT	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	+<0,01 30	
SP	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	+<0,01 49	+<0,01 34

Tab. 3.5.3.8: correlazioni fra i parametri in *P. poldinii*. Per ogni correlazione è indicato se positiva (+) o negativa (-), il p ed il valore in % di R^2 . In giallo sono riportate le correlazioni significative con $R^2 \geq 10\%$, in giallo chiaro le altre correlazioni significative.

<i>P. poldinii</i> (132 piante)	N.FG	LFGM	NFI	HSC	LONGFI	FRLAT
N.FG						
LFGM	+<0,01 53					
NFI	+<0,01 41	+<0,01 37				
HSC	+<0,01 22	+<0,01 46	+<0,01 30			
LONGFI	>0,05	>0,05	+<0,01 16	+<0,05 7		
FRLAT	>0,05	+<0,01 11	+<0,05 9	>0,05	+<0,01 21	
SP	>0,05	>0,05	>0,05	+<0,01 9	>0,05	>0,05

Altezza scapo maggiore

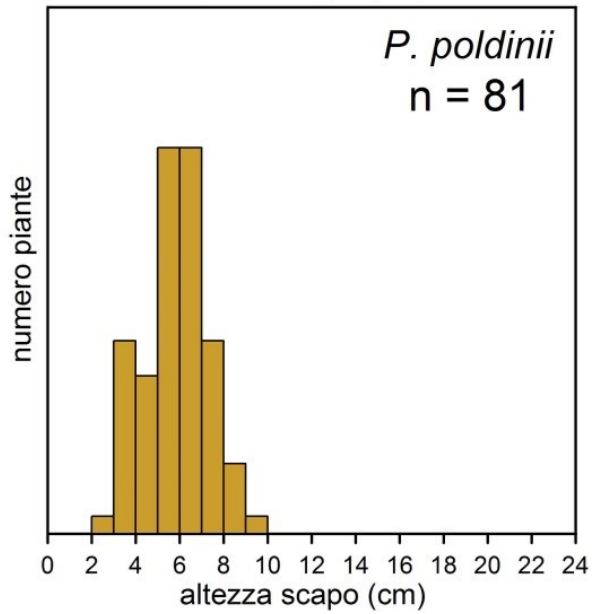
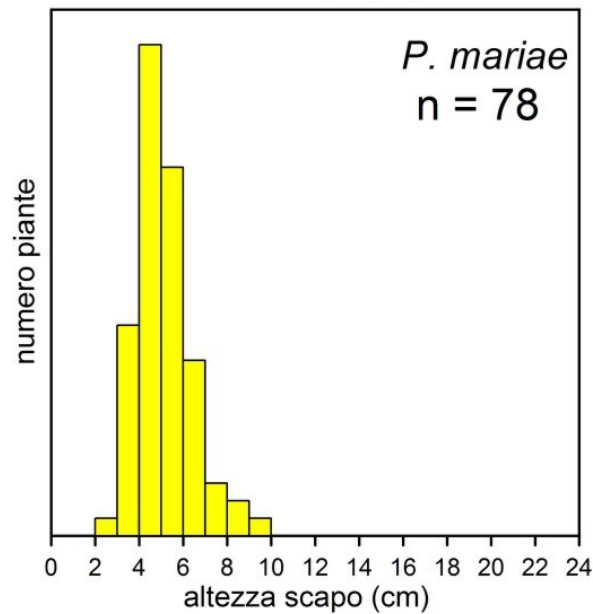
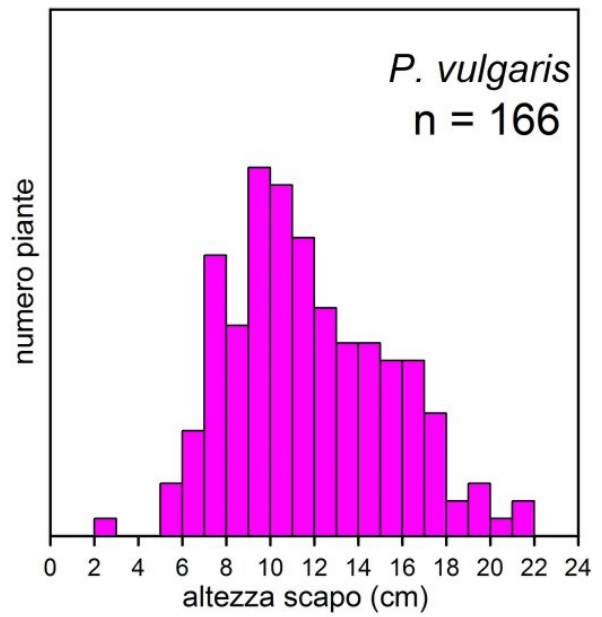
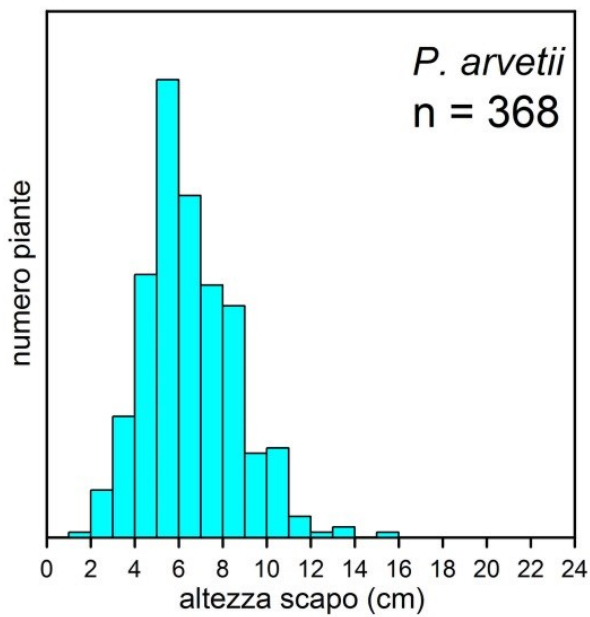


Fig 3.5.3.9: gli istogrammi mostrano il diverso andamento dimensionale dell'altezza dello scapo nelle quattro specie esaminate. Si osservi come l'intervallo dimensionale e la curva delle frequenze abbia una base stretta e simile in *P. mariae* e *P. poldinii* (2-10 cm), più ampia in *P. arvetii* (1-16 cm) e ancora maggiore in *P. vulgaris* (2-22 cm).

3.5.4 RELAZIONE TRA PARAMETRI TOPOGRAFICO-FISICO-CHIMICI E MORFOMETRICI

Vengono di seguito presi in considerazione i rapporti che intervengono fra componenti biotiche ed abiotiche mediante un'analisi multivariata (Canonical correspondance analysis–CCA), al fine di fornire una visione grafica riepilogativa dei fattori che maggiormente condizionano i parametri morfometrici. L'analisi sarà limitata alle specie su cui si dispone di un maggior numero di dati e che presentano una maggiore variabilità ambientale, vale a dire *P. arvetii* e *P. vulgaris*. L'analisi multivariata prende in considerazione separatamente i parametri diretti e quelli indiretti (Indicatori Ecologici di Ellenberg (fig. 3.5.4.1 alto e basso).

Per i parametri diretti sono stati considerati i parametri legati al substrato, escluso il Cr (Ca, Ca/Mg, Mg, Fe, Ni, Mn), quelli legati alla materia organica (sostanza organica, P, azoto totale, N/P, Na, K) oltre al pH del suolo e all'altitudine come parametro topografico. Per i parametri indiretti sono invece stati utilizzati i risultati dei sei indicatori ecologici di Ellenberg ricavati dall'analisi delle specie co-occorrenti con *Pinguicula* (L, K, T, F, R, N), come descritto nel paragrafo 3.3. I parametri morfometrici considerati nell'analisi sono la lunghezza della foglia massima, il numero delle foglie, la dimensione della rosetta e del fiore, la lunghezza dello scapo, la lunghezza frontale e longitudinale del fiore; ad essi è stato aggiunto il dato sulla copertura erbacea. I dati morfometrici sono stati mediati per ogni stazione e l'analisi è stata effettuata utilizzando i dati medi.

Il primo risultato, comune a tutte le due analisi (fig. 3.5.4.1) è l'elevato grado di correlazione della componente principale: per l'analisi dai dati chimico-fisico-topografici la componente principale esprime il 94,1% delle correlazioni e la secondaria solo il 2,4%; per l'analisi con gli indicatori ecologici l'autovalore della componente principale spiega il 96,4 % della varianza e la componente secondaria solo il 2,6%; le altre componenti sono trascurabili. Conseguentemente i valori delle singole stazioni sono fortemente allineate lungo la componente principale; inoltre le stazioni relative a *P. arvetii* e *P. vulgaris* sono ben differenziate, su versi opposti della componente principale, in entrambe le analisi.

Per l'analisi effettuata considerando quali parametri ecologici i dati misurati, fisico-chimici e topografici, la componente principale è ben correlata alla dimensione della rosetta ed in modo inverso alla copertura erbacea. La componente secondaria pare invece correlata alle dimensioni dello sperone ed al numero dei fiori, ma meno evidentemente agli altri parametri dimensionali del fiore. La componente principale per questi parametri risulta ben correlata con il pH del suolo ed il rapporto N/P, e negativamente con la quota. L'analisi di corrispondenza canonica permette di separare molto bene *P. arvetii* e *P. vulgaris*, in cui i relativi dati stazionali sono in prevalenza disposti in verso opposto lungo l'asse principale.

Per gli altri parametri ambientali si osserva che Ca, Ca/Mg ed i parametri legati alla materia organica, con l'eccezione del fosforo totale, hanno una variazione positiva con la componente principale, in *P. vulgaris*, mentre la stessa relazione si ha per i parametri legati ai metalli di transizione in *P. arvetii*. Questi metalli rappresentano un fattore di stress per le piante, ma sembrano essere ben tollerati da alcune piante carnivore (*Darlingtonia californica*, *Nepenthes rajah*, *N. xalisaputrana*, *N. villosa* e *Stylidium spp.* che vivono su substrati serpentinitici o *Sarracenia purpurea ssp. purpurea*, *Drosera rotundifolia* e *Pinguicula sp.* trovate su substrati ultrabasici di rocce provenienti dal mantello terrestre, ricchi di metalli pesanti (D'Alessi, 2005; Gibson, 1983; Clarke, 2001; Kaul, 1982; Darnowski, 2002; Kruckerberg, 1954; Adlassnig *et al.*, 2005).

L'analisi di corrispondenza canonica dei parametri morfometrici a partire dai dati chimico-fisico-topografici mostra quindi per *P. arvetii* una preferenza per altitudini superiori, pH più bassi, e contenuti di metalli di transizione superiori, rispetto a *P. vulgaris* che mostra invece una correlazione

