

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PARMA

Dottorato di ricerca in Biologia Vegetale

Ciclo XXIII

**Ecologia di due fitocenosi di valletta nivale:
caratteristiche strutturali e funzionali
ed effetti del riscaldamento climatico**

Coordinatore:
Chiar.mo Prof. Marcello Tomaselli

Tutor:
Chiar.mo Prof. Marcello Tomaselli

Dottorando: Michele Carbognani

1	Introduzione generale	1
2	Area ed oggetti dello studio	6
2.1	Geografia	6
2.2	Geologia	7
2.3	Geomorfologia	9
2.4	Flora e vegetazione	10
2.5	Comunità con dominanza di <i>Polytrichastrum sexangulare</i> e <i>Salix herbacea</i>	14
3	Parte prima: caratteristiche strutturali e funzionali di due fitocenosi di valletta nivale	16
3.1	Introduzione	16
3.2	Materiali e metodi	18
3.2.1	Caratteristiche delle specie	18
3.2.2	Caratteristiche della vegetazione	20
3.2.3	Caratteristiche dell'ambiente	21
3.3	Risultati	23
3.3.1	Caratteristiche delle specie	23
3.3.2	Caratteristiche della vegetazione	27
3.3.3	Caratteristiche dell'ambiente	36
3.4	Discussione	39
3.4.1	Caratteristiche delle specie	39
3.4.2	Caratteristiche della vegetazione	42
3.4.3	Caratteristiche dell'ambiente	45
3.5	Conclusioni	48
4	Parte seconda: effetti del riscaldamento climatico in due fitocenosi di valletta nivale	49
4.1	Introduzione	49
4.2	Materiali e metodi	52
4.2.1	Riscaldamento	52
4.2.2	Ricchezza specifica	53
4.2.3	Fenologia	53
4.2.4	Copertura	54
4.2.5	Produzione	54
4.2.6	Decomposizione	55
4.2.7	Flussi di CO ₂	56
4.3	Risultati	58
4.3.1	Riscaldamento	58

4.3.2 Ricchezza specifica	60
4.3.3 Fenologia	61
4.3.4 Copertura	67
4.3.5 Produzione	69
4.3.6 Decomposizione	70
4.3.7 Flussi di CO ₂	74
4.4 Discussione	81
4.4.1 Riscaldamento	81
4.4.2 Ricchezza specifica	82
4.4.3 Fenologia	83
4.4.4 Copertura	84
4.4.5 Produzione	85
4.4.6 Decomposizione	86
4.4.7 Flussi di CO ₂	88
4.5 Conclusioni	90
5 Conclusioni generali	92
6 Bibliografia	93

“Naturalmente, come sempre accade nella scienza,
la soluzione ci verrà dalla sperimentazione diretta, dai fatti,
ma questa è una operazione a lungo termine...”
NI Vavilov

1 Introduzione generale

Le fitocenosi di valletta nivale, definite da Wahlenberg (1813) come “*loci uliginosi frigidi a nive serius relict*”, sono comunità vegetali che si rinvengono in corrispondenza degli accumuli nevosi più persistenti, che limitano la durata del periodo libero dalla neve da uno a quattro mesi l’anno. Queste comunità, ascrivibili in termini fitosociologici alla classe *Salicetea herbaceae*, sono caratterizzate da una vegetazione di dimensioni estremamente ridotte, composta esclusivamente da licheni, briofite e piante vascolari erbacee o basso arbustive.

Questi *habitat* sono degni di considerazione anzitutto come fenomeno naturale, poiché testimoniano in maniera unica quella “meravigliosa” concezione darwiniana della vita, nella quale gli organismi, attraverso l’adattamento a particolari condizioni ambientali, si sono evoluti e si stanno evolvendo. Uno dei caratteri adattativi più evidenti mostrato dagli organismi vegetali che colonizzano le vallette nivali è il nanismo, vale a dire la riduzione nelle dimensioni del corpo vegetativo, che fa assumere a questi ambienti l’aspetto di “microselve”.

Altre caratteristiche particolari delle vallette nivali alpine sono la similarità strutturale e compositiva con le vegetazioni della tundra artica, cui si deve la denominazione di “tundra alpina” correntemente attribuita a queste formazioni. Un altro aspetto che accomuna i due tipi di tundra è la condivisione di un areale disgiunto artico-alpino da parte della maggioranza delle specie tipiche di questi *habitat*. Queste proprietà testimoniano sia una generale convergenza delle condizioni ambientali fra le aree ad elevata latitudine ed altitudine del nostro pianeta, che l’esistenza di condizioni climatiche differenti dalle odierne nel passato, quando le popolazioni delle specie artico-alpine, non ancora migrate nelle aree attualmente occupate, condividevano degli stessi territori durante gli acmi glaciali.

Al presente, le comunità vegetali di valletta nivale dovrebbero essere considerate importanti (1) perché sono una componente unica della biodiversità alpina, ospitando specie e fitocenosi esclusive (Björk & Molau 2007), e (2) perché costituiscono un elemento rilevante del bioma alpino, per le risorse che possono offrire alle comunità limitrofe (Billings & Bliss 1959, Bowman 1992) ed agli erbivori (Skogland 1984, Fox 1991).

Inoltre, dal punto di vista scientifico, questi *habitat* rivestono grande interesse (1) perché possono essere considerati dei “laboratori naturali ideali” sia per studiare gli effetti dei principali parametri ambientali sulle piante, poiché l’effetto della variazione dei fattori ecologici sulla vegetazione è più marcato in condizioni di crescita estreme (Faegri 1957), che per la comparazione ecologica fra differenti fitocenosi, dato che i pochi *taxa* presenti spesso coabitano in differenti tipi vegetazionali, riducendo il dubbio che le differenze funzionali derivino dall’intrinseca diversità filogenetica piuttosto che dalle risposte alle condizioni ambientali (Shaver & Chapin 1991); (2) perché rappresentano un “ambiente appropriato” per analizzare gli effetti delle piante e dei tipi funzionali vegetali sui cicli biogeochimici, mostrando un ampio spettro di forme di crescita (Wookey *et al.* 2009) ed una variabilità del gruppo funzionale dominante; e (3) perché vengono ritenuti delle “unità vegetazionali modello” per svolgere ricerche sui cambiamenti climatici (Björk & Molau 2007, Schöb *et al.* 2009), presentando sia un’elevata sensibilità alle condizioni ambientali, ben nota per gli organismi che vivono vicino al loro limite di tolleranza fisiologica (*e.g.* Beniston 2005, Körner *et al.* 2005), che una scarsa complessità strutturale e compositiva della vegetazione, utile per il campionamento e la manipolazione sperimentale (Shaver & Chapin 1991).

Infine, un’ulteriore motivazione che dovrebbe indurre la comunità scientifica a rivolgere una maggiore attenzione su questi ambienti in futuro, è legata ai cambiamenti climatici in atto. Questo (1) perché le comunità di valletta nivale vengono repute, nell’ottica della migrazione delle piante a quote maggiori propria delle fasi di riscaldamento (Huntley 1991), fra gli *habitat* di alta montagna che subiranno una maggiore restrizione (Theurillat & Guisan 2001), a causa del loro sviluppo in corrispondenza di zone con scarsa pendenza, che diminuiscono drasticamente salendo di quota, e

(2) perché possono avere un ruolo nel bilancio atmosferico del carbonio, costituendo una parte non trascurabile del bioma della tundra (Björk & Molau 2007), comprendente ecosistemi artici che si sono dimostrati strettamente connessi con il bilancio energetico della superficie e la chimica dell'atmosfera del pianeta (Chapin *et al.* 2000a, Chapin *et al.* 2000b).

L'incremento delle temperature medie dell'aria e degli oceani, il diffuso scioglimento più precoce delle nevi, il ritiro dei ghiacciai e l'innalzamento del livello medio globale del mare sono segni inequivocabili del riscaldamento climatico in atto (IPCC 2007a); per dirla con Kennedy (2004) "siamo nel mezzo di un vasto ed incontrollato esperimento nell'unico pianeta che abbiamo".

I modelli sulla futura dinamica della vegetazione sembrano essere in larga parte concordi con le osservazioni sperimentali. Ad esempio, nel bioma della tundra, il modello ArcVeg (Epstein *et al.* 2004) indica che in seguito a riscaldamento i probabili cambiamenti nella composizione delle comunità vegetali saranno un incremento degli arbusti ed una riduzione dei muschi; questa previsione è concorde sia con i risultati sperimentali riportati da Walker *et al.* (2005) in undici differenti siti inclusi nel progetto ITEX (*International Tundra Experiment*), che con le osservazioni sull'espansione degli arbusti rilevata sia in ambienti artici (Myneni *et al.* 1997, Sturm *et al.* 2001, Chapin *et al.* 2005, Tape *et al.* 2006, Forbes *et al.* 2009, Sturm 2010) che alpini (Sanz-Elorza *et al.* 2003).

Tuttavia, nonostante gli ecosistemi terrestri abbiano un ruolo importante nel bilancio atmosferico del carbonio del nostro pianeta (Dorrenpaal 2007), e le modificazioni nell'assorbimento e nell'emissione di carbonio dovute ai cambiamenti climatici possano agire retroattivamente sul clima globale (Grace 2004, Meir *et al.* 2006), rimangono ancora notevoli incertezze sugli effetti del riscaldamento climatico sul ciclo del carbonio di questi ecosistemi. Infatti, i meccanismi di retroazione possono rinforzare od attenuare le cause che hanno determinato il cambiamento, ed è previsto che le risposte possano differire fra diversi ecosistemi sia nell'entità che nella direzione, dipendendo dalle proprietà delle specie dominanti, dall'interazione fra le specie, e dalle condizioni chimiche e fisiche iniziali dell'ambiente (Shaver *et al.* 2000).

I modelli che accoppiano il ciclo del carbonio alla dinamica del clima, sviluppati sulla base di differenti possibili scenari, prevedono all'unanimità un meccanismo di retroazione positivo fra il ciclo del carbonio degli ecosistemi terrestri ed il riscaldamento climatico (Friedlingstein *et al.* 2006), predicendo quindi degli aumenti della temperatura del nostro pianeta maggiori di quelli attesi dai modelli climatici non accoppiati al ciclo del carbonio. Come segnalato da Luo (2007), questa uniformità mostrata da modelli basati su differenti scenari, come d'altra parte anche da altri modelli basati sulle risposte degli ecosistemi non accoppiate alle dinamiche del clima (Berthelot *et al.* 2005, Cao & Woodward 1998, Cramer *et al.* 2001, Ito 2005), deriva dal meccanismo sul quale sono fondati i cambiamenti dei flussi di carbonio, ossia dalla sensibilità cinetica della fotosintesi e della respirazione rispetto alla temperatura.