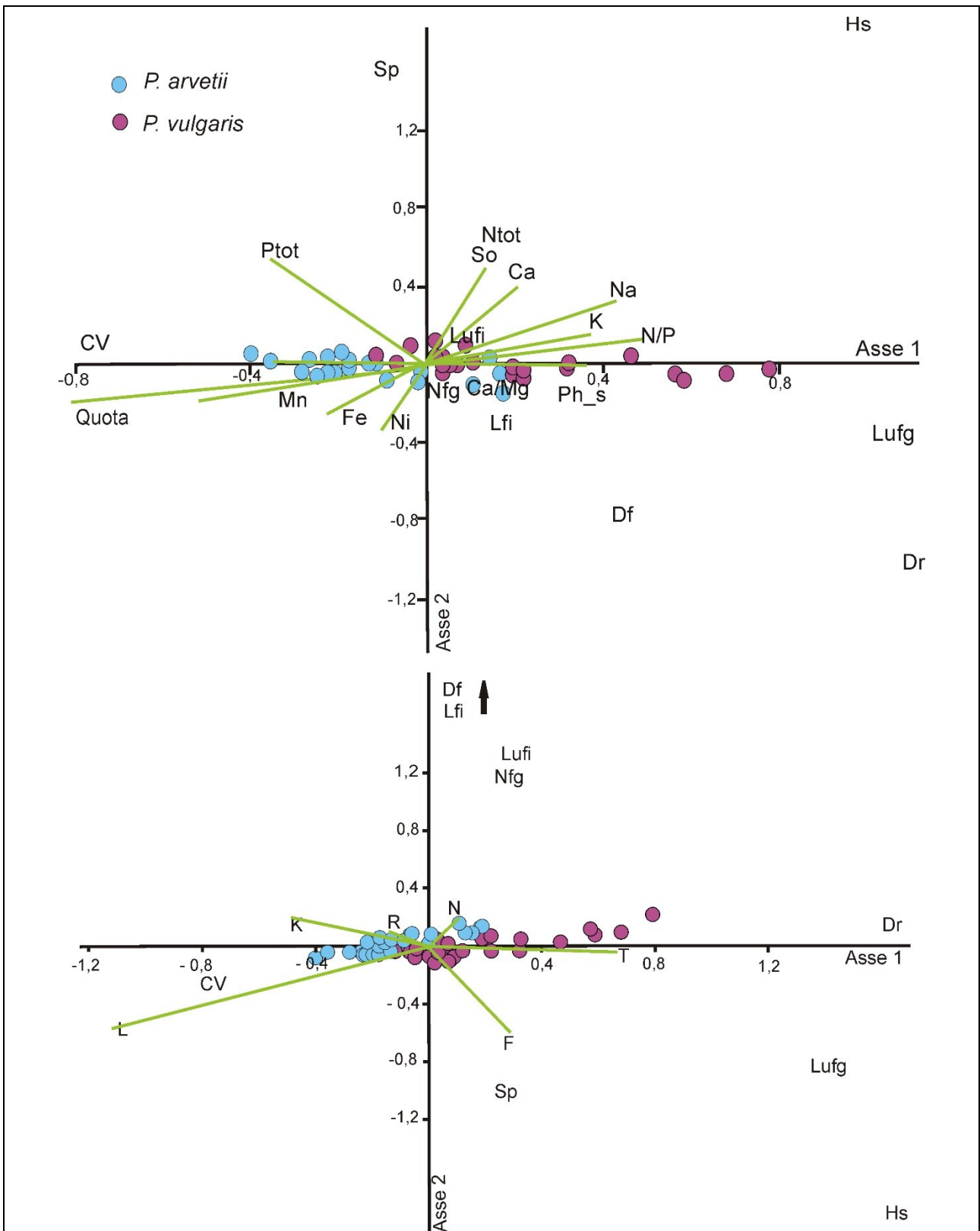


Fig. 3.5.4.1: in alto CCA relativa alle relazioni fra parametri diretti (fisico-chimici e topografici) e parametri biologici. In basso CCA relativa alle relazioni fra parametri indiretti (indicatori ecologici di Ellenberg). CV: copertura vegetale, So: sostanza organica, pH_s: pH del suolo, Sp: sperone, Lufg: lunghezza foglia, Hs: altezza scapo, Lufi: lunghezza fiore, Lfi: larghezza fiore, Dr: dimensione rosetta, Df: dimensione fiore, Nfg: numero foglie.

più marcata delle dimensioni delle foglie per quote più basse, pH più alto, e quindi substrati più basici.

Per contro dimensione della rosetta e dello scapo risultano significativamente maggiori per *P. vulgaris* su litologie contenenti Ca quali calcari e calcescisti (figg. 3.5.4.1 in alto, 3.5.4.3 e 3.5.4.4).

I parametri legati alla materia organica non danno invece indicazioni univoche: il rapporto N/P è correlato positivamente con le dimensioni della rosetta di *P. vulgaris*, ma il fosforo totale non lo è, ed il contenuto di sostanza organica non pare correlato alla componente principale. Ciò pare in accordo con l'osservazione che l'indice N nutrizionale (fig. 3.5.4.1 in basso) non mostra preferenza tra le due specie. Tuttavia il rapporto N/P significativamente maggiore in *P. vulgaris* rispetto a *P. arvetii* (Tab. 3.1.1) sembra coerente con quanto riportato in letteratura per *P. vulgaris* che, secondo Adamec (1997), appartiene ad uno dei tre gruppi in cui l'autore ha suddiviso le piante carnivore. Tale gruppo corrisponderebbe alle specie denominate "specie che necessitano di nutrienti", la cui crescita è dovuta sia all'apporto di nutrienti dal suolo che dalle foglie ed il cui assorbimento radicale può essere parzialmente stimolato dall'assorbimento fogliare; in tali specie il riutilizzo di N e P dagli organi senescenti è relativamente inefficiente. Adamec (1997) ipotizza che questo gruppo di piante cresca in ambienti naturali con contenuto di nutrienti del suolo relativamente alto. Tale risultato è anche compatibile con l'ambiente di vita di *P. vulgaris*, significativamente più umido, fattore che favorisce l'accumulo di N nel suolo (Craft & Chiang, 2002).

Nell'analisi di corrispondenza canonica effettuata considerando come variabili ecologiche i valori indiretti degli indici di Ellenberg, la componente principale è ancora fortemente correlata con le dimensioni della rosetta, mentre la componente secondaria è legata alle dimensioni dei fiori, sia frontale che longitudinale (e ovviamente al loro prodotto), oltre che al numero dei fiori. Inoltre la componente principale è legata in modo inverso alla copertura. Per quel che riguarda questi fattori ecologici, il parametro L ed il parametro T presentano opposte correlazioni con la componente principale; il parametro di continentalità K ha correlazione simile al parametro L, mentre i parametri N e F risultano poco correlati. Dalla distribuzione dei dati stazionali e dalla elevata correlazione di alcuni parametri con la componente principale l'interpretazione risulta relativamente semplice: *P. arvetii* è correlata a coperture elevate e ad un maggiore grado di luminosità, oltre che ad una

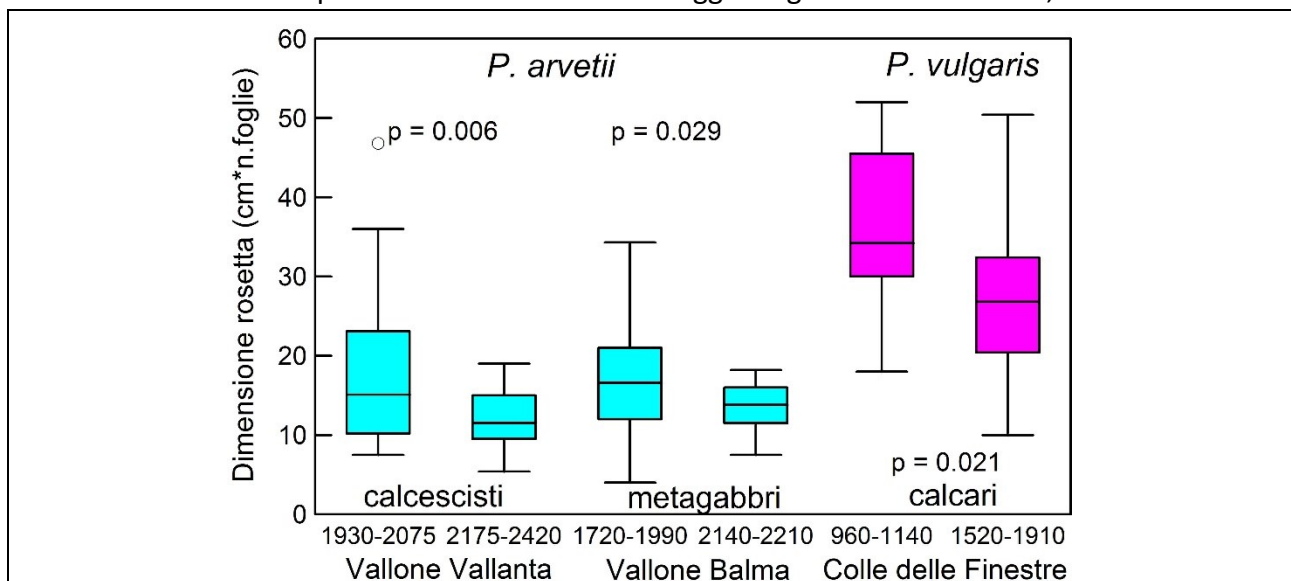


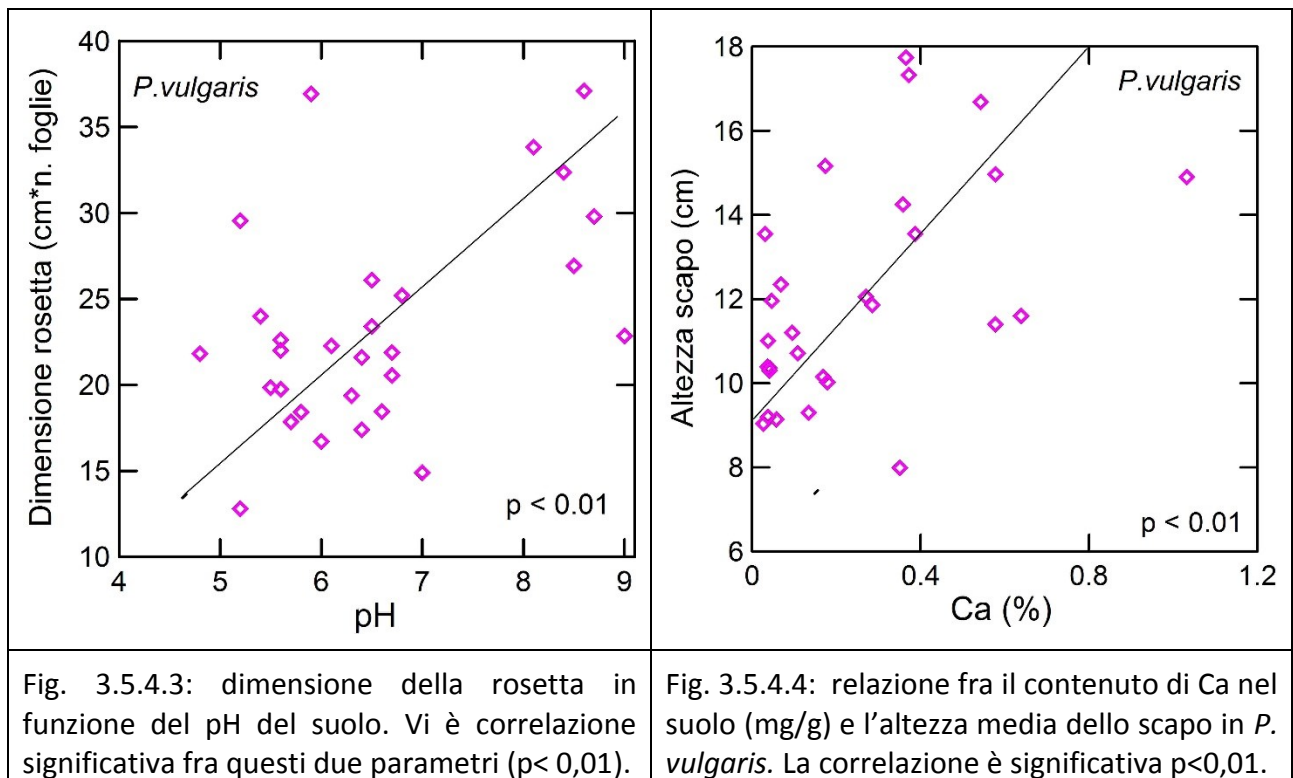
Fig. 3.5.4.2: dimensione della rosetta in *P. arvetii* e in *P. vulgaris* al variare dell'altitudine all'interno di valli omogenee per gli altri parametri. Si osserva un trend decrescente delle dimensioni. Le differenze sono significative fra fasce altimetriche nelle diverse valli e nelle due specie considerate. In azzurro *P. arvetii*, in rosa *P. vulgaris*.

maggior continentalità, coerentemente con le altitudini maggiori a cui viene trovata. In *P. vulgaris* una maggiore dimensione della rosetta si correla positivamente con temperature maggiori, ben compatibili con la minore fascia altimetrica in cui vive. La componente nutrizionale non risulta invece discriminante tra le due specie.

Questi risultati confermano pertanto quanto messo in evidenza dall'analisi dei microhabitat effettuata mediante Cluster analysis (paragrafo 3.5.1) e a quella relativa alle variazioni dei parametri morfometrici di *P. arvetii* e *P. vulgaris* nei diversi micro-habitat (paragrafo 3.5.2).

Nell'ambito di ogni specie si assiste ad una riduzione della dimensione delle foglie con l'aumento dell'altitudine (fig. 3.5.4.2); tale informazione viene desunta dai dati provenienti da singoli valloni, con pari litologia ed esposizione.

P. vulgaris mostra una correlazione significativa positiva fra i parametri morfometrici (dimensione della rosetta e altezza dello scapo) e, rispettivamente, pH e contenuto in calcio del suolo (figg. 3.5.4.3 e 3.5.4.4), fattori che sembrano ulteriormente confermare la preferenza di questa specie per substrati basici.



3.5.5 CARATTERISTICHE ANATOMO-MORFOLOGICHE DELLE RADICI E DELLE FOGLIE DI *PINGUICULA*

L'insieme dei risultati ottenuti nelle correlazioni fra occorrenza di *Pinguicula* e parametri topografici e fisico-chimici mostra come vi siano differenze significative fra le specie considerate per quanto riguarda la caratterizzazione dell'habitat; tuttavia i dati evidenziano anche come *Pinguicula vulgaris* e *P. arvetii* possano vivere entro un intervallo abbastanza ampio per quel che riguarda molti dei parametri esaminati, dalla litologia al pH del suolo, che portano la specie a sopportare condizioni di acidità sino a basicità elevate, così come litologie differenti, elementi che suggeriscono una notevole capacità di adattamento all'ambiente. Tuttavia queste specie sono confinate in settori ambientali ristretti, condizione che induce a pensare alla presenza di qualche fattore che ne permetta l'insediamento, così come di elementi che lo impediscano altrove.

Elemento di continuità ambientale ed ecologica, comune a tutte le specie di *Pinguicula* considerate sembra essere l'acqua, come peraltro già riportato in Heslop-Harrison, 2004, il quale ha osservato come nelle isole britanniche la presenza di *P. vulgaris* sembrerebbe maggiormente condizionata dalla presenza d'acqua che da altri fattori.

L'acqua, nei siti visitati, si presenta sotto varie forme: stillicidio, scorrimento idrico superficiale su pendii prativi, margini di rio. Le diverse specie di *Pinguicula* sono strettamente legate a questo ambiente, tanto da scomparire a pochi metri da queste aree.

Nell'ambito di habitat umidi tuttavia vi sono differenze significative fra *P. arvetii* e *P. vulgaris*: l'indice di umidità ottenuto indirettamente mediante i parametri ecologici proposti da Ellenberg (Pignatti *et al.*, 2005) in *P. arvetii* è inferiore a *P. vulgaris* ed alle pinguicole di stillicidio, indicando in questo un adattamento a condizioni di umidità meno elevate.

Tutto questo pone una limitazione ambientale ben precisa, tanto che spesso il ritrovamento della specie è avvenuto semplicemente dopo aver identificato le aree di ruscellamento superficiale, in aree geografiche e altitudinali dove il genere è presente. Si tratta quindi di un genere con elevato grado di diffusione, qualora vi siano le condizioni ambientali, ma strettamente vincolate a queste.

Le piante non carnivore che vivono con le radici immerse in acqua sviluppano adattamenti consistenti nella lisi cellulare per liberare spazi aeriferi nel parenchima corticale. Conferma di questa affermazione è pubblicata da Eshel & Beeckman, 2013, che mostrano come nel riso, coltivato in acqua stagnante, le radici sviluppino nel tempo cavità aerifere interne, ben visibili in fig. 3.5.5.16 e un esoderma con cellule a parete spessa che separa due settori cellulari, in modo da proteggere i tessuti della radice dalle perdite di ossigeno verso l'ambiente stagnante. Per quanto riguarda le piante carnivore, oltre alle foglie, anche le loro radici sono state studiate, soprattutto dal punto di vista funzionale. Adamec (1997) riporta come le radici delle piante carnivore siano generalmente corte, debolmente ramificate ed in grado di tollerare, in un modo che è sconosciuto, l'anossia ed i fenomeni correlati quali la presenza di H₂S in suoli umidi; queste radici sono in grado di rigenerarsi facilmente e la loro capacità di assorbire nutrienti è limitata e compensata dall'apporto trofico proveniente dalle prede. Adamec (1997) sostiene che la carnivoria si sviluppi come un adattamento agli ambienti poveri di nutrienti, umidi o inzuppati d'acqua, in cui le normali funzioni delle radici siano compromesse.

Adamec (2002) ha preso in considerazione come l'assorbimento fogliare possa stimolare l'assorbimento di nutrienti da parte delle radici; in un successivo lavoro lo stesso Adamec (2005) ha potuto dimostrare, analizzando gli aspetti ecofisiologici legati ai flussi di ossigeno, tassi respiratori e fenomeni essudativi, come le radici delle piante carnivore analizzate siano molto attive e perfettamente adattate a contrastare l'anossia dei suoli saturi d'acqua in cui vivono. Brewer *et al.* (2011) analizzando la densità delle radici delle piante carnivore viventi in ambienti umidi mediante

picnometro hanno messo in evidenza l'assenza di cavità nelle radici delle piante carnivore dei generi *Drosera*, *Pinguicula Sarracenia* e *Utricularia* rispetto a quelle delle piante non carnivore; gli autori hanno misurato la densità (mediante picnometro) e la lunghezza delle radici di piante carnivore (N=6) e non carnivore (N=47) viventi in un'area umida del Sud Mississippi (USA). Analizzando i dati di Brewer *et al* (2011) si può rilevare che la correlazione fra densità e lunghezza delle radici è altamente significativa, sia per le specie carnivore che non carnivore ($p < 0,001$); si osserva inoltre che la profondità delle radici delle specie non carnivore è molto variabile e compresa fra 2 e 27 cm, mentre per le radici delle carnivore è compresa fra 0 (due specie di *Utricularia* sono prive di radici) e 8,5 cm; la porosità media varia per le non carnivore fra 0 e 75 %, mentre è pari a 0 per tutte le carnivore esaminate. Si rileva inoltre che le non carnivore che hanno porosità nulla hanno una profondità delle radici compresa fra 2 e 16 cm. Tale studio è teso a dimostrare come la carnivoria possa essere considerata un adattamento all'eccesso di acqua piuttosto che alla povertà di nutrienti e come questa modalità trofica possa rappresentare un'alternativa alla formazione di aerenchimi, tipici invece delle piante non carnivore che vivono negli stessi ambienti. Adlassnig *et al.*, (2005) descrivono l'anatomia delle radici delle carnivore riportando come l'adattamento ecologico alla deficienza di ossigeno in alcune piante carnivore si rifletta sull'anatomia delle loro radici. Stânescu & Toma, (2007) hanno descritto invece l'aspetto isto-anatomico di foglie, scapi e radici di *Pinguicula alpina* e *P. moranensis*; dalle osservazioni effettuate sulle radici di *Pinguicula alpina* e *Pinguicula moranensis* riportano come tutti i caratteri osservati evidenzino differenze quantitative (diverso numero di strati di cellule nel parenchima corticale della radice, 7-8 in *P. alpina*, 5-6 in *P. moranensis*, diverso numero di fasci xilematici e floematici 4 in *P. alpina*, 6 in *P. moranensis*). Tuttavia, oltre a studi puntuali su alcune specie, manca uno studio isto-anatomico che metta in evidenza eventuali tratti morfo-anatomici comuni a specie del genere *Pinguicula* viventi in siti caratterizzati da suoli anche solo temporaneamente inondati.

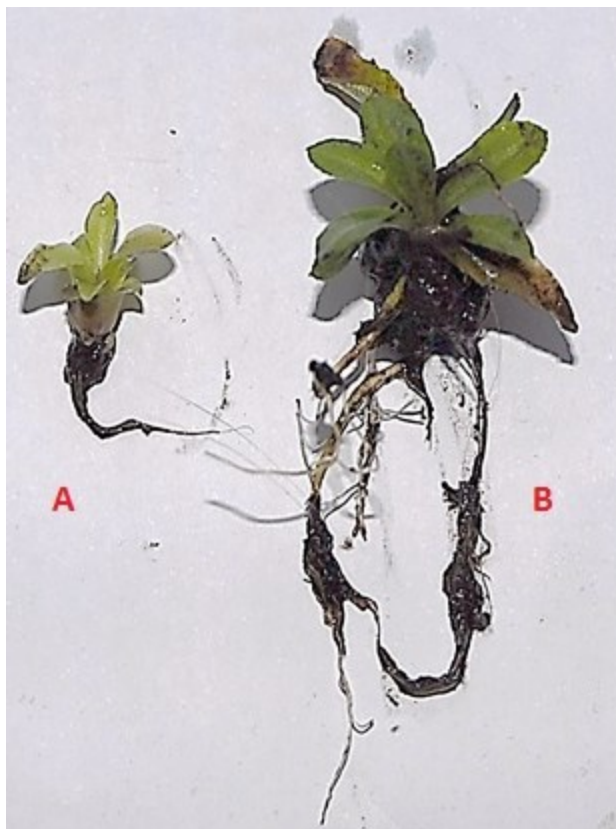


Fig. 3.5.5.1: radici di *Pinguicula arvetii* (A) e *Primula farinosa* (B). Si possono osservare, oltre alla differente lunghezza, le maggiori dimensioni e complessità della radice di *Primula farinosa* (B) rispetto a quella di *P. arvetii* (A).

Data la mancanza di informazioni relativamente a questa componente nelle specie da noi studiate abbiamo ritenuto di concludere lo studio di queste specie con l'osservazione delle caratteristiche morfo-anatomiche delle foglie e delle radici di *Pinguicula* (*P. arvetii* e *P. vulgaris*); oltre alle radici di *Pinguicula* sono state anche prelevate, per confronto alcune radici di piante non carnivore condividenti il medesimo habitat (fig. 3.5.5.1).

Le osservazioni microscopiche effettuate hanno permesso di evidenziare aspetti caratterizzanti queste specie. (fig. 3.5.5.2÷3.5.5.13).

In particolare si può osservare come le foglie di entrambe le specie (figg. 3.5.5.2 ÷ 3.5.5.5) presentino ampie cavità al loro interno, più evidenti e frequenti in *P. vulgaris* rispetto a *P. arvetii*, aperture stomatiche su entrambe le pagine fogliari, assenza di cuticola e di epidermide fotosintetico colonnare, presenza di parenchima fotosintetico lacunoso nella porzione centrale della foglia e presenza di peli ghiandolari stipitati e sessili sulla pagina superiore visibili nelle sezioni trasversali effettuate, coerentemente con quanto si trova in letteratura (Casper, 1966).



Fig. 3.5.5.2: sezione trasversale di foglia di *P. vulgaris* - Colle delle Finestre 3 - Agosto 2014. Ingr 50 x

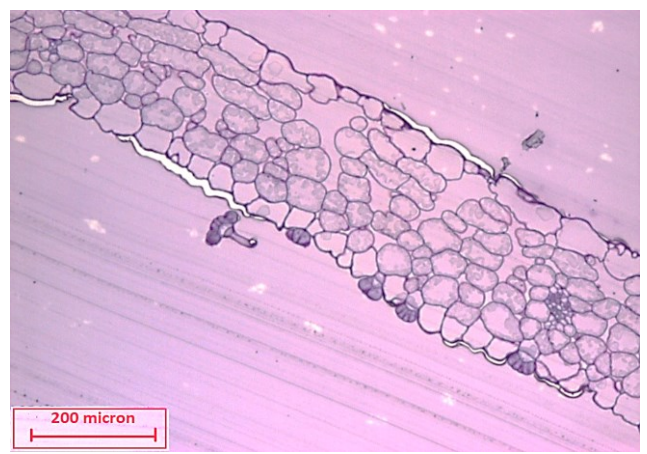


Fig. 3.5.5.3: sezione trasversale di *P. arvetii* - S. Besso 2 – giugno 2013. Ingr. 50 x

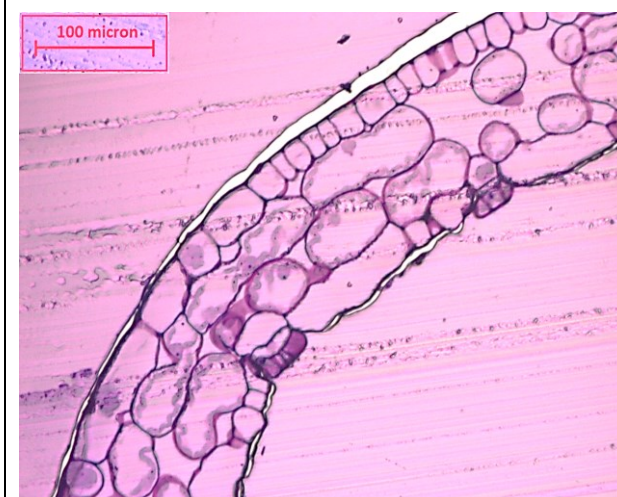


Fig. 3.5.5.4: sezione trasversale di foglia di *P. vulgaris* - Colle delle Finestre 3 - Agosto 2014. Ingr 100 x

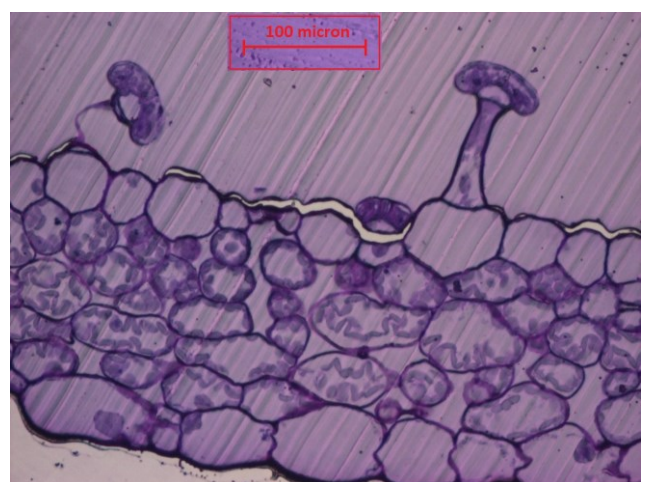


Fig. 3.5.5.5: sezione trasversale di *P. arvetii* - S. Besso 2 – giugno 2013. Ingr. 100 x

Le radici di *Pinguicula arvetii* e *P. vulgaris* appaiono nelle sezioni effettuate (figg. 3.5.5.6÷ con cellule strettamente embricate nella zona corticale, prive di spazi intercellulari, con strati sovrapposti di cellule morte e probabile produzione di mucillagine con funzione impermeabilizzante nella zona rizodermica; la zona centrale presenta ampi vasi xilematici immersi nel floema.