Le evidenze sperimentali, tuttavia, suggeriscono che le risposte ecosistemiche siano guidate da meccanismi ben più complessi, che possono portare a risultati non univoci. L'assorbimento e l'emissione di carbonio, infatti, non sono meccanismi indipendenti (Dorrenpaal 2007), e gli aumenti delle temperature possono indurre fenomeni d'acclimatazione sulla fotosintesi (Percy & Ehleringer 1984), sul rapporto fra respirazione e fotosintesi delle piante (Arnone & Körner 1997, Gunn & Farrar 1999), sulla respirazione degli autotrofi (Atkin *et al.* 2006) e degli eterotrofi (Luo *et al.* 2001). Inoltre, e forse ancor più rilevante, gli effetti indiretti provocati da un incremento delle temperature, come quelli sulla durata del periodo vegetativo, sulla fenologia, sulla mineralizzazione e sulla disponibilità di nutrienti, sulla composizione in specie e tipi funzionali, sul bilancio energetico ed idrico, possono essere più importanti di quelli diretti (Shaver *et al.* 2000, Luo 2007) nel determinare le risposte degli ecosistemi. Come sostenuto da Moorcroft (2006) ciò che deriva dai modelli matematici sulla "comprensione dei meccanismi di retroazione fra biosfera ed atmosfera, è una raccolta d'interessanti, ma in gran parte non testate, ipotesi sullo stato futuro degli ecosistemi terrestri e del clima".

Da quanto detto appare evidente la necessità di una maggiore comprensione dell'influenza che le piante hanno sui cicli biogeochimici e sull'ambiente, e degli effetti che il riscaldamento

climatico potrà determinare sulla ricchezza, la crescita e la riproduzione delle specie vegetali, così come sull'assorbimento ed il rilascio di carbonio a livello ecosistemico.

L'obiettivo generale di questo lavoro è quello di aumentare le conoscenze di carattere strutturale e funzionale delle comunità alpine di valletta nivale, attraverso la comparazione ecologica di due fitocenosi dominate l'una da un muschio e l'altra da un arbusto nano, e la valutazione degli effetti a breve termine prodotti da una simulazione di riscaldamento climatico in questi ecosistemi.

2 Area ed oggetti dello studio

2.1 Geografia

L'area di studio, compresa nel Parco Nazionale dello Stelvio che ha autorizzato lo svolgimento di questa ricerca all'interno del territorio di sua competenza, è inserita nell'Alta Valle di Gavia ed inclusa nella provincia di Sondrio. La Valle di Gavia è parte integrante del sistema delle valli che incidono il massiccio dell'Ortles-Cevedale, compreso nelle Alpi Retiche a loro volta facenti parte delle Alpi orientali.

L'Alta Valle di Gavia è orientata in direzione Nord-Sud; un ampio pianoro, di circa due km di lunghezza, ne occupa la testata, posta all'estremo meridionale; tale zona è limitata dal Monte Gavia (3223 m) ad Ovest, dal Corno dei Tre Signori (3360 m) ad Est e dal Passo di Gavia (2618 m) e dal Monte Gaviola (3025 m) a Sud.

I siti in cui sono stati effettuati i campionamenti, racchiusi in un'area di ~1 ha a poco meno di 2700 m di quota, distano 1 km dal Passo di Gavia (46°21' N, 10°29' E) e sono posti alla base di un circo glaciale, compreso fra il passo stesso a Nord-Ovest, il Corno dei Tre Signori a Nord-Est ed il Monte Gaviola a Sud.

La Valle di Gavia, che ospita ancora corpi glaciali come il Ghiacciaio Dosegù e la più piccola Vedretta della Sforzellina, rientra nel bacino idrografico del Fiume Adda. Ancora evidenti sono i segni lasciati da una passata epoca glaciale, durante la quale dal plateau del Gavia scendeva una lingua glaciale verso Sud, in Valcamonica, dove si congiungeva con analoghi flussi provenienti dal Massiccio dell'Adamello (Berruti 1981).

Il clima della zona del Massiccio Ortles-Cevedale è di tipo temperato-continentale, con inverni particolarmente rigidi e massimi pluviometrici in estate e in autunno (Albertini 1955). La stazione meteorologica più vicina, posta nei pressi del Ghiacciaio dei Forni a 2180 metri di quota, rileva temperature medie annue di 1.6°C e precipitazioni medie annue di circa 700 mm (Centro

Monitoraggio Geologico, Regione Lombardia, 1980-2002). Per l'Alta Valle di Gavia l'interpolazione dei dati Worldclim (Hijmans *et al.* 2005), alla risoluzione spaziale di 30 arc s (pari ad 1 km) indica una temperatura media annua di -1.6 °C e una precipitazione media annua di circa 1150 mm.

2.2 Geologia

Le unità geologiche che affiorano nella Valle di Gavia, posta a settentrione del sistema di faglie noto come Lineamento Insubrico, sono parte del dominio Austroalpino; strutturalmente questo dominio comprende le unità sommitali dell'edificio alpino, che dal punto di vista geodinamico costituivano l'estremo settentrionale di Adria, promontorio della placca africana. Le placche europea ed africana, precedentemente unite nel megacontinente Pangea, nel periodo Giurassico ebbero un moto di reciproco allontanamento, con simultaneo sviluppo dell'oceano Ligure-Piemontese; questa zona, dotata di un substrato di crosta basica ed ultrabasica, si espanse non oltre la fine del Giurassico, quando il movimento delle placche litosferiche da divergente divenne convergente. Al confine fra Giurassico e Cretacico l'oceano Ligure-Piemontese, corrispondente al dominio Pennidico, separava il dominio Austroalpino (ad Est e Sud) da quello Elvetico (ad Ovest e Nord). La compressione prodotta dal moto delle placche portò alla subduzione della crosta oceanica sotto quella continentale africana; tale processo terminò nel Cretacico, con la completa consunzione del fondale oceanico, lo scontro fra masse continentali europea ed africana e la subduzione della prima sotto la seconda. L'attuale posizione dei terreni del dominio Austroalpino, strutturalmente superiori a quelli del dominio Pennidico, deriva dall'accavallamento delle falde conseguente all'azione di forze compressive; traslazioni di falde austroalpine si verificarono sia nel Cretacico (verso Ovest e NordOvest) che nell'Eocene (verso Nord). Questo assetto fu ulteriormente modificato nell'Oligocene dal dislocamento lungo la Linea Insubrica; tale linea tettonica marca il confine meridionale del dominio Austroalpino separandolo da quello

Sudalpino; i due blocchi ebbero un reciproco moto di trascorrenza destra, e quello settentrionale subì anche un sensibile sollevamento.

Le unità austro-alpine risultano costituite da modeste coperture sedimentarie mesozoiche e da preponderanti materiali di basamento pre-permiani, già metamorfosati prima dell'orogenesi alpina; questi cospicui corpi rocciosi sono separati da piani di sovrascorrimento materializzati da fasce cataclastico-milonitiche o da lembi di rocce vulcano-sedimentarie permo-mesozoiche (Gregnanin & Montrasio 2002). Il processo metamorfico che ha prodotto mutamenti nella tessitura e nella composizione mineralogica originarie della quasi totalità di queste rocce, portando quei materiali allo stato solido in equilibrio con l'ambiente chimico e gli aumenti di pressione e temperatura, è di tipo regionale; detto metamorfismo, probabilmente legato all'orogenesi ercinica (450-300 milioni di anni prima del presente), è correlato alla dinamica delle placche litosferiche, essendo dovuto ad intense forze tettoniche o a seppellimento profondo.

Le formazioni geologiche che affiorano nell'area in esame sono riferibili all'Ausroalpino medio, o Sistema Languard-Campo-Ortles, cioè dal complesso di unità comprese fra le falde austroalpine inferiori (Margna, Sella, Bernina) e quelle superiori (Grosina, Tonale); in particolare nella Valle di Gavia la Falda Campo comprende due unità: una filladica, strutturalmente superiore, di basso grado metamorfico, e una sottostante gneissico-micascistosa di grado metamorfico più elevato. L'unità filladica, o Formazione Filladica del Cevedale, non è litologicamente omogenea: lo stesso litotipo di base oscilla frequentemente fra vari tipi di filladi, paragneiss minuti e quarziti micacee; l'associazione mineralogica generale del litotipo di base è quarzo-muscovite-clorite, cui spesso si associano biotite, granati e plagioclasti albitici; notevoli sono le intercalazioni di anfiboliti e cloritoscisti (Andreatta 1954). La seconda unità, o Formazione della Punta di Pietra Rossa, presenta due *facies*: una a micascisti muscovitico-cloritici e l'altra a gneiss biotitico-anfibolitici; sono inoltre presenti, in forma intercalata alle precedenti *facies*, sia quarziti, che scisti anfibolitici (Berruti 1981). In queste stesse unità si possono osservare localmente i prodotti dei metamorfismi cataclastico e da contatto, connessi rispettivamente a movimenti tettonici e all'intrusione di

materiali magmatici. Nell'area di studio sono inoltre presenti rocce di natura ignea appartenenti al gruppo delle ipoabissaliti, derivanti dall'iniezione di magma nelle spaccature; la velocità di raffreddamento di tali fusi è dell'ordine di migliaia di anni, ossia intermedia fra gli estremi effusivi ed intrusivi. Queste rocce, inserendosi in faglie o fratture, hanno solitamente un aspetto tabulare, evidente nei filoni di porfiriti affioranti nella zona del Passo di Gavia.

2.3 Geomorfologia

La forma dei rilievi deriva dall'interazione fra gli agenti atmosferici e le forze interne alla crosta terrestre; a queste ultime sono dovuti l'altezza e i lineamenti principali, incessantemente smantellati dall'erosione meteorica. La morfologia alpina mostra evidenti segni di trascorse fasi glaciali; nell'area di studio il ghiaccio ha scolpito il rilievo con forme caratteristiche: circhi glaciali, speroni troncati, depositi morenici e rocce montonate. Dall'osservazione di tali forme si possono dedurre la posizione, le fasi di sviluppo e la direzione dei corpi glaciali presenti nel passato. Sul paesaggio sono anche visibili gli effetti dell'erosione postglaciale; questa ha prodotto nuove morfologie, tendenti a riequilibrare il profilo del rilievo, come i detriti di falda in foggia di conoide, oppure le incisioni di depositi morenici, o ancora l'arrotondamento delle vette piramidali e delle creste aguzze che un tempo sovrastavano i ghiacciai.

La superficie del terreno dell'Alta Valle di Gavia si presenta spesso accidentata, con cospicue superfici occupate da nuda roccia madre o da materiali litoidi frammentati; ciò è dovuto sia alla particolare resistenza di certi litotipi, sia al fatto che le condizioni climatiche presenti ad elevate altitudini favoriscono la disgregazione crioclastica delle rocce, ma al tempo stesso rallentano il processo pedogenetico, cioè quel complesso di attività chimiche, fisiche e biologiche che tende alla trasformazione del substrato litoide in suolo. Nell'area di studio tale evoluzione ha luogo nelle porzioni basali dei versanti, che nei tratti più acclivi mostrano evidenti segni di soliflusso. In questo ambiente pedoclimatico il tipo di suolo predominante è il Litosuolo, caratterizzato da un orizzonte A di scarso spessore, inferiore a 10 cm, e costituito da frammenti di

roccia mescolati ad un modesto quantitativo di sostanza organica; detto materiale sovrasta direttamente l'orizzonte C, corrispondente alla roccia in posto oppure a detriti di grossa dimensione. Un suolo di caratteristiche più evolute, spesso associato a localizzate situazioni favorevoli all'accumulo di materiale più fine, è il Protoranker; questo suolo a profilo A-C e di colore scuro, ha una potenza attorno ai 15 cm, contenuto di sostanza organica anche maggiore del 30% e pH compreso fra 4.5 e 5.5.

L'area di studio si trova ad un'altitudine che facilita una prolungata permanenza della neve al suolo, e quindi la presenza delle comunità vegetali di valletta nivale. L'uso del termine valletta nivale, molto comune nella letteratura fitogeografica, è praticamente ignorato dai geomorfologi (Tomaselli 1991); ciò deriva dal fatto che all'affinità floristica e fisionomica della vegetazione non corrisponde un'uniformità delle dinamiche geomorfologiche che hanno generato le discontinuità di versante, condizioni necessarie per una duratura permanenza della neve al suolo. Infatti, i siti dove i processi di accumulo ed ablazione della neve determinano un innevamento prolungato sono osservabili in vari contesti geomorfologici, come alla base dei canali di valanga e nelle nicchie di nivazione, oppure in corrispondenza di affioramenti rocciosi che offrono sia ombreggiamento che possibilità di deposito della neve dovuta all'azione dei venti. Quest'ultima condizione si ritrova anche nei ripiani o nelle contropendenze di diversa scala spaziale, che possono derivare dall'azione dei ghiacciai (come la base di un circo glaciale o i depositi di natura morenica), o essere il risultato di movimenti di masse o porzioni di versante; tali fenomeni di natura gravitativa possono derivare sia dall'erosione operata su materiale accumulato dal flusso glaciale, che dall'instabilità indotta sul rilievo dalla scomparsa delle stesse masse di ghiaccio, oppure avere un innesco di origine tettonica.

2.4 Flora e vegetazione

Mentre col termine flora si indica l'insieme delle specie vegetali rinvenute in un territorio, tradizionalmente limitato alle piante vascolari, per vegetazione si intende il sistema di popolazioni delle specie vegetali che si sviluppano in coerenza con i loro siti di insediamento, e formano con i

siti stessi e con tutte le altre forme di vita ivi crescenti un ecosistema (Westhoff 1970). Le specie che compongono la flora di un territorio possiedono diverse forme di crescita, denominate forme biologiche nel sistema proposto da Raunkiaer (1934), e lo spettro di queste forme può essere utilizzato per confrontare le flore di territori diversi. Se si considera la forma complessiva degli organismi vegetali, ossia il loro *habitus*, come componente fondamentale dell'adattamento all'ambiente che le specie occupano, una somiglianza nello spettro delle forme biologiche testimonia una generale affinità dei fattori ecologici, in particolar modo del clima, parametro determinante per la vita delle piante. Il sistema di classificazione delle forme biologiche di Raunkiaer è fondato sulla modalità di persistenza durante la stagione (od il periodo) sfavorevole, individuando in ciò il carattere adattativo fondamentale. La modalità di raggruppamento originaria, applicabile alle flore dei climi freddi e basata sulla posizione delle gemme ibernanti, divide le specie vascolari in camefite, emicriptofite, criptofite e terofite. Le camefite portano gemme sollevate dal suolo, le emicriptofite a livello del terreno, le criptofite su strutture ipogee e le terofite, o piante annue, passano il periodo sfavorevole in forma di seme. In questo schema quindi le nanofanerofite sono associate alle camefite, mentre le criptofite comprendono le geofite e le idrofite, escludendo le terofite.

Dal confronto illustrato in figura 2.1, è possibile notare la somiglianza della flora della zona dell'alta Valle di Gavia sia con quella che si osserva in altre località alpine poste alla medesima altitudine (Bernina, 2550-2850 m), che con quella che si sviluppa su isole poste fra il Circolo Polare Artico e il Polo Nord (Isole Spitsbergen, 77-81° di latitudine Nord).

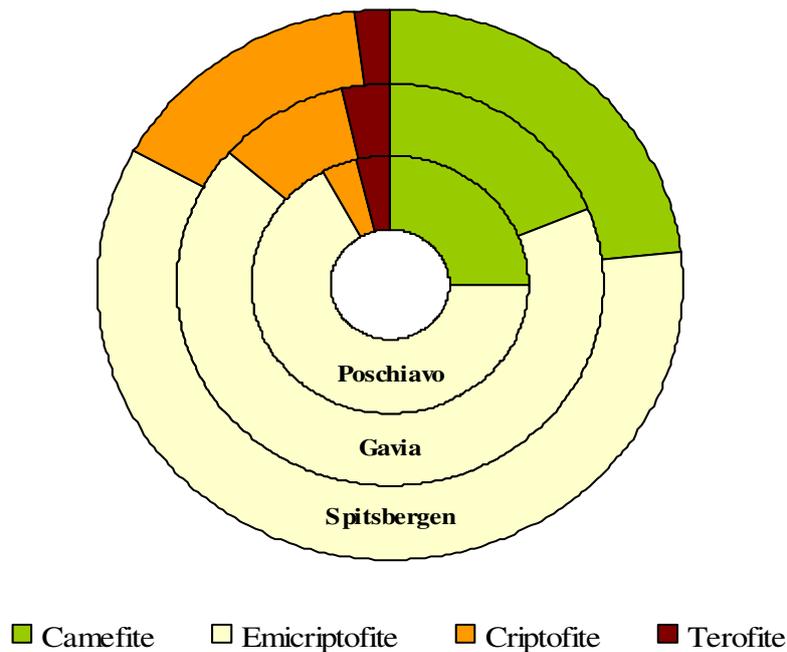


Figura 2.1

Confronto fra gli spettri delle forme biologiche delle flore del Bernina, del Gavia e delle Spitsbergen (dati da Pignatti & Pignatti 1958).

La corrispondenza fra le flore artiche e quelle alpine, in passato citata da Haller per smentire l'ipotesi di Scheuchzer sul nanismo mostrato dalle piante alpine e ricondotto al regime di basse pressioni atmosferiche di questi luoghi, rende evidente sia una certa convergenza climatica di queste aree, in particolare delle temperature minime medie (Taiz & Zeiger 2002), che la grande importanza delle basse temperature sulla vita delle piante. Nonostante le zone alpine differiscano da quelle artiche per diverse condizioni fisiche e climatiche, come l'assenza (Pignatti 1995) o la scarsa presenza di suolo con permafrost, il maggior flusso di energia radiante (Taiz & Zeiger 2002), le più alte precipitazioni e la minor lunghezza del periodo vegetativo, la presenza di specie con areale disgiunto artico-alpino implica una generale uniformità delle condizioni ambientali. Le differenze fra le zone artiche e quelle alpine divengono però considerevoli se si osserva la numerosità delle rispettive flore. Mentre, ad esempio, le flore della Valle di Gavia e della Val Poschiavo in pochi km² contano rispettivamente 187 e 199 specie di fanerogame (Pignatti & Pignatti 1958), la ricchezza specifica degli ambienti artici risulta ben più ridotta: le Svalbard, comprendenti le Isole Spitsbergen, ospitano in tutto 123 specie vascolari su una superficie di 64000 km² (Fenaroli 1968).

Nella successione altitudinale la zona della Valle di Gavia è inclusa nella fascia alpica, corrispondente all'ambiente ecologico alpino, e caratterizzata da una temperatura media annua di circa 1°C. Questa fascia altitudinale, priva d'organismi vegetali con *habitus* arboreo, è dominata da piante erbacee, formanti fitocenosi dall'aspetto di praterie chiuse e assai ricche di specie. Più precisamente l'area in esame rientra nella sottofascia alpina superiore; l'aspetto di questa zona è quello di un mosaico in cui, accanto alle praterie chiuse, che si riducono in estensione e tendono a frammentarsi, ed alle formazioni di valletta nivale, che qui hanno il loro sviluppo ottimale, si rinvengono con maggior frequenza vegetazioni di tipo glareicolo, che colonizzano rocce e detriti (Tomaselli 2004). Fra le vegetazioni osservabili in questa zona si possono ricordare: le praterie chiuse dominate da *Carex curvula*, le comunità pioniere con *Oxyria dygina* e *Saxifraga seguieri* sui detriti e con *Eritrichium nanum* e *Saxifraga exarata* sulle pareti rocciose, le comunità di torbiera bassa con dominanza di *Eriophorum scheuchzeri* e quelle delle stazioni ventose con dominanza di *Loiseleuria procumbens*.

Come precedentemente ricordato, l'altitudine e la topografia di questa zona favoriscono la prolungata permanenza al suolo del manto nevoso e conseguentemente la presenza delle fitocenosi che si sviluppano in corrispondenza di questi siti: le comunità di valletta nivale, dette *snowbed* in inglese, *Schneetalchen* in tedesco e *combes à neige* in francese. La flora che colonizza questi luoghi, che risulta estremamente selezionata (Braun-Blanquet 1964), in modo particolare dalla brevità della stagione vegetativa, è formata da licheni, muschi, piante erbacee e salici nani prostrati. Avendo la zona del Gavia un substrato di natura silicea, tali comunità presentano una base compositiva fondamentale costituita da specie acidofile. Per questa ragione, esse vengono incluse, in accordo con la sistematica fitosociologica o sintassonomia, nell'ordine *Salicetalia herbaceae* e nell'alleanza *Salicion herbaceae* comprendenti le associazioni vegetali delle vallette nivali su suolo acido. Oltre che in funzione della natura litologica del substrato, le varie fitocenosi delle vallette nivali si possono differenziare in base ad altri fattori microambientali, come la lunghezza del periodo libero dalla neve, il grado di scheletro del suolo, il grado di imbibizione del

suolo determinato dal ristagno o dallo scorrimento idrico, le condizioni geomorfologiche circostanti. La combinazione di queste ed altre variabili ambientali influenza la presenza, la crescita e la riproduzione delle specie vegetali. Infatti, nei siti a più lungo innevamento sono spesso dominanti le briofite, come l'epatica *Anthelia juratzkana* od il muschio *Polytrichastrum sexangulare*, mentre le fanerogame tendono a prevalere con l'aumentare della lunghezza della stagione vegetativa. In assenza di ristagno idrico le specie dominanti possono essere *Salix herbacea* o *Alchemilla pentaphyllea*, mentre con l'aumentare dell'umidità del suolo è possibile notare un'espansione di specie come *Carex fetida*, *Cerastium cerastoides*, o, in particolare al margine dei ruscelli, di specie igrofile come *Carex lachenalii*. Infine, se la lunga permanenza al suolo della neve si realizza in corrispondenza di falde detritiche, tali condizioni possono promuovere lo sviluppo di comunità a *Luzula alpino-pilosa*.