In *P. vulgaris* le sezioni trasversali mostrano (figg. 3.5.5.6 ÷ 3.5.5.8):

- un rizoderma costituito da 4 strati di cellule compresse
- un parenchima corticale asimmetrico in visione ortogonale con 3-5 strati di cellule di forma diversa, ma prevalentemente pseudo rettangolari, con l'asse lungo perpendicolare all'asse della radice;
- un cilindro centrale con 7 fasci xilematici con 8-9 vasi con pareti ispessite, immersi nell'area floematica, ampia e asimmetrica, circondato da un periciclo costituito da 2-3 strati di cellule di piccole dimensioni pseudo rettangolari, prive di ispessimenti visibili, disposte con l'asse lungo parallelo all'asse della radice.

In *P. arvetii* si osserva in sezione trasversale (figg. 3.5.5.9 e 3.5.5.10), dalla periferia verso il centro:

- un rizoderma costituito da uno-due strati di cellule compresse
- un parenchima corticale eterogeneo, costituito da 3-6 strati di cellule deformate e incastrate fra loro come i pezzi di un puzzle, con pareti ispessite, non porose;
- un cilindro centrale con 4 (*Pinguicula* Colle dell'Agnello), 5 (*Pinguicula* Val Sangone) fasci xilematici con 6-10 vasi con pareti ispessite, immersi nell'area floematica che è compressa ed interposta ad essi, circondato da un periciclo costituito da 2-3 strati di cellule compresse.

Mentre le radici di *Pinguicula* sono semplici e hanno lunghezza che non supera generalmente i 3 cm, le altre specie esaminate hanno radici di lunghezza superiore e hanno generalmente radici secondarie (fig. 3.5.5.1).

Il quadro anatomico osservato depone per radici meno efficienti per l'assorbimento dei nutrienti rispetto alle altre piante che vivono in ambiente saturo d'acqua. E' possibile che vi siano meccanismi in grado di migliorare l'efficienza di assorbimento radicale di *Pinguicula*. Per esempio secondo quanto suggerito da Adamec (1997) l'assorbimento delle radici di K, Ca e Mg potrebbe essere accresciuto con l'assunzione di N e P, attraverso la carnivoria.

Vi sono inoltre differenze nelle modalità con cui le piante carnivore si approvvigionano di nutrienti e le stesse sono dotate di una certa plasticità nel far fronte ai loro fabbisogni trofici. Bott *et al.* (2008), hanno ad esempio dimostrato che la specie carnivora *Sarracenia purpurea* è in grado di aumentare le dimensioni delle foglie ed il relativo contenuto di N se spostata da un ambiente più povero ad uno più ricco di questo elemento, mentre lo stesso non avviene, in questa specie, per altri elementi quali P, S, K, Ca, Mg e non avviene in altre specie.

Questo adattamento tempestivo all'incremento di nutrienti non sembra accadere, secondo Worley & Harder (1999), in *Pinguicula vulgaris*; questi autori osservarono che le dimensioni della rosetta non variavano in funzione di un aumento nella concentrazione di N nel suolo, probabilmente a causa della preformazione di fiori e foglie che avviene in questa specie.

Numerosi autori ((D'Alessi, 2005; Gibson, 1983; Clarke, 2001; Kaul, 1982; Darnowski, 2002, 2003; Kruckerberg, 1954; Adlassnig *et al.*, 2005) riportano come elementi chimici costituenti un fattore di stress per le piante, se presenti in quantità eccessiva, quali i metalli di transizione, risultino essere sopportati bene da diverse specie carnivore (*Darlingtonia californica*, *Nepenthes rajah*, *N. xalisaputrana*, *N. villosa* e *Stylidium* spp. che vivono su substrati serpentinitici o *Sarracenia purpurea* ssp. *purpurea*, *Drosera rotundifolia* e *Pinguicula* sp.), indicando in ciò che radici poco assorbenti

possono fornire modalità alternative di resistenza a fattori di disturbo rispetto alle piante non carnivore.

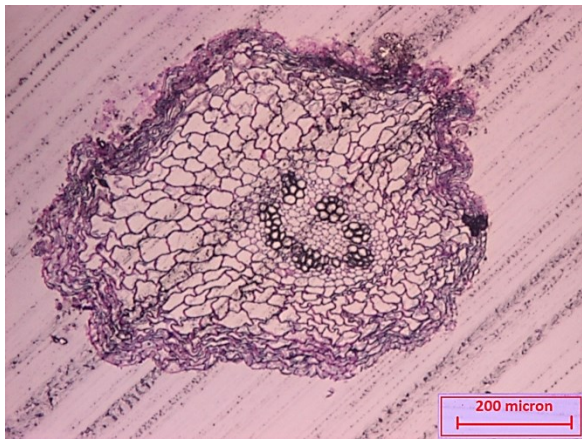


Fig. 3.5.5.6: *P. vulgaris* sezione trasversale di radice Colle delle Finestre 2 - Agosto 2014. Ingr. 50 x

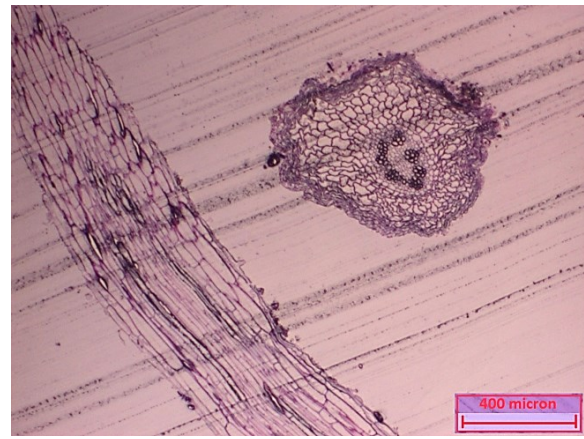


Fig. 3.5.5.7: *P. vulgaris* sezione trasversale di radice Colle delle Finestre 2 - Agosto 2014 ingr. 25 x

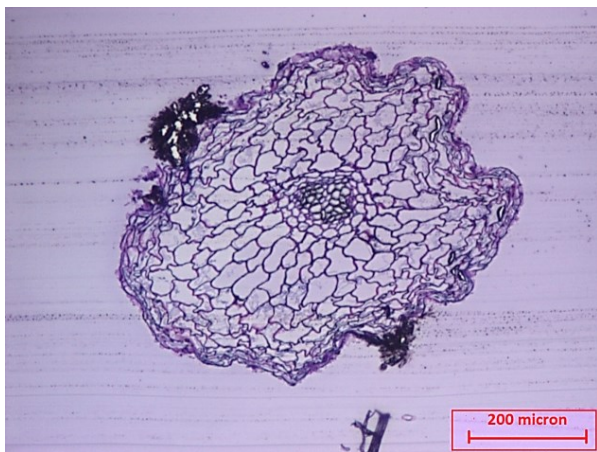


Fig. 3.5.5.8: sezione trasversale di radice di *P. vulgaris* Colle delle Finestre 1 - Agosto 2014 ingr. 50 x

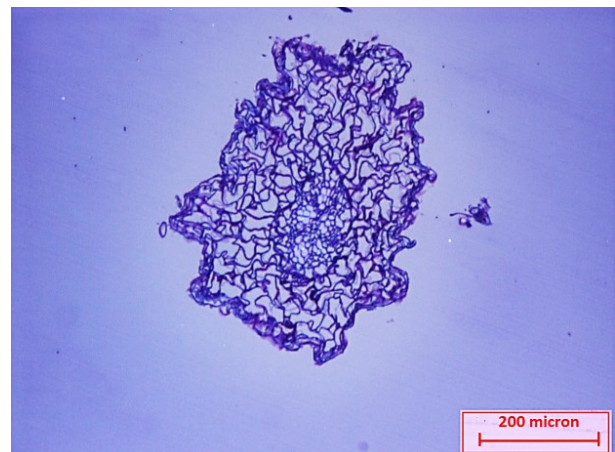


Fig. 3.5.5.9: sezione trasversale di radice di *P. arvetii* Vallone di Ricciavrè 11 - Luglio 2013 ingr. 50 x

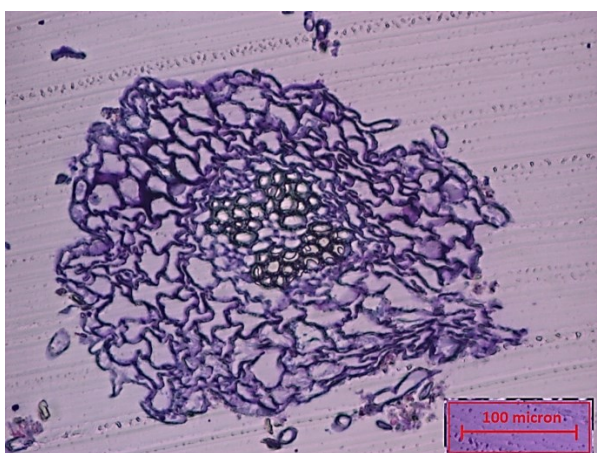


Fig. 3.5.5.10: sezione trasversale di radice di *P. arvetii* Colle dell'Agnello luglio 2013 ingr. 100 x

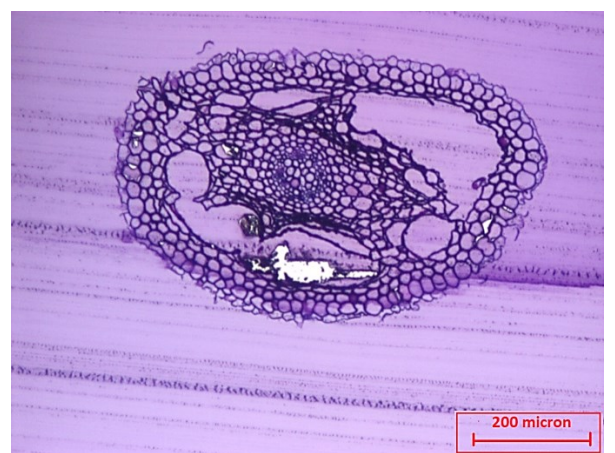


Fig. 3.5.5.11: sezione trasversale di radice di *Primula farinosa* C. Finestre 2 agosto 2014 ingr. 50 x

E' possibile che i siti occupati dalle piante carnivore non siano necessariamente siti poveri di nutrienti, ma siti in cui le condizioni di disponibilità degli stessi e di asfissia radicale determinata dalla elevata percentuale di saturazione d'acqua del suolo o la presenza di un eccesso di elementi nocivi a concentrazione elevata inibiscono la crescita delle piante non carnivore, favorendo di conseguenza o quelle particolari piante in cui intervengono adattamenti morfoanatomici idonei a favorire gli scambi gassosi a livello radicale, nel caso dell'eccesso di acqua o quelle piante, cosiddette carnivore, in cui le carenze idriche e nutrizionali possano essere compensate dal supplemento nutritivo fornito dalla carnivoria attraverso le foglie.

Queste osservazioni sono coerenti con quanto si ritrova in Brewer *et al.* (2011) i quali tendono a supportare l'ipotesi che la carnivoria sia vantaggiosa in ambienti umidi e svantaggiosa in suoli mesici o più asciutti e più indicativa di condizioni di umidità piuttosto che di condizioni di bassa fertilità; la carnivoria costituirebbe un'alternativa all'aerenchima delle piante non carnivore per evitare fenomeni di ipossia.

Nelle sezioni effettuate nell'ambito del nostro studio abbiamo infatti osservato come le radici di piante non carnivore (*Primula farinosa*, *Potentilla erecta* e *Aster bellidiastrum*) viventi nello stesso habitat presentino cellule gonfie, disposte in modo radiale, con spazi intercellulari che

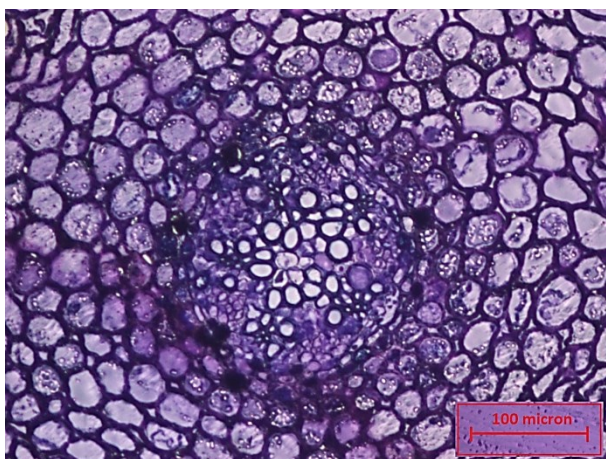


Fig. 3.5.5.12: sezione trasversale di radice di *Primula farinosa* C. Finestre 2 agosto 2014 ingr. 100 x

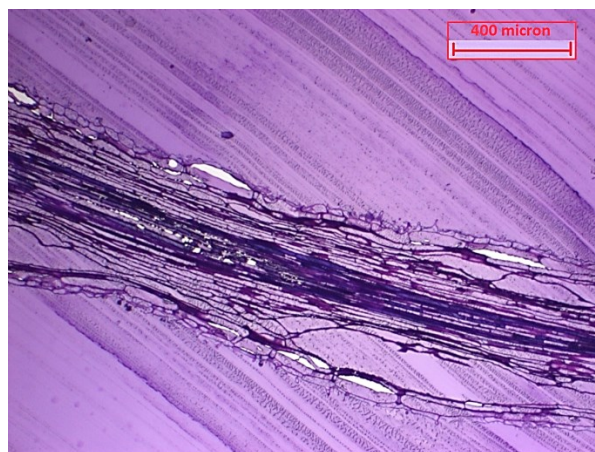


Fig. 3.5.5.13: sezione longitudinale di radice di *Primula farinosa* C. Finestre 2 agosto 2014 ingr. 25 x



Fig. 3.5.5.14: sezione trasversale di radice di *Potentilla erecta* C. Finestre 2 agosto 2014 ingr. 100 x

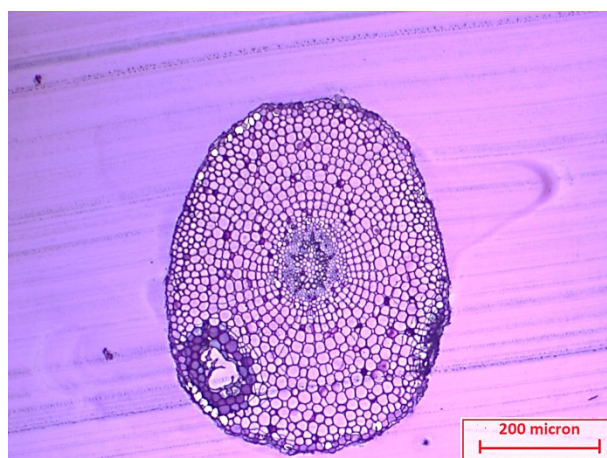


Fig. 3.5.5.15: sezione trasversale di radice di *Aster bellidiastrum* CF1 ingr. 50 x

talvolta (*Aster bellidiastrum*) o frequentemente (*Primula farinosa* e *Potentilla erecta*) si aprono in ampie cavità (3.5.5.11 ÷ 3.5.5.15).

La carnivoria sembrerebbe pertanto una risposta a condizioni ambientali difficili (eccesso di acqua, scarsità di nutrienti biodisponibili, presenza di elementi in concentrazioni elevate, risultanti tossiche per le piante...), in cui la crescita delle piante non carnivore è limitata da fattori di disturbo

Un altro aspetto che caratterizza la presenza di *Pinguicula* nei siti indagati (al meno delle specie *P. vulgaris* e *P. arvetii*) è la presenza di un ambiente generalmente aperto. Quest'osservazione è coerente con quanto riportato da Zamora *et al.* (1998) relativamente all'importanza della radianza solare sullo sviluppo delle piante carnivore.

Sinteticamente, le stazioni di *Pinguicula* da noi studiate si collocano in due occorrenze: la scarpata-stillicidio e il prato umido. La scarpata è il bordo di una strada o di un sentiero, costituita da un pendio instabile, più o meno inerbato, mentre lo stillicidio in genere si ha su una parete rocciosa o su un muretto. In entrambi i casi il terreno è sfavorevole all'instaurarsi di una vegetazione abbondante, che è invece limitata a poche specie di nicchia, da cui sono generalmente escluse piante di maggiori dimensioni. Nel caso del prato umido, l'inondazione, anche solo periodica, pone una limitazione alle piante di maggiori dimensioni, e riduce la concorrenza con *Pinguicula*. Si deve tuttavia sottolineare, che, presumibilmente proprio per i particolari adattamenti delle radici *Pinguicula* non è presente nelle zone sommerse in permanenza, né in quelle mai inondate e nelle torbiere occupa una posizione marginale.

Un ultimo aspetto è la presenza di condizioni agronomiche squilibrate. L'azoto è presente in quantità variabile nelle stazioni studiate, ma talvolta è elevato. L'azoto è per lo più compreso nella sostanza organica, anch'essa decisamente abbondante. L'abbondanza della sostanza organica nasce dalla presenza di un suolo poco evoluto, in gran parte costituito dai residui di decomposizione dei vegetali, con una forte tendenza alla lisciviazione, soprattutto del P, e non sempre biodisponibile. Il rapporto C/N è in diversi casi piuttosto alto, indice di un eccessivo tenore in sostanza organica

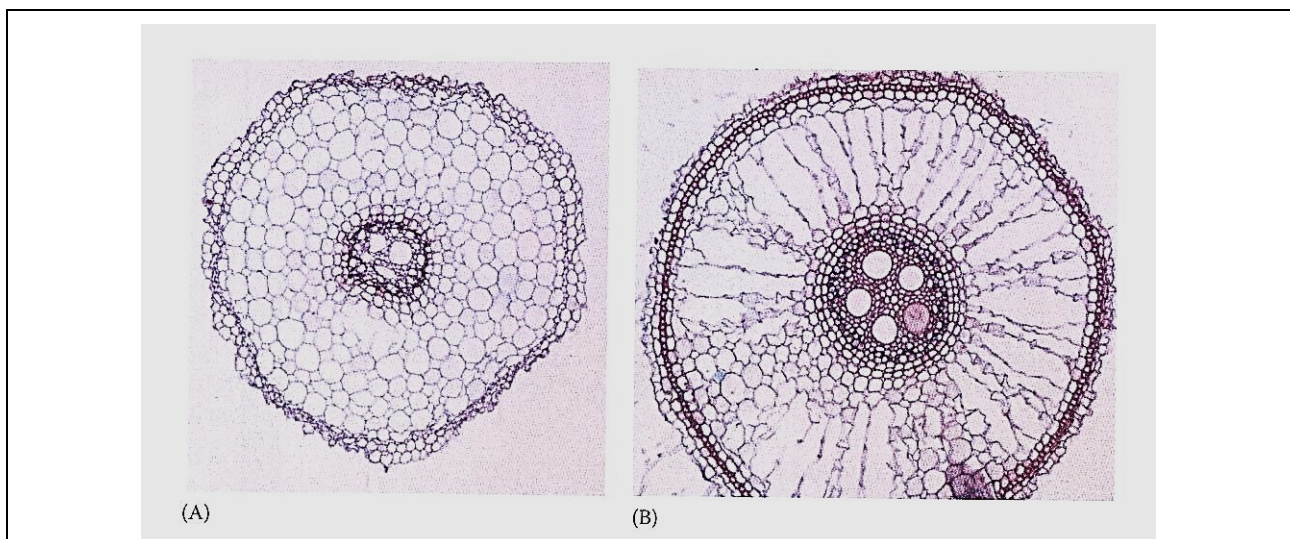


Fig. 3.5.5.16: sviluppo dell'aerenchima nelle radici di riso cresciuto in coltura in condizioni di acqua stagnante. (A) sezione di giovane radice; (B) sezione di radice completamente sviluppata. Si può notare un esoderma con cellule a parete spessa che divide due livelli di cellule, proteggendo i tessuti della radice dalle perdite di ossigeno verso l'ambiente stagnante (foto di Kurt V. Fagerstedt in Eshel & Beeckman, 2013)

indecomposta a causa di un'umificazione stentata per carenza di azoto rispetto alla sostanza organica presente.

Tuttavia, non si può affermare che si tratti di terreni poveri dal punto di vista nutritivo, quanto piuttosto terreni scarsamente evoluti. L'ipotesi che la carnivoria sia legata ad un complementare apporto di azoto in terreni poveri di azoto non è quindi sostenibile per le stazioni e le specie studiate; se le piante vivano in carenza di azoto il problema potrebbe essere piuttosto legato alla sua disponibilità o al suo assorbimento da parte delle radici.

Pinguicula risulterebbe confinata in una stretta nicchia compresa fra le aree sommerse e quelle permanentemente emerse, collocandosi in zone periodicamente inondate che limitano la presenza sia delle specie propriamente terrestri che di quelle propriamente acquatiche. L'abbondanza d'acqua, oltre a contenere le specie concorrenti non carnivore viene utilmente impiegata in *Pinguicula* per la produzione di cospicue quantità di mucillagine vischiosa necessaria per la cattura delle prede. La presenza di strutture radicali poco sviluppate e poco efficienti verrebbe compensata da un apporto nutrizionale alternativo.

4. CONCLUSIONI

Sono state prese in considerazione quattro specie di *Pinguicula*: *P. arvetii*, *P. vulgaris*, *P. mariae*, *P. poldinii*.

P. mariae e *P. poldinii* sono state considerate sia dal punto di vista morfometrico che dei parametri topografici e fisico-chimici esaminati, così come è stato fatto per *P. arvetii* e *P. vulgaris*.

A queste ultime due specie sono state dedicate le maggiori attenzioni in quanto, oltre alle analisi suddette è stata fatta un'approfondita elaborazione ecologica partendo dall'analisi della composizione floristica dei siti indagati e mediante una analisi delle corrispondenze canoniche (CCA). Partiremo pertanto dall'analisi dei risultati di queste ultime due specie per estendere il discorso alle altre due.

Dal punto di vista del confronto fra le caratteristiche ecologiche di *P. arvetii* e *P. vulgaris* si può affermare che le due specie mostrano significative differenze nelle loro preferenze ecologiche. L'altitudine è il principale parametro ambientale diretto che distingue significativamente le due specie; la loro distribuzione altitudinale si colloca, sulle Alpi occidentali, dai 1300 ai 2400 m s.l.m. per *P. arvetii* e dai 900 ai 1800 o sino a 2200 su substrati ad alto contenuto di calcio per *P. vulgaris*. Dal punto di vista litologico le due specie si differenziano in quanto *P. vulgaris* vive, sulle Alpi occidentali, su tutte le categorie litologiche presenti nell'area di studio, inclusi i calcari su cui, al contrario *P. arvetii* risulta assente. Tra i parametri ambientali indiretti valutati (EIV), temperatura (T), luminosità (L) e continentalità (K) sono risultati significativamente diversi tra i siti delle due specie di *Pinguicula*. Questi parametri si correlano significativamente con il parametro altitudinale; questa correlazione è negativa per il fattore temperatura, che decresce al crescere dell'altitudine, e positiva per luminosità e continentalità. Queste correlazioni positive possono essere spiegate considerando un aumento delle specie eliofile e di specie alpine con un valore alto di continentalità (K) al crescere del parametro altitudinale. Anche il parametro umidità (F) risulta significativamente diverso fra le due specie con valori significativamente maggiori nei plot di *Pinguicula vulgaris*. In questo caso, come prevedibile, il parametro F non si correla con il parametro altitudinale in quanto l'occorrenza di ambienti umidi è, in generale, maggiormente influenzata da altre variabili (principalmente litologiche e topografiche). Gli altri due indici di valenza ecologica, reazione del suolo (R) e nutrienti (N) non sono risultati significativamente diversi nei plot delle due specie. Nel caso di R ciò potrebbe dipendere dal fatto che entrambe le specie possono vivere su differenti substrati. D'altro canto, Heslop-Harrison, 2004, sostiene che la presenza di *P. vulgaris* nelle isole britanniche sembrerebbe condizionata dalla disponibilità di acqua piuttosto che dal tipo di substrato.