2.5 Comunità con dominanza di *Polytrichastrum sexangulare* e *Salix herbacea*

In questo lavoro sono state studiate due comunità vegetali di valletta nivale dominate da due differenti tipi funzionali vegetali e floristicamente riconducibili alle associazioni tipiche *Polytrichetum sexangularis* Frey 1922 e *Salicetum herbaceae* Rüb. 1911. Queste fitocenosi sono dominate da due specie che presentano un areale disgiunto artico-alpino: il muschio acrocarpo *Polytrichastrum sexangulare* (*Polytrichaceae*) e l'arbusto nano deciduo *Salix herbacea* (*Salicaceae*).

La principale differenza floristica fra queste due associazioni deriva dalla maggior presenza di specie briofitiche nella comunità con dominanza di *Polytrichastrum*, essendo i politricheti caratterizzati da una maggiore abbondanza di muschi, come *Pohlia drummondii* o *Kiaeria starkei*, e dalla quasi esclusiva presenza di epatiche, come *Anthelia juratzkana* o alcune specie del genere *Lophozia*. Diversamente, il contingente floristico delle piante vascolari risulta molto simile nelle due comunità, con la presenza di specie più marcatamente chionofile come *Alchemilla pentaphyllea*, *Soldanella pusilla*, *Gnaphalium supinum*, *Sibbaldia procumbens*, *Arenaria biflora*,

Cerastium cerastoides e *Veronica alpina*, cui si accompagna la presenza di specie trasgressive, che trovano la loro massima abbondanza al di fuori delle vallette nivali, come *Poa alpina*, *Leucanthemopsis alpina*, *Cardamine alpina*, *Primula glutinosa* e, sporadicamente, *Carex curvula*. Inoltre, la bassa vegetazione di queste fitocenosi è frequentemente sovrastata in altezza dai carpofori di numerose e particolari specie fungine, tanto che questi *habitat* costituiscono un biotopo di grande interesse micologico (Jamoni 2008). Nonostante la ridotta statura del manto vegetale accomuni quindi sia la comunità dominata da *Polytrichastrum*, che quella dominata da *Salix*, le due vegetazioni presentano un aspetto molto diverso, derivante essenzialmente dall'elevata dominanza delle due specie principali, che contribuiscono alla fitomassa delle rispettive comunità per più del 95%. I politricheti si presentano come un denso tappeto muscinale, di colore verde scuro o bruno-rossastro, formato dai moduli (sottunità pluricellulari ripetute, chiamati anche *ramets*) del gametofito di *Polytrichastrum*. Questi moduli, che possono presentare o meno tessuti verdi, sono eretti, solitamente semplici, alti pochi centimetri, e dotati di numerose foglioline che presentano una lunghezza differenziale utilizzabile come marcatore della crescita stagionale. Rispetto al politricheto, il saliceto presenta una copertura vegetale meno continua e densa, molto spesso interrotta da clasti di piccole dimensioni e da suolo nudo. *Salix herbacea*, “*inter omnes quas novi arbor minima*” secondo Linneo, è un arbusto dioico, deciduo e prostrato, con foglie lunghe 1-2 cm che formano una copertura relativamente lassa di colore verde chiaro. Questa specie è dotata di un esteso sistema di rizomi sotterranei ramificati e da fusti epigei suddivisibili in segmenti stagionali tramite le cicatrici lasciate dalle perule, anche questo carattere è utilizzabile come marcatore della crescita stagionale.

3 Parte prima: Caratteristiche strutturali e funzionali di due fitocenosi di valletta nivale

3.1 Introduzione

Uno degli argomenti centrali delle ricerche ecologiche è comprendere le relazioni fra le caratteristiche ambientali e le specie. Gli organismi viventi non si limitano a subire passivamente le condizioni ecologiche, ma con la loro attività influenzano attivamente l'ambiente biotico ed abiotico che abitano.

L'insieme delle caratteristiche co-adattative, forgiate nel lungo periodo dall'azione dei processi evolutivi in relazione a particolari condizioni ecologiche (Southwood 1988), determina le differenti strategie degli organismi vegetali (Stearns 1989). I diversi tratti funzionali possono essere utilizzati per individuare un numero limitato di gruppi di specie, detti tipi funzionali vegetali (PFTs, *Plant Functional Types*), che mostrano risposte simili alle variazioni delle condizioni ambientali e simili effetti sui processi ecosistemici (Gitay & Noble 1997, Lavorel *et al.* 1997). Questi tipi funzionali possono essere utili per comprendere il ruolo delle piante nei cicli biogeochimici e per prevedere le risposte di differenti ecosistemi alle modificazioni ambientali (Chapin *et al.* 1996, Gitay & Noble 1997, Meir *et al.* 2006).

Gli ecosistemi della tundra, presenti sul nostro pianeta alle elevate latitudini ed altitudini, presentano una variabilità nel tipo funzionale vegetale dominante, che può essere vascolare o non vascolare, legnoso od erbaceo, deciduo o sempreverde, aerenchimatoso o non aerenchimatoso, micorrizico o non micorrizico.

Se le specie dominanti appartengono a distinti gruppi funzionali, le differenze nella fisiologia, nella morfologia e nelle proprietà chimiche dei tessuti vivi e morti influenzeranno in diverso modo l'ambiente nel quale vivono ed i processi ecologici che vi si compiono. Infatti, fondamentali funzioni ecosistemiche come la produzione (Chapin *et al.* 1993) e la decomposizione

(Cornelissen *et al.* 1999) possono essere predette dalle caratteristiche degli organismi vegetali dominanti (Lavorel & Garnier 2002).

Gli obiettivi di questa sezione sono il confronto di alcune fondamentali caratteristiche a livello di specie, vegetazione, suolo e microclima in due comunità di valletta nivale dominate una da un muschio e l'altra da un arbusto nano deciduo.

In particolare, si è voluto rispondere alle seguenti domande. (1) Le specie vegetali appartenenti ai diversi tipi funzionali presenti nelle comunità mostrano differenze nel rapporto fra germoglio e radice, nelle concentrazioni di azoto e fosforo della fitomassa, nelle concentrazioni di carbonio, azoto e fosforo della necromassa, nell'area fogliare specifica, nella superficie fogliare, nel contenuto fogliare di sostanza secca, e nella sensibilità fogliare agli stress termici? (2) Le due fitocenosi differiscono nella ricchezza in specie delle piante vascolari, nella produzione primaria netta, nella quantità e distribuzione delle biomasse, nelle concentrazioni e nelle quantità di carbonio, azoto e fosforo delle biomasse? (3) I due diversi tipi di vegetazione sono caratterizzati da differenze nella durata del periodo libero dalla neve, nelle temperature del suolo e dell'aria, e nel pH, nell'umidità, nella profondità, nel contenuto di sostanza organica, carbonio, azoto e fosforo del suolo?

3.2 Materiali e metodi

3.2.1 Caratteristiche delle specie

Le specie analizzate appartengono ai tipi funzionali vegetali più rappresentativi riscontrabili nelle due comunità. In particolare i muschi sono rappresentati da *Polytrichastrum sexangulare*, gli arbusti da *Salix herbacea*, le dicotiledoni erbacee da *Leucanthemopsis alpina* o *Veronica alpina*, e le graminoidi da *Poa alpina*. Nella classificazione della vegetazione della tundra proposta da Chapin *et al.* (1996) le specie appartenenti ai suddetti tipi funzionali ricadono rispettivamente nelle categorie: *non-Sphagnum moss*, *deciduous shrubs*, *forbs* e *grasses*.

Fitomassa - Il rapporto fra la fitomassa del germoglio e quella delle radici (S:R, shoot:root ratio) è stato determinato sul peso secco (a 65 °C per 48 h) di 10 campioni di popolazione per ciascuna specie, raccolti all'apice produttivo stagionale. La fitomassa vegetale epigea, cioè l'insieme della biomassa (materiale vitale) e della necromassa (materiale morto, ma ancora attaccato), è stata successivamente polverizzata e mineralizzata in H₂SO₄ a 420 °C per le analisi colorimetriche delle concentrazioni di azoto e fosforo, ottenute rispettivamente con i metodi del blu-indofenolo e del molibdovanato, tramite un analizzatore a flusso continuo (Flowsystem Sisteia).

Necromassa - Le concentrazioni di carbonio, azoto e fosforo della necromassa epigea (moduli morti, ma strutturalmente integri per *Polytrichastrum*, foglie per le specie vascolari) sono state determinate, su materiale secco e polverizzato raccolto nei primi giorni di settembre, tramite 5 repliche per ciascuna specie. Le concentrazioni percentuali di carbonio ed azoto totali sono state ottenute con un analizzatore elementare CHN (Carlo Erba NA 1500), mentre quella del fosforo totale tramite spettrofotometro (Kontron Instruments UVIKON 930) per via colorimetrica, dopo estrazione con HCl del materiale incenerito.

Caratteri fogliari - L'area fogliare specifica (SLA, *specific leaf area*), l'area fogliare (LS, *leaf size*), il contenuto fogliare di sostanza secca (LDMC, *leaf dry matter content*) e la perdita

percentuale di elettroliti (PEL, *percentage of electrolyte leakage*) sono stati quantificati seguendo i protocolli riportati da Cornelissen *et al.* (2003). La SLA, espressa in $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$, è il rapporto fra la superficie unilaterale di una foglia fresca (dopo 6 h di reidratazione al buio) per le specie vascolari, o di una crescita apicale fresca per *Polytrichastrum* (considerando quindi questa porzione come un analogo fogliare) ed il peso secco (a 60-65 °C per 72 h) delle stesse. La LS, espressa in mm^2 , e la LDMC, espressa in mg g^{-1} , sono rispettivamente l'area fogliare ed il rapporto fra il peso secco e quello fresco. La PEL è stata utilizzata per stimare la sensibilità delle foglie (o crescita apicale per *Polytrichastrum*) agli stress termici; questo processo si basa sull'effetto degli stress acuti sulle proprietà delle membrane cellulari e sul conseguente calo di abilità nel controllo della perdita di elettroliti. La perdita di elettroliti di un tessuto è un indice della permeabilità delle membrane che può essere determinato dalla misura della conducibilità della soluzione in cui il tessuto è posto. La conducibilità è stata misurata due volte per ciascun campione di tessuto vegetale, la prima dopo incubazione al buio per 14 h e la seconda dopo bollitura per 15 minuti a 100 °C. Sono state effettuate tre differenti incubazioni: (1) a temperatura ambiente (controllo), (2) a -8 °C in freezer (stress da basse temperature), e (3) a +40 °C in stufa (stress da alte temperature); la PEL è stata quindi in primo luogo espressa come percentuale di perdita dopo incubazione rispetto alla perdita dopo bollitura, e successivamente corretta sottraendo i valori del trattamento di controllo da quelli dei trattamenti stressanti. Le misure delle superfici fogliari sono state ottenute tramite un software per l'analisi delle immagini (Leica IM 50 Image Manager), mentre la conduttività con un conduttimetro portatile (Delta Hom HD 9213-R1). Il numero di repliche per ciascuna specie sono state 20 per le analisi di SLA, LS e LDMC, ed un minimo di 5 per ciascun trattamento della PEL.

Le significatività delle differenze nelle caratteristiche delle specie sono state valutate tramite il test H di Kruskal-Wallis per i gruppi ed il test U di Mann-Whitney per le coppie. Queste e tutte le successive analisi statistiche sono state effettuate tramite il programma SPSS Statistics 17.

3.2.2 Caratteristiche della vegetazione

Ricchezza specifica - La ricchezza specifica delle piante vascolari è stata ottenuta dal conteggio del numero di specie presenti in una serie di quadrati sovrapposti (*nested plots*) con un angolo coincidente. Ciascuna serie, composta da 20 quadrati di dimensione da 0.0025 a 1 m² (con incremento di 5 cm di lato fra un quadrato ed il successivo), è stata replicata 10 volte per fitocenosi, a metà della stagione vegetativa, tramite una scelta casuale della posizione. I dati raccolti sono stati quindi utilizzati per descrivere la relazione fra il numero di specie e l'area tramite l'equazione logaritmica $S = a \cdot \ln(A) + b$, dove S è il numero di specie, A è la superficie, a e b sono coefficienti di regressione che indicano rispettivamente la pendenza e l'intercetta della curva. Le relazioni fra il numero di specie e l'area sono state valutate tramite il coefficiente di regressione di Spearman, la significatività delle differenze fra la ricchezza delle singole aree fra le due comunità è stata analizzata con il test U di Mann-Whitney, mentre la differenza complessiva fra il numero di specie e l'area delle due fitocenosi con il test di Wilcoxon.

Biomasse - Le biomasse, espresse come peso secco (a 65 °C per 48 h), sono state quantificate da campioni di area pari a ~50 cm² e profondità massima di 15 cm, raccolti a metà della stagione vegetativa (terza settimana di agosto), in 5 repliche per fitocenosi. La biomassa, individuata sulla base di caratteri morfologici, cromatici e meccanici, comprende nel politricheto tutti i moduli (o sottounità pluricellulari ripetute, detti anche *ramets*) del muschio eretti e non decomposti, nel saliceto tutte le porzioni con tessuti vitali. L'inclusione dei moduli privi di tessuti fotosinteticamente attivi nella biomassa del politricheto deriva dall'importante significato funzionale dell'intero tappeto muscinale, legato al controllo della risorsa idrica (Tallis 1959) e dovuto alla riduzione del tasso di evaporazione e all'incremento della capacità di stoccaggio e trasporto dell'acqua (Proctor 1980) dipendente dalla densità totale dei moduli del muschio. La distinzione fra materiale epigeo ed ipogeo è stata effettuata sulla base della posizione rispetto al livello del suolo.

La produttività epigea è stata determinata utilizzando marcatori di crescita stagionale (la lunghezza differenziale delle foglioline per *Polytrichastrum* e la posizione delle cicatrici delle perule per *Salix*) ed espressa in due modi: (1) come produzione primaria netta apicale giornaliera, rispetto alla data di scioglimento del manto nevoso, e (2) come produzione primaria netta apicale annua, calcolata per *Polytrichastrum sexangulare* dal prodotto della produzione giornaliera per la durata del periodo libero dalla neve e, per le altre specie, dal materiale presente all'apice vegetativo stagionale. Le significatività statistiche sono state valutate con il test U di Mann-Whitney.

Elementi - Le concentrazioni percentuali di carbonio, azoto e fosforo sono state determinate mediante gli stessi metodi descritti per l'analisi chimica della necromassa epigea, in tutti i campioni di biomassa raccolti; le quantità totali degli elementi nelle biomasse (esprese in g m^{-2}) derivano dal prodotto fra le concentrazioni e le quantità di biomasse. Le significatività statistiche sono state valutate con il test U di Mann-Whitney.

3.2.3 Caratteristiche dell'ambiente

Stagione vegetativa - Le date d'inizio del periodo libero dalla neve (esprese in giorni giuliani) delle stagioni 2008, 2009 e 2010 sono state determinate tramite osservazione diretta, mentre le lunghezze del periodo libero dalla neve sono state stimate dall'arrivo della prima perturbazione seguita dalla persistenza della neve al suolo.

Temperature - Le temperature del suolo (-5 cm) e dell'aria (+5 cm) durante il periodo vegetativo sono state registrate tramite almeno due sensori HOBO (Onset Computer Corporation) e TempStick (Tecnosoft) per fitocenosi, tarati per 1.5 acquisizioni l'ora. Le temperature del suolo sono state misurate nelle stagioni 2009 e 2010, quelle dell'aria nelle stagioni 2008 e 2010.

Suolo - Il pH è stato determinato per via potenziometrica su sospensione suolo-acqua nella proporzione 1:2.5 (SISS 1985), tramite ph-metro (Hanna Instruments pH 300), in 5 campioni di suolo, profondi 10 cm, raccolti a metà del periodo vegetativo (terza settimana di agosto) per ciascuna comunità.

L'umidità del suolo è stata determinata gravimetricamente attraverso la perdita di peso fra campioni di suolo, di 15 cm di profondità, freschi e seccati in stufa a 110 °C, raccolti nella parte centrale del periodo libero dalla neve (prima, seconda e terza settimana di agosto) per un totale di 15 repliche per fitocenosi.

La profondità del suolo è stata valutata, per ciascuna fitocenosi, tramite 11 sondaggi effettuati con un carotatore di 1.5 cm di diametro.

La concentrazione della sostanza organica del suolo è stata determinata attraverso la perdita di peso fra 70 °C e 350 °C. I campioni di suolo, di 15 cm di profondità, sono stati raccolti a metà della stagione di crescita (ultima settimana di agosto), in 6 repliche per fitocenosi.

Il contenuto percentuale di carbonio, azoto e fosforo è stato determinato su campioni di suolo secchi e polverizzati, raccolti a metà della stagione vegetativa (seconda settimana di agosto) con gli stessi metodi descritti per il materiale vegetale; la quantità totale degli elementi (espressa in g m^{-2}) deriva dal prodotto fra le concentrazioni degli elementi ed il peso del suolo, misurato come residuo secco privo di scheletro delle carote campionate per la biomassa vegetale.

Le significatività statistiche delle caratteristiche del suolo sono state valutate con il test U di Mann-Whitney.

3.3 Risultati

3.3.1 Caratteristiche delle specie

Fitomassa

Il rapporto fra la fitomassa epigea e quella ipogea (S:R, tabella 3.1) evidenzia differenze rilevanti fra le specie considerate ($P < 0.001$). Il muschio e l'arbusto si collocano ai due estremi opposti, caratterizzati rispettivamente da una netta prevalenza dei materiali epigei ed ipogei. Le altre due specie vascolari non legnose, che occupano una posizione intermedia, risultano differenti sia dal muschio che dall'arbusto, ma non differiscono significativamente fra loro nel rapporto fra i materiali del germoglio e della radice.

Un andamento simile fra le specie si può osservare per la concentrazione di azoto nei materiali epigei (N, tabella 3.1), con il muschio e l'arbusto che presentano rispettivamente i valori significativamente più bassi ed elevati di questo elemento. Tuttavia, la dicotiledone erbacea e la graminoide, che mostrano anche per questo parametro valori intermedi, non risultano significativamente differenti rispetto alle due specie precedenti. La concentrazione di azoto, esaminando le specie nel loro complesso, non risulta presentare una variazione significativa dal punto di vista statistico ($P = 0.123$).

Considerando le concentrazioni di fosforo (P, tabella 3.1) le specie mostrano differenze significative ($P < 0.001$), e si dividono in due gruppi, nei quali il muschio e l'arbusto sono posti ancora agli estremi. Il primo gruppo, caratterizzato da concentrazioni più basse, comprende il muschio e la graminoide, mentre il secondo, con più elevate concentrazioni di questo elemento, include la dicotiledone erbacea e l'arbusto.

Conseguentemente, anche il rapporto fra azoto e fosforo (N:P, tabella 3.1) risulta differente fra le quattro specie ($P = 0.001$), con valori estremi sempre per il muschio e per l'arbusto. Il muschio e la graminoide non risultano significativamente differenti nel rapporto fra i due elementi,

così come l'arbusto e la dicotiledone erbacea. I valori indicano che *Polytrichastrum* e *Poa*, rispetto a *Salix* e *Leucanthemopsis*, hanno dei rapporti sbilanciati verso l'azoto, anche se il muschio e la graminioide presentano dei valori medi di azoto inferiori rispetto alle altre due specie.

Tabella 3.1
Rapporto epigeo:ipogeo (S:R), contenuto di azoto (N) e fosforo (P) in mg g⁻¹ e rapporto azoto:fosforo (N:P) nella fitomassa epigea (media ± deviazione standard).

Specie	S:R (P < 0.001)	N (P = 0.123)	P (P < 0.001)	N:P (P = 0.001)
<i>Polytrichastrum sexangulare</i>	2.41 ± 0.29 A	13.1 ± 1.5 A	1.03 ± 0.11 A	12.8 ± 1.9 A
<i>Salix herbacea</i>	0.32 ± 0.23 B	19.9 ± 7.1 B	2.30 ± 0.88 B	8.9 ± 2.5 B
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	0.82 ± 0.30 C	17.5 ± 8.5 AB	1.92 ± 0.78 B	9.2 ± 2.2 B
<i>Poa alpina</i>	0.89 ± 0.51 C	14.7 ± 3.7 AB	1.23 ± 0.33 A	12.1 ± 2.1 A

I valori di probabilità in parentesi indicano la significatività della differenza complessiva fra tutte le specie. Le lettere indicano le differenze fra le singole specie; a lettere uguali corrispondono differenze non significative.