La differenza non significativa fra le due specie per quanto riguarda l'indice N è coerente con i risultati relativi alla disponibilità degli altri elementi chimici del suolo, che non è significativamente diversa nelle due specie, ad eccezione del rapporto N/P. Relativamente al rapporto N/P questo risulta significativamente maggiore in *P. vulgaris* e può essere spiegabile con il valore maggiore dell'indice di umidità F, in accordo con il fatto che gli ambienti umidi favoriscono l'accumulo di N e la lisciviazione del P, con una risultante crescita del rapporto N/P dagli ambienti più asciutti a quelli più umidi (Craft & Chiang, 2002). Non sorprende che la maggior parte delle significatività fra le due specie provenga dagli indici di valenza ecologica (EIV), piuttosto che dalle misure dirette delle variabili ambientali: gli indici biologici possono descrivere meglio i parametri ecologici rispetto alle misure strumentali in quanto legati ad organismi viventi, in grado di integrare

tutti i parametri nel tempo e nello spazio e di fornire risposte di sintesi più solide rispetto a misure puntuali (Zelený & Schaffers, 2012; Zonneveld, 1983).

La copertura di piante vascolari è risultata significativamente maggiore nei siti occupati da *P. arvetii* rispetto a quelli a *P. vulgaris*, mentre la copertura delle briofite non differisce significativamente fra le due specie. Questo risultato può essere dovuto, almeno parzialmente, alla maggiore umidità del suolo dei siti a *P. vulgaris*, che possono limitare la crescita delle piante vascolari e/o al maggior sviluppo della vegetazione dei plot a *P. arvetii*, collocati più frequentemente all'interno delle comunità delle praterie alpine.

Questo studio fornisce dati utili per la formulazione di indici di valenza ecologica (EIV) per *P. arvetii*. Un interessante risultato proviene dall'indice di umidità (F) che risulta essere non solo significativamente inferiore rispetto a quello di *P. vulgaris*, ma inferiore ai valori riportati in letteratura per le altre pingüicole. Questo risultato concorda con quanto osservato in campo relativamente a *P. arvetii* che si colloca in siti che sono impregnati d'acqua soltanto all'inizio della stagione vegetativa o su pendii prativi nei pressi di sorgenti o ruscelli solo occasionalmente inondati.

P. vulgaris è specie ampiamente distribuita nell'emisfero boreale e, presumibilmente con una maggiore tolleranza ecologica (Heslop-Harrison, 2004). I nostri dati sono relativi ad una parte molto ristretta del suo areale e pertanto non possono essere utilizzati per la revisione dei suoi indici di valenza ecologica. Tuttavia possiamo affermare che anche *P. vulgaris* è stata frequentemente rinvenuta in siti inondati solo stagionalmente o periodicamente, e che i valori ottenuti relativamente all'indice F risultano inferiori rispetto a quanto riportato in letteratura. Questo può suggerire la necessità di una generale revisione dei valori di indicazione ecologica del fattore umidità per tutte le specie di *Pinguicula*, in quanto i loro habitat possono andare da siti permanentemente a solo periodicamente inondati. D'altro canto una nuova calibrazione degli indici di valenza ecologica (EIV) basata su misure empiriche delle variabili ambientali è stata proposta da diversi autori (Hill *et al.*, 2000; Lawesson *et al.*, 2003; Tomaselli *et al.*, 2005).

La classificazione su base floristica dei siti mostra che le due specie, nonostante una sovrapposizione dei micro-habitat in cui possono coesistere, presentano significative differenze. Infatti considerando le valenze sociologiche ed ecologiche delle piante co-occorrenti con *Pinguicula*, più del 50% delle specie esclusive dei plot a *P. arvetii* appartengono alle praterie primarie basifile, alle praterie primarie o secondarie acidofile, o agli ambienti di valletta nivale, mentre circa il 60% delle specie esclusive dei plot a *P. vulgaris* appartengono a torbiere di transizione, ad ambienti boschivi decidui e a praterie o cariceti ricchi in calcio o in nutrienti.

Questi risultati riflettono quanto già mostrato dalle differenze fra le due specie nei parametri ambientali dei siti da loro occupati che possono essere riassunte in una preferenza di *P. arvetii* per siti a maggiore altitudine, a confronto di quelli occupati da *P. vulgaris* la quale si colloca in siti caratterizzati da una maggiore umidità del suolo. Pertanto la presenza di popolazioni delle due specie di *Pinguicula* risulta diversamente distribuita nei sei microhabitat individuati dall'analisi socio-floristica delle comunità studiate.

Inoltre *P. arvetii* è poco presente alle altitudini inferiori sia su substrati acidi che ricchi di calcio. In diversi siti le due specie sono concomitanti. Lungo il gradiente altitudinale queste zone di sovrapposizione sono comprese tra 1400 e 2000 m s.l.m. Nella maggior parte dei casi tuttavia questa fascia di sovrapposizione è ben più ristretta in quanto al di sopra dei 1800 m s.l.m. *P. vulgaris* è presente su calcare e, solo occasionalmente, su calcescisti, mentre *P. arvetii* non è presente su calcare e al di sotto dei 1400 m s.l.m. è raramente presente e solo su substrati mafici (metagabbri).

Dove le due specie sono compresenti esse possono essere facilmente distinte durante il periodo di fioritura, mentre in condizioni fenologiche non ottimali la diversa lunghezza della foglia

maggiore può fornire una buona indicazione per identificare le due specie (il valore medio di questo parametro è di $3,78 \pm 1,15$ in *P. vulgaris* e $2,51 \pm 0,75$ in *P. arvetii*). In conclusione è possibile predire, secondo i nostri dati, la presenza di *P. vulgaris* al di sotto dei 1400 m s.l.m. e di *P. arvetii* al di sopra dei 1800 m s.l.m., ad eccezione che sui calcari.

Le analisi sulle relazioni tra micro-habitat e caratteristiche della popolazione rivelano che *P. vulgaris* mostra una rosetta ed un fiore di dimensioni maggiori nei microhabitat collocati su pendii umidi ricchi in calcio bagnati da acque ricche in basi e sembrerebbe, almeno parzialmente, limitata da condizioni trofiche più difficili, collocate su substrati mafici e ultramafici, situazioni che si realizzano nei sottogruppi A1 e A2 della Cluster analysis, caratterizzati da bassi valori di Ca, pH e conducibilità. *P. arvetii* mostra un andamento opposto in quanto le sue migliori prestazioni, in termini di crescita e investimento in strutture riproduttive, si realizzano nei microhabitat presenti su substrati mafici e ultramafici, ben dotati di metalli di transizione (Fe, Mn, e Ni). Coerentemente questa specie sembra essere negativamente condizionata dalle condizioni ambientali dei sottogruppi B2 e B3 che mostrano, a confronto con A2 e A3, i maggiori livelli di Ca, pH e conducibilità.

In accordo con questa osservazione *P. arvetii* manca completamente nei siti collocati su calcare.

I risultati ottenuti dalla Canonical Correspondance Analysis (CCA) relativa ai parametri diretti (topografici e fisico-chimici) e indiretti (indicatori ecologici di Ellenberg) confermano quanto sopra discusso al termine dell'analisi della componente floristica delle specie co-occorrenti con *Pinguicula*.

Dal punto di vista morfometrico i risultati ottenuti sottolineano la presenza di una stretta relazione tra le dimensioni del fiore e quelle della rosetta per *P. arvetii* e *P. vulgaris*. Assumendo che una covarianza delle strutture vegetative e riproduttive rifletta un controllo ambientale sulle strutture riproduttive (Herrera, 2005), la stretta correlazione fra questi due parametri sembra indicare che la plasticità del fiore di queste pingüicole sia principalmente dovuta a condizioni locali e probabilmente che altri meccanismi selettivi quali quelli correlati all'impollinazione o a condizioni di stress (Galen, 1999, 2000; Johnson & Steiner, 1997) non controllino questo parametro. In tutte quattro le specie di *Pinguicula* vi è una correlazione significativa fra le due dimensioni del fiore, che risultano pertanto con proporzioni costanti per ogni specie. *P. vulgaris* si distingue significativamente da *P. arvetii* per avere dimensione della foglia maggiore, dimensione della rosetta fogliare, altezza dello scapo e n. foglie maggiori.

Per quanto riguarda *P. mariae* e *P. poldinii* si conferma la stretta preferenza ecologica di queste due specie per gli ambienti di stillicidio su rocce carbonatiche e dolomitiche, evidenziando l'adattamento di *P. poldinii* ad elevate concentrazioni di Mg nel suolo, e di elementi disciolti nell'acqua, contro una significativa preferenza da parte di *P. mariae* per valori elevati di Ca/Mg, dovute ad un minore contenuto di Mg nel substrato su cui vive *P. mariae* rispetto a quello su cui vive *P. poldinii*, piuttosto che a un più elevato contenuto di Ca in quanto non risultano differenze significative di calcio del substrato fra queste due specie.

Relativamente a *P. mariae* e *P. poldinii* vengono inoltre stabiliti nuovi intervalli dei loro parametri morfometrici. Per esse non vi è correlazione significativa fra dimensione della rosetta e del fiore, mentre la lunghezza della foglia è sempre correlata alla lunghezza dello scapo, al numero dei fiori e alla lunghezza del fiore in *P. mariae*, al numero dei fiori e alla larghezza del fiore in *P. poldinii*. *Pinguicula mariae* si distingue significativamente da *P. poldinii* per avere un maggior numero di foglie, un fiore ed una rosetta di dimensioni maggiori, ma uno scapo più corto. Su base morfometrica le pingüicole di stillicidio *P. mariae*, *P. poldinii* presentano nei parametri relativi ai fiori dimensioni significativamente maggiori rispetto alle altre pingüicole (*P. arvetii* e *P. vulgaris*).

Le osservazioni sulle radici hanno messo in evidenza differenze istologiche fra specie carnivore e non carnivore conviventi, meritevoli di approfondimenti sistematici da estendere a tutte le specie di questo genere viventi in ambienti umidi in quanto potrebbero portare un contributo per capire se è vero che le piante carnivore sono tali perché vivono in luoghi poveri di nutrienti o piuttosto che la carnivoria è una valida alternativa ai parenchimi aeriferi o all'assenza dei vegetali in risposta a condizioni ambientali caratterizzate da eccesso d'acqua, scarsità di nutrienti biodisponibili quali N e P, in cui la crescita delle piante non carnivore è limitata o preclusa.

Il quadro anatomico osservato nelle radici depone infatti per strutture poco efficienti per l'assorbimento dei nutrienti, in grado tuttavia, secondo quanto riportato in letteratura, di essere stimulate dagli apporti della carnivoria, secondo meccanismi ancora da chiarire, inducendo a pensare che la carnivoria rappresenti un'efficace via alternativa della pianta, in situazioni ecologiche marginali, all'investimento in strutture radicali.