Necromassa

La necromassa epigea (tabella 3.2) mostra differenze nella concentrazione di elementi più marcate rispetto alla fitomassa; infatti, fra le specie esaminate, risultano significative le differenze nel contenuto percentuale di carbonio (P = 0.005), azoto (P < 0.001) e fosforo (P = 0.001), come nei rapporti fra carbonio e azoto (P = 0.001), carbonio e fosforo (P = 0.001) e azoto e fosforo (P = 0.002).

In particolare, per quanto riguarda la concentrazione degli elementi analizzati (tabella 3.2), le uniche differenze non significative risultano quelle fra le concentrazioni di carbonio di *Poa* rispetto a quelle di *Polytrichastrum* (P = 0.346) e *Leucanthemopsis* (P = 0.600). Tutte le altre differenze nelle percentuali di carbonio, azoto e fosforo fra le specie considerate risultano significative dal punto di vista statistico. Rispetto alla concentrazione di carbonio ed azoto i tipi funzionali seguono l'andamento: arbusto > dicotiledone erbacea > graminioide > muschio, mentre rispetto alla concentrazione di fosforo l'andamento è: dicotiledone erbacea > arbusto > graminioide > muschio.

Anche i rapporti fra gli elementi considerati seguono un andamento generale opposto a quello illustrato per la concentrazione del fosforo, cioè: muschio > graminoidi > arbusto > dicotiledone erbacea (tabella 3.2). In particolare, il rapporto fra carbonio ed azoto non è significativamente differente fra *Leucanthemopsis* e *Salix* ($P = 0.602$), mentre queste due specie presentano valori apprezzabilmente inferiori sia rispetto a *Poa*, che rispetto a *Polytrichastrum*. Diversamente, in relazione al rapporto fra carbonio e fosforo le quattro specie esaminate risultano tutte differenti, mentre rispetto al rapporto fra azoto e fosforo l'unica differenza non significativa ($P = 0.251$) è quella fra *Salix* e *Poa*.

Tabella 3.2

Contenuto di carbonio (C), azoto (N) e fosforo (P) in percentuale e rapporti carbonio:azoto (C:N), carbonio:fosforo (C:P) e azoto:fosforo (N:P) nella necromassa epigea (media \pm errore standard).

Specie	C ($P = 0.005$)	N ($P < 0.001$)	P ($P = 0.001$)	C:N ($P = 0.001$)	C:P ($P = 0.001$)	N:P ($P = 0.002$)
<i>Polytrichastrum sexangulare</i>	42.2 \pm 0.3 A	1.37 \pm 0.02 A	0.058 \pm 0.004 A	30.8 \pm 0.6 A	747 \pm 59 A	24.2 \pm 1.7 A
<i>Salix herbacea</i>	47.4 \pm 0.6 B	2.31 \pm 0.02 B	0.131 \pm 0.010 B	20.5 \pm 0.4 B	371 \pm 32 B	18.1 \pm 1.6 B
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	43.3 \pm 0.2 C	2.15 \pm 0.02 C	0.160 \pm 0.004 C	20.1 \pm 0.2 B	271 \pm 7 C	13.5 \pm 0.4 C
<i>Poa alpina</i>	43.0 \pm 0.6 AC	1.60 \pm 0.02 D	0.083 \pm 0.005 D	26.9 \pm 0.3 C	523 \pm 32 D	19.5 \pm 1.1 B

I valori di probabilità in parentesi indicano la significatività della differenza complessiva fra tutte le specie. Le lettere indicano le differenze fra le specie; a lettere uguali corrispondono differenze non significative.

Caratteri fogliari

La figura 3.1 riporta i valori dell'area fogliare specifica (SLA), del contenuto fogliare di sostanza secca (LDMC) e della superficie fogliare (LS) per le quattro specie esaminate. Tutti i caratteri analizzati mostrano una differenza significativa fra le specie ($P < 0.001$). In particolare, la SLA risulta differente in tutte le specie, con valori massimi nella dicotiledone erbacea, minimi nel muschio, ed intermedi nell'arbusto e nella graminoidi. Un andamento opposto al suddetto si può osservare per il LDMC, con valori massimi per *Polytrichastrum*, minimi per *Veronica*, ed

intermedi, ma non significativamente diversi ($P = 0.194$), per *Salix* e *Poa*. Queste ultime due specie non differiscono neppure nella SL ($P = 0.279$), che risulta invece significativamente maggiore ($P < 0.001$) rispetto a quella sia della dicotiledone erbacea, che del muschio.

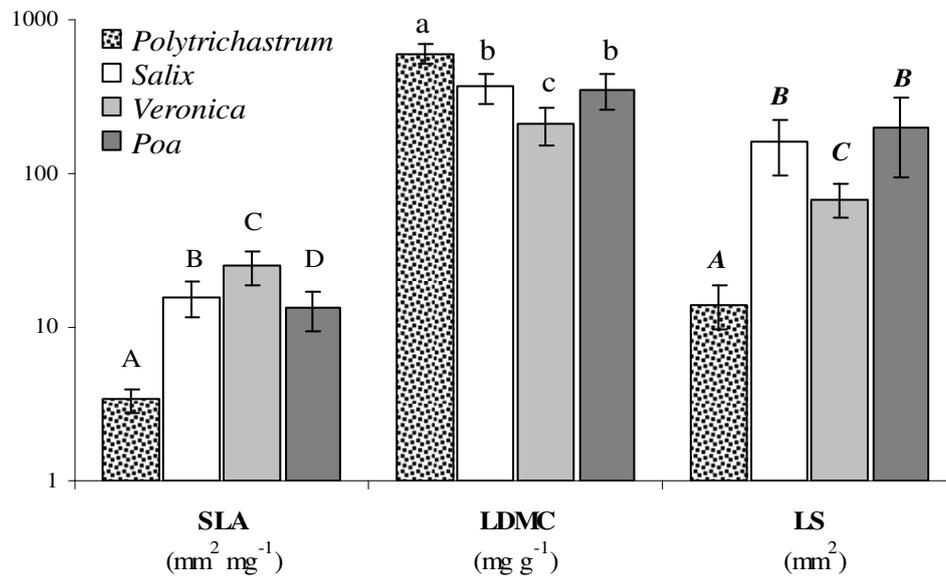


Figura 3.1

Area fogliare specifica (SLA, in $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), contenuto fogliare di sostanza secca (LDMC, in mg g^{-1}) e superficie fogliare (LS, mm^2) del muschio *Polytrichastrum sexangulare*, dell'arbusto *Salix herbacea*, della dicotiledone erbacea *Veronica alpina* e della graminoide *Poa alpina* (medie \pm deviazione standard, su scala logaritmica). Lettere uguali indicano differenze non significative.

Nella figura 3.2 sono rappresentate le perdite d'elettroliti in condizioni di basse ed alte temperature delle quattro specie esaminate. Queste specie non hanno mostrato una differenza nella risposta alla simulazione dello stress da freddo ($P = 0.966$), mentre sono risultate significativamente differenti in relazione allo stress da caldo ($P = 0.022$). Mediamente l'arbusto ha mostrato una maggiore sensibilità rispetto alle altre specie in condizioni di bassa temperatura, tuttavia tali differenze non sono risultate significative. Diversamente, la dicotiledone erbacea è risultata significativamente meno sensibile ai danni prodotti dalle alte temperature rispetto sia all'arbusto ($P = 0.018$), che alla graminoide ($P = 0.011$), ma non rispetto al muschio ($P = 0.465$). Infine solo la graminoide ha evidenziato una differenza significativa ($P = 0.025$) fra i danni prodotti dalle basse ed alte temperature, con una maggiore sensibilità per queste ultime.

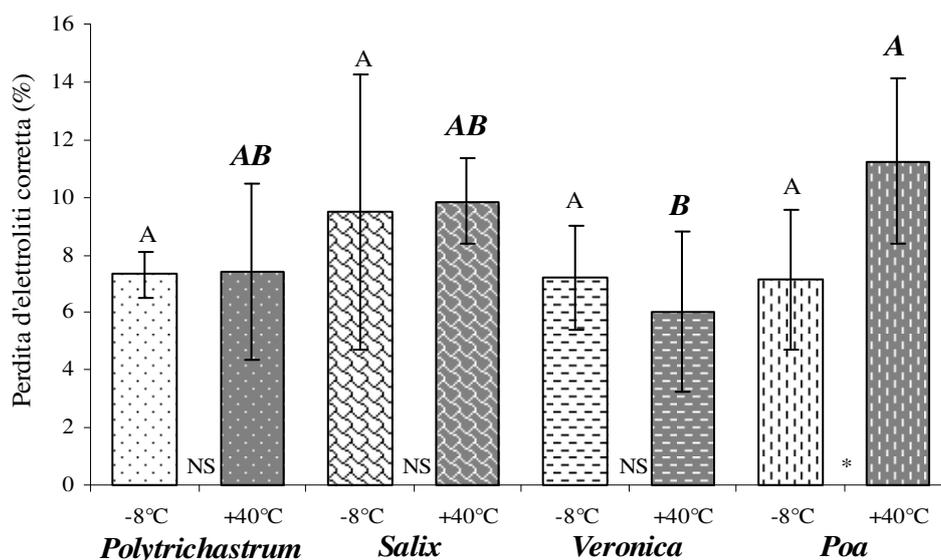


Figura 3.2

Perdita di elettroliti corretta dopo incubazione a -8 e +40 °C nel muschio *Polytrichastrum sexangulare*, nell'arbusto *Salix herbacea*, nella dicotiledone erbacea *Veronica alpina* e nella graminoide *Poa alpina* (medie \pm deviazione standard). I livelli di significatività posti alla base dello spazio fra gli istogrammi si riferiscono alle differenze delle singole specie rispetto alle due diverse temperature di incubazione (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (***) : $P < 0.001$), mentre le lettere indicano le differenze fra le specie rispetto alle singole incubazioni (a lettere uguali corrispondono differenze non significative).