5. BIBLIOGRAFIA

- Adamec L., 1997. *Mineral Nutrition of Carnivorous Plants: A Review*. The Botanical Review 63: 273-293.
- Adamec L., 2002. *Leaf absorption of mineral nutrient in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake*. New Phytologist 155: 89-100.
- Adamec L., 2005. *Ecophysiological characterization of carnivorous plant roots: oxygen fluxes, respiration, and water exudation*. Biologia Plantarum 49: 247-255.
- Adlassnig W., Peroutka M., Lambers H. & Lichtscheidl I. K., 2005. *The roots of carnivorous plants*. Plant and Soil 274: 127-140.
- Adlassnig W., Steinhayser G., Peroutka M., Musilek A., Sterba J. H., Lichtscheidl I. K. & Bichler M., 2009. *Expanding the menu for carnivorous plants: uptake of potassium, iron and manganese by carnivorous pitcher plants*. Applied Radiation and Isotopes 67: 2117-2122.
- Aeschmann D., Lauber K., Moser D.M. & Theurillat J.P., 2004. *Flora alpina*. Zanichelli, Bologna, pp 1-2600.
- Aldenius J., Carlsson B. & Karlsson S., 1983. *Effects of insect trapping on growth and nutrient content of Pinguicula vulgaris L. in relation to the nutrient content of the substrate*. New Phytologist 93: 53-59.
- Aleffi M., Tacchi R. & Cortini Pedrotti C., 2008. *Check-list of the Horworts, Liverworts and Mosses of Italy*. Bocconea 22: 5-255.
- Ansaldi M. & Casper J., 2009. *Pinguicula mariae Casper nova spec. and Pinguicula apuana Casper et Ansaldi nova spec. – A contribution to the occurrence of the genus Pinguicula L. (Lentibulariaceae) in the Apuan Alps (Italy)*. Wulfenia 16: 1-31.
- Arvet-Touvet C., 1873. *Monographie des Pilosella et des Hieracium du Dauphiné suivie de l'analyse de quelques autres plantes*. Prudhomme, Grenoble, pp 1-54.
- Azzaro E., Negretti G. & Tucci P., 1987. *A chemiostratigraphic study of the metadolomitic sequence of the southern side of Mount Corchia (Alpi Apuane, Italy)*. Geologica Romana 26: 293-303.
- Boano G. & Perosino G.C., 2013. *Cambiamenti locali del clima e date di arrivo del rondone pallido (Apus pallidus) in Piemonte*. Rivista Piemontese di Storia Naturale, 35: 269-284.
- Bott T., Meyer G. A. & Young E., 2008. *Nutrient limitation and morphological plasticity of the carnivorous pitcher plant Sarracenia purpurea in contrasting wetland environments*. New Phytologist, 180: 631-641.
- Brewer J. S., Baker D. J., Nero A.S., Patterson A. L., Roberts R. S. & Turner L. M., 2011. *Carnivory in plants as a beneficial trait in wetlands*. Aquatic Botany 94: 62-70.
- Buel, J.W., 1887. *Sea and Land. An illustrated history of the wonderfuyul and curious things of Nature existing before and since the deluge*. Historical publishing Co. 1-712.
- Busigny V., Cartigny P. & Philippot P., 2011. *Nitrogen isotopes in ophiolitic metagabbros: a reevaluation of modern nitrogen fluxes in subduction zones and implications for early earth atmosphere*. Geochimica et Cosmochimica Acta 75: 7502-7521

- Casper S. J., 1966. *Monographie der Gattung Pinguicula* L. Bibliotheca Botanica 127/128: 1-209.
- Casper S.J. & Steiger J., 2001. *A new Pinguicula (Lentibulariaceae) from the pre-alpine region of northern Italy (Friuli-Venezia Giulia): Pinguicula poldinii Steiger et Casper spec. Nov.* Wulfenia 8: 27-37.
- Casper S.J., 1972. *Pinguicula* L. in: Tutin T.G., Heywood, V.H. Burges, N.A. Moore, D.M. Valentine, D.H. Walters, S.M. Webb, D.A. (Eds.) *Flora Europaea*, Vol. 3. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 294-296.
- Casper, S.J. & Stimper R., 2009. *Chromosome numbers in Pinguicula (Lentibulariaceae): survey, atlas, and taxonomic conclusions.* Plant Systematics and Evolution. 277:21–60.
- Chas E., 1994. *Atlas de la flore des Hautes-Alpes.* Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance, Conservatoire des Espaces Naturels de Provence et des Alpes du Sud. Parc National des Ecrins. Gap, pp. 1-816
- Chas E., Le Driant F., Dentant C., Garraud L., Van Es J., Gillot P., Gattus J.C. & Salomez P., Quelin L., 2006. *Atlas des plantes rares ou protégées des Hautes-Alpes.* Naturalia Publications, Turrieres (Francia), pp. 1-312
- Chytrý M., Tichý L., Holt J. & Otta-Dukát Z., 2002. *Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures.* Journal of Vegetation Science 13: 79-90.
- Cieslak T., Polepalli J.S., Shite A., Muller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A. & Legendre L., 2005. *Phylogenetic analysis of Pinguicula (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations.* American Journal of Botany 92: 1723-1736.
- Clarke C., 2001. *A Guide to the Pitcher Plants of Sabah.* Natural History Publications, Kota Kinabalu, pp 1-40.
- Compostella C., Beretta M. & Caccianiga M., 2010. *Pinguicula grandiflora (Lentibulariaceae), specie nuova per la flora italiana.* Informatore Botanico Italiano 42: 63-66.
- Conti F. & Peruzzi L., 2006 – *Pinguicula (Lentibulariaceae) in central Italy; taxonomic study.* Annales Botanici Fennici 43: 321-337.
- Cortini Pedrotti C., 2001. *Flora dei muschi d'Italia.* Delfino Antonio Editore, Roma, pp 1-817
- Craft, C. B. & Chiang C., 2002. *Forms and amounts of soil Nitrogen and Phosphorus across a longleaf pine-depressional wetland landscape.* Soil Science Society of America Journal 66: 1714-1721.
- D'Amico M.E., Calabrese F. & Previtali F., 2009. *Suoli di alta quota ed ecologia del Parco Naturale del Mont Avic (Valle d'Aosta).* Studi Trentini di Scienze Naturali 85: 23-37.
- D'Alessi F., 2005. *Report of a high-latitude population of Sarracenia purpurea subsp. purpurea growing on poisonous deep mantle rocks.* Acta Botanica Gallica: Botany Letters, 152: 265-265.
- Daniels, R.E. & Eddy, A., 1985. *Handbook of European Sphagna.* Institute of Terrestrial Ecology. Huntingdon, pp 1-262
- Darnowski D. W., 2002. *Triggerplants.* Rosenberg Publishing. Kenthurst NSW (Australia), pp 1-92.
- Darwin C., 1875. *Insectivorous Plants.* D. Appleton and Company, New York, pp 1-109.

- Darwin F., 1911. *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter*. D. Appleton and Company. New York pp 1-39
- Ellenberg, H., 1974. *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. Scripta Geobotanica 9: 1–97.
- Ellenberg, H., 1974. *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. Scripta Geobotanica 9: 1–97.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Dull, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D., 1991. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Scripta Geobotanica 18: 1-248.
- Ellison A.M. & Gotelli N.J., 2001. *Evolutionary ecology of carnivorous plants. Review*. Trends in Ecology & Evolution 16: 623-629
- Ellison A.M. & Gotelli N.J., 2009. *Energetics and the evolution of carnivorous plants-Darwin's "most wonderful plants in the world"*. Journal of Experimental Botany 60: 19-42.
- Ellison A.M., 2006. *Nutrient Limitation and Stoichiometry of Carnivorous Plants*. Plant Biology 8: 740-747.
- Eorley A.C. & Harder L.D., 1999. *Consequences of preformation for dynamic resource allocation by a carnivorous herb, Pinguicula vulgaris (Lentibulariaceae)*. American Journal of Botany 86: 1136-1145.
- Eshel A. & Beeckman T., 2013. *Plant Roots. The hidden half*. Fourth Edition. CRC Press. Taylor & Francis Group. Boca Raton, FL pp 1-848
- Ferrari C. & D'Antuono L.F., 1983. *Specie ed associazioni miofilite in suoli argillosi dell'Appennino emiliano: contributo alla caratterizzazione ecologica*. Atti del colloquio tenutosi il 3 dicembre 1982 a Bologna. Regione Emilia Romagna, Assessorato Ambiente e Difesa del Suolo, pp 57-77.
- Galen C., 1999. *Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations*. Bioscience 49: 631-640.
- Galen C., 2000. *High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower Polemonium viscosum (Polemoniaceae)*. American Naturalist 156: 72–83.
- Gallagher, J.N. & P.V. Biscoe, 1978. *Radiation absorption, growth and yield of cereals*. Journal of Agricultural Science 19: 47–60.
- Genty P.A., 1891. *Contributions à la monographie des Pinguiculacées européennes. I. Sur un nouveau Pinguicula du Jura français "Pinguicula Reuteri Genty" et sur quelques espèces critiques du meme genre*. Journal de Botanique 15: 245-251.
- Giardini L., 2002. *Agronomia generale*. Patron editore, Milano, pp 1-744.
- Gibson T. C., 1983. *On the cultivation of the giant Malaysian pitcher plant (Nepenthes rajah)*. Carnivorous Plant Newsletter 12: 82-84.
- Givnish, T. J., 1989. *Ecology and evolution of carnivorous plants*. in W. G. Abrahamson, Editor. Plant–animal interactions. McGraw-Hill, New York, NY, pp 242-290
- Givnish, T.J., Burkhardt, E.L., Happel, R.E., & Wintraub, J.D.. 1984. *Carnivory in the bromeliad Brocchinia reducta, with cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist nutrient-poor habitats*. American Naturalist 124: 479-497.

Greilhuber J., Borsch T., Muller K., Worberg A., Porembski S. & Barthlott W., 2006. *Smallest angiosperm genomes found in Lentibulariaceae, with chromosomes of bacterial size*. *Plant Biology* 8: 770–777.

Hammer Ø., Harper D.A.T. & Ryan P.D., 2001. PAST: *Paleontological statistics software package for education and data analysis*. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue101.htm.

Hanslin H.M. & Karlsson P.S., 1996. *Nitrogen uptake from prey and substrate as affected by prey capture level and plant reproductive status in four carnivorous plant species*. *Oecologia* 106: 370-375.

Herrera J., 2005. *Flower size variation in Rosmarinus officinalis: individuals, populations and habitats*. *Annals of Botany* 95: 431–437.

Heslop-Harrison Y. & Heslop-Harrison J., 1981. *The digestive glands of Pinguicula : structure and cytochemistry*. *Annals of Botany* 47: 293-319.

Heslop-Harrison Y., 2004. *Pinguicula L. Biological flora of the british isles*. *Journal of Ecology* 92: 1071-1118.

Hill M.O., Mountford J.O., Roy D.B. & Bunce R.G.H., 2000. *Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach*. *Journal of Applied Ecology* 37: 3-15.

Ibarra-Laclette E., Lyons E., Hernandez-Guzman G., Perez-Torres C.A., Carretero-Paulet L., Chang T.-H., Lan T., Welch A.J., Juarez M.J.A., Simpson J. *et al.*, 2013. *Architecture and evolution of a minute plant genome*. *Nature* 498: 94–98.

Illyés E., Chytrý M., Botta-Dukát Z., Jandt U., Škodová I., Janišová M., Willner W. & Hájek O., 2007. *Semi-dry grasslands along a climatic gradient across Central Europe: vegetation classification with validation*. *Journal of Vegetation Science* 18: 835-846.

Johnson S.D. & Steiner K.E., 1997. *Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in Disa draconis complex (Orchidaceae)*. *Evolution* 51: 45–53.

Karlsson P.S. & Carlsson B.A., 1984. *Why does Pinguicula vulgaris L. trap insects?* *New Phytologist* 97: 25-30.

Karlsson P.S., 1988. *Seasonal patterns of nitrogen, phosphorus and potassium utilization by three Pinguicula species*. *Functional Ecology* 2: 203-209.

Karlsson P.S., Nordell K.O., Carlsson B.A., & Svensson B.M., 1991. *The effect of soil nutrient status on prey utilization in four carnivorous plants*. *Oecologia* 86: 1-7.

Karlsson P.S., Svensson B.M. & Carlsson B.A., 1996. *The significance of carnivory for tree Pinguicula species in a subarctic environment*. *Ecological Bulletins* 45: 115-120.

Kaul R. B., 1982. *Floral and fruit morphology of Nepenthes lowii and N. villosa, montane carnivores of Borneo*. *American Journal of Botany* 69: 793–803.

Kerguelen M., 1993. *Index synonymique de la flore de France*. Muséum National d'Hisotire Naturelle, Secrétariat Faune – flore XXVIII, Paris, pp 1-196.

Koerselman W. & Meuleman A.F.M., 1996. *The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation*. *Journal of Applied Ecology* 33: 1441-1450.

Kruckerberg A. R., 1954. *The ecology of serpentine soils III: plant species in relation to serpentine soils*. *Ecology* 35: 267–274.

Landolt E., 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Veröff. Geobotanical Institute ETH. Zürich, pp 1-208.

Läuchli A. & Bieleski R.L., 1983. *Inorganic plant nutrition*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg, pp 1-449.

Lawesson J.E., Fosaa A.M. & Olsen E., 2003. *Calibration of Ellenberg indicator values for the Faroe Islands*. Applied Vegetation Science 6:53-62.