3.3.2 Caratteristiche della vegetazione

Ricchezza specifica

Nella tabella 3.3 sono elencate le specie vascolari rinvenute nei campioni di politricheto e saliceto, con le relative frequenze percentuali. Nelle parcelle di vegetazione esaminate sono state rinvenute un totale di 28 specie vascolari nella fitocenosi dominata dal salice e 17 in quella con dominanza del muschio. Di queste specie solo 9 sono presenti in più della metà dei campioni in entrambe le comunità: *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum*, *Poa alpina*, *Salix herbacea*, *Leucanthemopsis alpina*, *Arenaria biflora*, *Cerastium cerastoides*, *Primula glutinosa* e *Cardamine alpina*. *Veronica* è l'unica delle specie presente in tutti i campioni d'entrambe le fitocenosi, mentre presenze costanti sono state osservate per *Gnaphalium* nelle parcelle di politricheto, e per *Poa* e, ovviamente, *Salix* in quelle di saliceto.

Tabella 3.3
 Elenco e frequenza percentuale delle specie vascolari.
 Nomenclatura secondo Aeschimann *et al.* (2004), forma biologica secondo la classificazione classica di Raunkiaer (1934).

Specie	Politricheto	Saliceto	Famiglia	Forma biologica
<i>Veronica alpina</i>	100	100	Scr	H
<i>Gnaphalium supinum</i>	100	90	Ast	H
<i>Poa alpina</i>	90	100	Poa	H
<i>Salix herbacea</i>	80	100	Sal	C
<i>Leucanthemopsis alpina</i>	90	80	Ast	H
<i>Arenaria biflora</i>	80	80	Car	C
<i>Cerastium cerastoides</i>	70	90	Car	C
<i>Primula glutinosa</i>	70	90	Pri	H
<i>Cardamine alpina</i>	60	90	Bra	H
<i>Taraxacum alpinum</i>	60	40	Ast	H
<i>Ranunculus glacialis</i>	60	40	Ran	H
<i>Euphrasia minima</i>	20	70	Scr	T
<i>Sedum alpestre</i>	30	60	Cra	C
<i>Agrostis rupestris</i>	20	40	Poa	H
<i>Carex curvula</i> subsp. <i>curvula</i>	10	30	Cyp	H
<i>Alchemilla pentaphyllea</i>	20	20	Ros	H
<i>Pedicularis kernerii</i>	10	10	Scr	H
<i>Sagina saginoides</i>	0	50	Car	C
<i>Luzula alpinopilosa</i> subsp. <i>alpinopilosa</i>	0	40	Jun	H
<i>Leontodon helveticus</i>	0	20	Ast	H
<i>Gentiana bavarica</i>	0	20	Gen	H
<i>Saxifraga seguieri</i>	0	20	Sax	C
<i>Soldanella pusilla</i>	0	20	Pri	H
<i>Sibbaldia procumbens</i>	0	20	Ros	H
<i>Cerastium uniflorum</i>	0	10	Car	C
<i>Carex lachenalii</i>	0	10	Cyp	H
<i>Minuartia sedoides</i>	0	10	Car	C
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	0	10	Cam	H
Numero totale di specie	17	28		

Famiglie:

Ast Asteraceae, Bra Brassicaceae, Cam Campanulaceae, Car Caryophyllaceae, Cra Crassulaceae, Cyp Cyperaceae, Gen Gentianaceae, Jun Juncaceae, Poa Poaceae, Pri Primulaceae, Ran Ranunculaceae, Ros Rosaceae, Sal Salicaceae, Scr Scrophulariaceae.

Forme biologiche:

C camefite (incluse le nanofanerofite), H emicriptofite, T terofite.

La ricchezza delle specie vascolari (figura 3.3) risulta significativamente maggiore ($P < 0.001$) nel saliceto rispetto al politricheto, e in entrambe le fitocenosi la relazione fra il numero di specie e l'area si è mostrata significativa ($P < 0.001$). La comunità dominata da *Salix*, rispetto a quella dominata da *Polytrichastrum*, presenta un numero medio maggiore di specie vascolari in tutte le dimensioni spaziali analizzate (figura 3.3). Queste differenze risultano statisticamente non significative ($P > 0.05$) solamente per le aree corrispondenti a quadrati di 10 e 15 cm di lato, mentre nelle restanti dimensioni la ricchezza delle specie vascolari è significativamente maggiore nel saliceto. Dalle equazioni riportate nella figura 3.3 si può notare che il saliceto ha valori più elevati, rispetto al politricheto, di entrambi i coefficienti, essendo caratterizzato sia da un maggiore tasso di incremento della ricchezza, corrispondente alla pendenza della retta di regressione (1.7 nel saliceto

e 1.3 nel polित्रicheto), che da un più alto numero di specie al metro quadrato, corrispondente all'ultimo punto di osservazione (13.7 nel saliceto e 9.9 nel polित्रicheto).

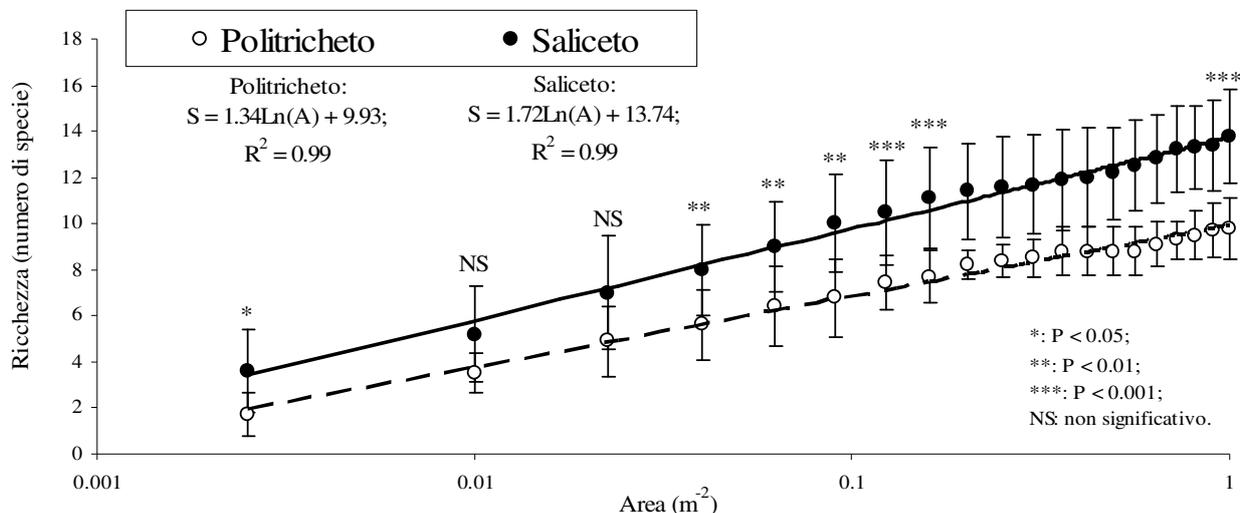


Figura 3.3

Relazione fra la ricchezza e l'area nelle due fitocenosi. La ricchezza è espressa in numero di specie vascolari, mentre l'area, rappresentata su scala logaritmica da 20 superfici di dimensione crescente da 25 cm² a 1 m².

Biomasse

I dati delle biomasse delle due fitocenosi esaminate sono riportati nella tabella 3.4. La comunità dominata dal salice e quella dominata dal muschio non mostrano differenze significative né nella produzione calcolata su base giornaliera ($P = 0.117$), né su quella su base annua ($P = 0.598$). Tuttavia, in media, il saliceto, ha valori di produttività giornaliera più elevati rispetto al polित्रicheto, mentre la produzione annua risulta molto simile. Al contrario, la distribuzione delle biomasse nelle porzioni epigee ed ipogee mostra sensibili differenze ($P < 0.01$), con una conseguente rilevante diversità nel rapporto fra le biomasse ($P = 0.009$). La biomassa ipogea, nettamente prevalente nella comunità con dominanza di *Salix*, non è elemento trascurabile neppure nella comunità dominata dal muschio. Le differenze fra porzioni epigee ed ipogee, dovute al tipo funzionale dominante, si annullano a livello della biomassa totale, che risulta molto simile nelle due comunità.

Tabella 3.4

Produzione primaria netta epigea, biomassa epigea, ipogea e totale in g m^{-2} ,
e rapporto epigeo:ipogeo nelle due fitocenosi (media \pm errore standard).

	Politricheto	Saliceto	Significatività
Produzione giornaliera ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	2.29 \pm 0.11	2.81 \pm 0.33	NS
Produzione annua (g m^{-2})	144.4 \pm 8.3	145.5 \pm 18.3	NS
Biomassa epigea (g m^{-2})	811 \pm 40	240 \pm 25	**
Biomassa ipogea (g m^{-2})	347 \pm 18	911 \pm 160	**
Biomassa totale (g m^{-2})	1158 \pm 50	1152 \pm 178	NS
Rapporto epigeo:ipogeo	2.35 \pm 0.12	0.28 \pm 0.04	**

NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

Concentrazioni di carbonio, azoto e fosforo

Le figure 3.4, 3.5 e 3.6 illustrano le concentrazioni rispettivamente di carbonio, azoto e fosforo nelle biomasse delle due fitocenosi in esame. La comunità dominata dall'arbusto, rispetto a quella con dominanza del muschio, ha valori significativamente più elevati di carbonio (figura 3.4) in tutte le biomasse ad eccezione della produzione epigea ($P = 0.175$). Il saliceto non presenta differenze significative ($P = 0.598$) fra le biomasse nella concentrazione di carbonio; diversamente, il politricheto ha valori percentuali inferiori dell'elemento nella biomassa ipogea rispetto a quelle epigee (rispettivamente $P = 0.009$ e $P = 0.047$ per la produzione e la biomassa epigee), che fra loro mostrano una differenza solo marginalmente significativa ($P = 0.076$), con valori più elevati nella produzione rispetto alla biomassa epigea.

La concentrazione di azoto (figura 3.5) è risultata significativamente più elevata nel saliceto, rispetto al politricheto, solo per la biomassa epigea, mentre la differenza nei valori percentuali dell'elemento nella produzione delle due fitocenosi è risultata marginalmente significativa. Le due comunità hanno mostrato concentrazioni di azoto molto simili sia nella biomassa ipogea, che in quella totale. In entrambe le fitocenosi è stata riscontrata una differenza significativa fra le biomasse nella concentrazione dell'elemento (rispettivamente $P = 0.002$ e $P = 0.001$ nel politricheto e nel saliceto). La produzione epigea ha valori significativamente più elevati di azoto rispetto alla biomassa epigea (rispettivamente $P = 0.009$ e $P = 0.015$ nel politricheto e nel saliceto), a sua volta

caratterizzata da maggiori concentrazioni dell'elemento rispetto alla biomassa ipogea (rispettivamente $P = 0.028$ e $P = 0.009$ nel politricheto e nel saliceto).