Legendre L., 2000. *The genus Pinguicula L. (Lentibulariaceae): an overview*, Acta Botanica Gallica, 147: 77-95

Legendre L., Tison J.-M. & Rocca A., 2014 - *Pinguicula L.* In: Tison J.-M. & de Foucault B. (Eds.), *Flora Gallica. Flore de France*. Biotope Éditions, Mèze, pp 820-822.

Leushkin E. V., Sutormin R. A., Nabieva E. R., Penin A. A., Kondrashov A. S. & Logacheva M. D., 2013. *The miniature genome of a carnivorous plant Genlisea aurea contains a low number of genes and short non-coding sequences* BMC Genomics 14: 476.

Masserano G.P. & Vai R., 2011. *Pinguicula arvetii Genty (Lentibulariaceae). Note floristiche piemontesi*. Rivista Piemontese di Storia naturale 32: 379-380.

McCune, B. & Keon, D., 2002. *Equations for potential annual direct incident radiation and heat load*. Journal of Vegetation Science 13: 603-606.

Méndez M. & Karlsson P. S., 2004. *Between population variation in size-dependent reproduction and reproductive allocation in Pinguicula vulgaris (Lentibulariaceae) and its environmental correlates*. Oikos 104: 59-70.

Mendez M. & Karlsson P.S., 1999. *Costs and benefits of carnivory in plants: insights from the photosynthetic performance of four carnivorous plants in a subarctic environment*. Oikos 86: 105-112.

Mendez M. & Karlsson P.S., 2005. *Nutrient stoichiometry in Pinguicula vulgaris: nutrient availability, plant size and reproductive status*. Ecology 86: 982-991.

Mendez M., Gwynn Jones D. & Manetas Y., 1999. *Enhanced UV-B radiation under field conditions increases anthocyanin and reduces the risk of photoinhibition but does not affect growth in the carnivorous plant Pinguicula vulgaris*. New Phytologist 144: 275-282.

Mennella C., 1967. *Il clima d'Italia nelle sue caratteristiche e varietà e quale fattore dinamico del paesaggio*. Volume I. EDART, Napoli pp 1-315.

Nagy L. & Proctor J., 1997. *Plant growth and reproduction on a toxic alpine ultramafic soil: adaptation to nutrient limitation*. New Phytologist 137: 267-274.

Nicholas M.E., Gotelli J., Brewer, J.S., Cochran-Stafira L. D., Kneitel J. M., Miller T. E., Worley A. C. & Zamora R., 2003. *The Evolutionary Ecology of Carnivorous Plants*. Advances in Ecological Research 33: 1-74.

Pascal R., Garraud L., Varese P., Selvaggi A. & Albis O, 2008. *Note floristiche piemontesi*. Rivista Piemontese di Storia naturale 29: 467-468.

Peruzzi L. & Gestri G., 2013. *A new butterwort species (Pinguicula, Lentibulariaceae) from northern Apennine (Italy)*. Plant Biosystem 147: 692-703.

Pignatti S., 1982. *Flora d'Italia*. Vol I-III. Edagricole, Bologna, pp 1-2324.

Pignatti S., Menegoni P. & Pietrosanti S., 2005. *Biondificazione attraverso le piante vascolari. Valori di indicazione secondo Ellenberg (Zeigerwerte) per le specie della Flora d'Italia*. Braun-Blanquetia 39: 1-97.

Pînzaru P., 2011 - *Pinguicula arvetii* P. A. Genty (Lentibulariaceae) nuove segnalazioni per la provincia di Torino. Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino. 28: 61-64. Podani J, 2001. Syn-tax 2000. Computer program for data analysis in ecology and systematics. Scientia Publishing, Budapest, pp. 1-53.

Quilliam R.S. & Jones D. J., 2012. *Evidence for host-specificity of culturable fungal root endophytes from the carnivorous plant Pinguicula vulgaris (Common Butterwort)*. Mycological Progress 11: 583-585.

R Core Team, 2013. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna.

Reed D.H., 2003. *Relationship between Population Size and Fitness*. Conservation Biology 19: 563-568.

Rice B., 2011. *Flower studies do not support subspecies within Pinguicula macroceras*. Carnivorous Plants Newsletter 40: 44-49.

Rodondi G., Beretta M. & Andreis C., 2010. *Pollen morphology of alpine butterworts (Pinguicula L., Lentibulariaceae)*. Review of Paleobotany and Palynology 162: 1-10.

Schulze W., Schulze E.D., Pate J.S. & Gillison A.N., 1997. *The nitrogen supply from soils and insects during growth of the pitcher plants Nepenthes mirabilis, Cephalotus follicularis and Darlingtonia californica*. Oecologia 112: 464-471.

Schumacker R. & Váňa J., 2005. *Identification Keys to the Liverworts and Hornworts of Europe and Macaronesia (Distribution and Status)*. 2nd revised edition. Poznan SORUS Publishing & Printing House pp 1-234.

Sequi P., 1989. *Chimica del suolo*. Pàtron editore, Milano pp 568-572.

Shibles, R.M., & C.R. Weber. 1965. *Leaf area, solar radiation interception and dry matter production by soybean*. Crop Science 5: 575-577.

S.I.S.S., 1985. *Metodi normalizzati di analisi del suolo*. Società italiana della scienza del suolo. Edagricole. Bologna, pp 1-100.

Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F. & Bresinsky A., 2004. *Trattato di Botanica per le Università*. Antonio Delfino Editore. Roma, pp 1-925.

Small E., 1972. *Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants*. Canadian Journal of Botany 50: 2227-2233.

Sowden F.J., Chen Y. & Schnitzer M. 1977. *The nitrogen distribution in soils formed under widely differing climatic conditions*. Geochimica et Cosmochimica Acta 41: 1524-1526.

Stânescu I. & Toma C., 2007. *Histo-anatomical aspects of Pinguicula alpina L. and Pinguicula moranensis H.B.K. species*. Analele științifice ale Universității "Al. I. Cuza" Iași. s. II a. Biologie vegetală 53: 46-50.

Steiger J.F., 1998. *Pinguicula (Lentibulariaceae): the cool climate species of the northern hemisphere – morphology, biology, cultivation*. Second Conference of the International Carnivorous Plant Society, Bonn, Germany, May 20-June 1st.

- Storm C., 1996. *Analyse der Beziehungen zwischen Standort und Vegetation mit der logistischen Regression – eine Studie in Nadelwäldern des Schwarzwaldes*. Phytocoenologia 26: 273-412.
- Svensson, B.M., Carlsson, B.Å., Karlsson, P.S. & Nordell, K.O., 1993. *Comparative long-term demography of three species of Pinguicula*. Journal of Ecology 81: 635-645.
- Szymura T.H., Szymura M. & Maciol A., 2014. *Bioindication with Ellenberg's indicator values: a comparison with measured parameters in Central European oak forest*. Ecological Indicators 46: 495-503.
- Tammaro F., Pace L., 1987. *Il genere Pinguicula L. (Lentibulariaceae) in Italia Centrale ed istituzione di una nuova specie P. fiorii Tamm. Et Pace*. Informatore Botanico Italiano 19: 429-436.
- Thorén L.M. & Karlsson P.S., 1998. *Effect of supplementary feeding of growth and reproduction in three carnivorous plant species in a subarctic environment*. Journal of Ecology 86: 501-510.
- Tichý, 2002. *Juice, software for vegetation classification*. Journal of Vegetation Science 13: 451-453.
- Tollenaar, M., & Aguilera A., 1992. *Radiation use efficiency of an old and a new maize hybrid*. Agronomy Journal 84: 536–541.
- Tomaselli M., Petraglia A., Rossi G. & Adorni M., 2005. *Contribution to the environmental ecology of Cryptogramma crispa (L.) R. Br. Ex Hooker in the Alps*. Flora 200: 175-186.
- Veleba A., Bureš P., Adamec L., Šmarda P., Lipnerová I. & Horová L., 2014. *Genome size and genomic content evolution in the miniature genome-sized family Lentibulariaceae*. New Phytologist 203: 22-28.
- Worley, A.C. & Harder L.D., 1999. *Consequences of preformation for dynamic resource allocation by a carnivorous herb, Pinguicula vulgaris (Lentibulariaceae)*. American Journal of Botany 86: 1136-1145.
- Zaccara Bertolini P., Ru C. & Tomaselli M., 2013. *Riesame dei caratteri distintivi di Pinguicula arvetii Genty e segnalazione di nuove stazioni*. Rivista piemontese di Storia naturale 34: 109-114.
- Zamora R., Gomez J. & Hodar J. A., 1995. *Responses of a carnivorous plant to prey and inorganic nutrients in a Mediterranean environment*. Oecologia 111: 443-451.
- Zamora R., Gomez J. & Hodar J. A., 1998. *Fitness responses of a carnivorous plant in contrasting ecological scenarios*. Ecology 79: 1630-1644.
- Zelený D. & Schaffers A.P., 2012. *Too good to be true: pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses*. Journal of Vegetation Science 23: 419-431.
- Zonneveld I.S., 1983. *Principles of bioindication*. In: Best EPH, Haeck JH. (Eds) *Ecological indicators for the assessment of the quality of air, water, soil and ecosystems*. Springer, Netherlands, pp 207-217.

RINGRAZIAMENTI

Per la localizzazione delle specie si è fatto ricorso ad informazioni contenute nelle pubblicazioni su riviste locali, ed alle comunicazioni verbali di floristi e botanici (**Luca Miserere** e **Aldo Chiariglione**); un notevole aiuto è stato fornito da **Carla Ru**, **Giuseppe Ferrero**, **Elio Giuliano**, dal personale della sede di Salbertrand e dalla Direttrice **Laura Castagneri** del **Parco Naturale Regionale Alpi Cozie**, (Parco Orsiera-Rocciavrè, Chianocco, Salbertrand), da **Laura Poggio** del **Parco Nazionale del Gran Paradiso**, da **Annalaura Pistarino** del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino, che hanno permesso il rinvenimento di un gran numero di stazioni relative a *P. arvetii* e *P. vulgaris* sulle Alpi occidentali. Per i campionamenti relativi alle Alpi orientali informazioni sull'ubicazione delle stazioni di *Pinguicula poldinii* sono state fornite dal **Parco Nazionale delle Alpi Bellunesi**, mentre per quanto riguarda *Pinguicula mariae* le indicazioni sono state gentilmente date da **Maria Analdi** dell'Università di Pisa, purtroppo mancata improvvisamente nel corso di questo dottorato.

Le analisi chimiche sono state effettuate presso il laboratorio chimico della Cascina Ambolana, grazie alla disponibilità e alla supervisione tecnico-scientifica di **Marco Bartoli** e **Pier Viaroli** e all'aiuto del personale, per lo più non strutturato, del laboratorio, in particolare **Daniele Longhi**, **Elisa Soana**, **Erica Racchetti**, **Monica Pinardi** e **Rossano Bolpagni**.

Le analisi relative all'azoto sono state eseguite presso il Laboratorio di Geochimica isotopica, in collaborazione con **Paola Iacumin** (Responsabile del laboratorio) e **Antonietta Di Matteo**.

Gli esemplari appartenenti al genere *Festuca* sono stati revisionati da **Nicola Ardenghi** dell'Università degli Studi di Pavia e le sezioni delle radici di *Pinguicula* sono state fatte presso il Dipartimento di Bioscienze, grazie alla disponibilità e competenza del tecnico di laboratorio **Lucia Dramis** ed alla supervisione di **Ada Ricci**. Le fotografie delle sezioni sono state fatte presso il Dipartimento di Fisica e Scienze della Terra e di questo desidero ringraziare **Emma Salvioli** per avermi dato accesso al microscopio.

Desidero inoltre ringraziare tutti quelli che in vario modo mi hanno aiutato, durante le misure in campo o nelle attività di laboratorio o nell'acquisizione dei dati ed in particolare **Corrado Zanni**, **Roberto Vacchelli**, **Linda Spallanzani** del Dipartimento di Bioscienze, **Saverio Bonani**, **Francesco Spano**, **Maria Chiara Valenti** e **Gian Carlo Perosino** che ha fornito i dati necessari per il capitolo relativo alla climatologia.

Un ringraziamento particolare va a **Michele Carbognani** che mi è venuto in aiuto, con molta discrezione, ogni volta che ne ho avuto bisogno, al prof. **Marcello Tomaselli**, che mi ha seguito con pazienza e grande disponibilità in tutte le fasi di questo dottorato e a mio marito, **Mario Tribaudino** che mi ha sostenuta in questa avventura.