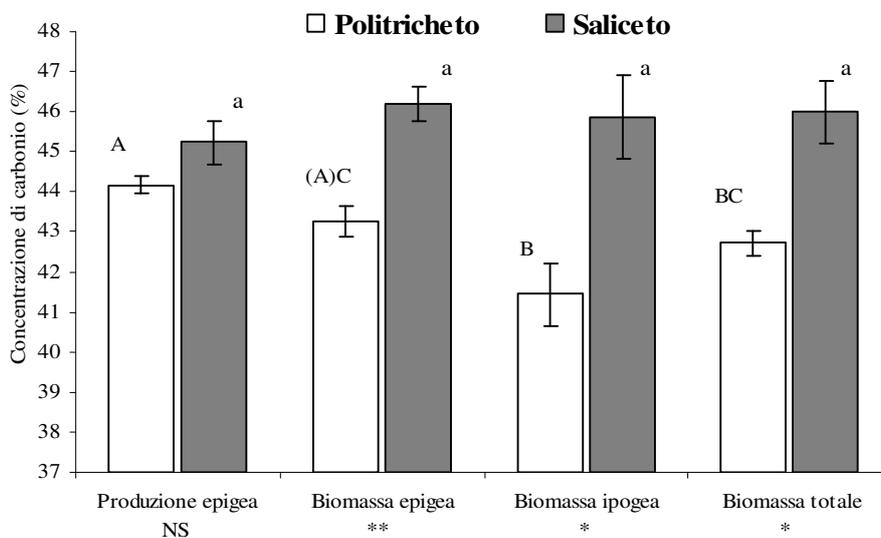


Figura 3.4

Concentrazioni percentuali di carbonio nelle biomasse delle due fitocenosi (media \pm errore standard).

I livelli di significatività posti sotto i parametri indicano le differenze fra le comunità (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (**): $P < 0.001$), mentre le lettere si riferiscono alle differenze fra le biomasse all'interno della medesima comunità (lettere uguali indicano differenze non significative, lettere uguali fra parentesi differenze marginalmente significative).

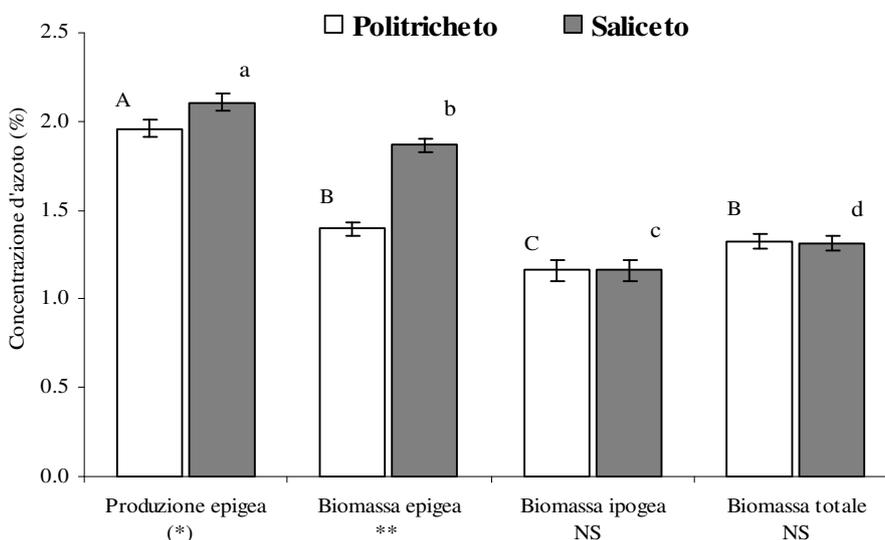


Figura 3.5

Concentrazioni percentuali di azoto nelle biomasse delle due fitocenosi (media \pm errore standard).

I livelli di significatività posti sotto i parametri indicano le differenze fra le comunità (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (**): $P < 0.001$), mentre le lettere si riferiscono alle differenze fra le biomasse all'interno della medesima comunità (lettere uguali indicano differenze non significative, lettere uguali fra parentesi differenze marginalmente significative).

Le concentrazioni di fosforo (figura 3.6) sono risultate significativamente differenti fra le due comunità a livello della biomassa epigea e di quella totale, mentre le biomasse ipogee hanno mostrato differenze solo marginali. Diversamente, le produzioni epigee hanno valori percentuali di fosforo piuttosto simili, in media maggiori nella comunità dominata dal muschio. Questi alti valori di fosforo nella produzione epigea del politricheto sono significativamente diversi ($P = 0.009$) da quelli presentati dalle altre biomasse della stessa comunità. Nel saliceto, invece, le percentuali di fosforo della produzione e della biomassa epigee non sono diverse fra loro dal punto di vista statistico ($P = 0.251$), mentre hanno valori significativamente maggiori rispetto a quelli della biomassa ipogea (rispettivamente $P = 0.009$ e $P = 0.016$ per la produzione e la biomassa epigee).

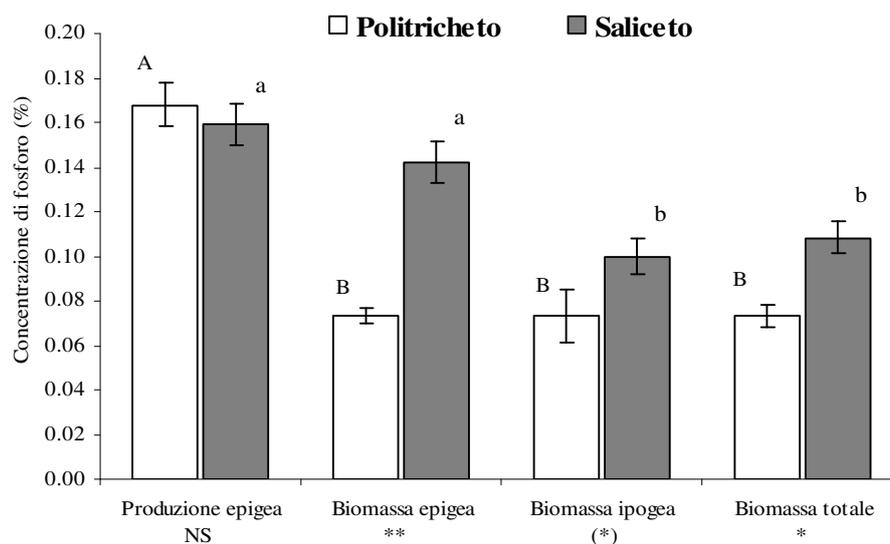


Figura 3.6

Concentrazioni percentuali di fosforo nelle biomasse delle due fitocenosi (media \pm errore standard).

I livelli di significatività posti sotto i parametri indicano le differenze fra le comunità (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (**): $P < 0.001$), mentre le lettere si riferiscono alle differenze fra le biomasse all'interno della medesima comunità (lettere uguali indicano differenze non significative, lettere uguali fra parentesi differenze marginalmente significative).

I rapporti fra carbonio ed azoto, carbonio e fosforo, ed azoto e fosforo delle due fitocenosi sono illustrati rispettivamente nelle figure 3.7, 3.8 e 3.9. Il politricheto risulta avere valori significativamente più elevati, rispetto al saliceto, nel rapporto fra carbonio ed azoto (Figura 3.7) solo per quanto concerne la biomassa epigea. Le biomasse delle due comunità mostrano una

differenza significativa nel rapporto fra carbonio ed azoto (rispettivamente $P = 0.003$ e $P = 0.001$ per il politricheto ed il saliceto), con un andamento costante per questo parametro. Tale rapporto ha valori significativamente inferiori nella produzione epigea rispetto alla biomassa epigea ($P = 0.009$ in entrambe le fitocenosi), a sua volta significativamente inferiori rispetto a quelli mostrati dai materiali ipogei (rispettivamente $P = 0.047$ e $P = 0.009$ nel politricheto e nel saliceto).

Anche il rapporto fra carbonio e fosforo (figura 3.8) risulta significativamente maggiore ($P = 0.009$) nella biomassa epigea del politricheto rispetto a quella del saliceto; inoltre, la comunità dominata dal muschio presenta valori significativamente più elevati nel rapporto fra i suddetti elementi anche a livello della biomassa totale ($P = 0.028$). Nel politricheto il rapporto fra carbonio e fosforo non mostra differenze fra le biomasse epigea ed ipogea ($P = 0.754$), queste risultano avere valori significativamente più elevati rispetto a quelli della produzione epigea ($P = 0.009$). Diversamente, nel saliceto sono la produzione e la biomassa epigea a non presentare differenze nel rapporto fra i detti elementi ($P = 0.251$), che risultano invece significativamente inferiori rispetto al rapporto mostrato dalla biomassa ipogea ($P = 0.009$).

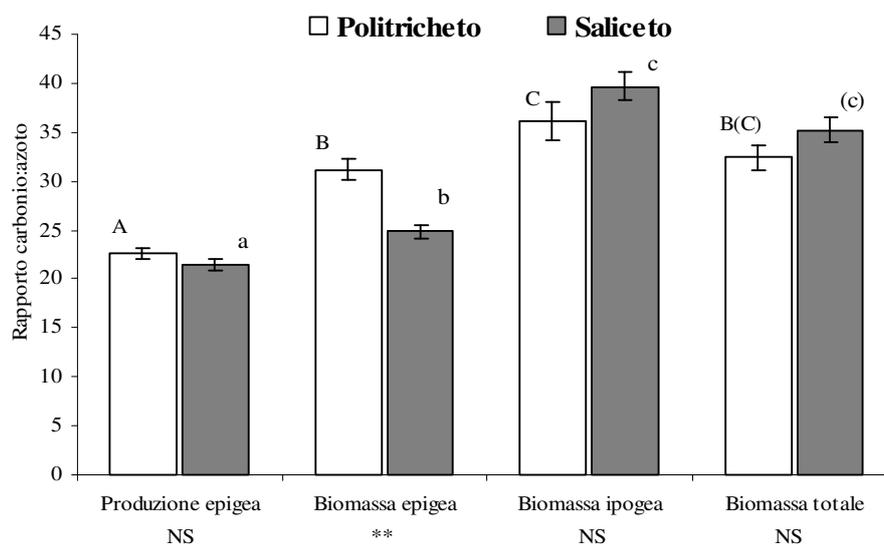


Figura 3.7

Rapporto fra carbonio ed azoto nelle biomasse delle due fitocenosi (media \pm errore standard).

I livelli di significatività posti sotto i parametri indicano le differenze fra le comunità (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (**): $P < 0.001$), mentre le lettere si riferiscono alle differenze fra le biomasse all'interno della medesima comunità (lettere uguali indicano differenze non significative, lettere uguali fra parentesi differenze marginalmente significative).

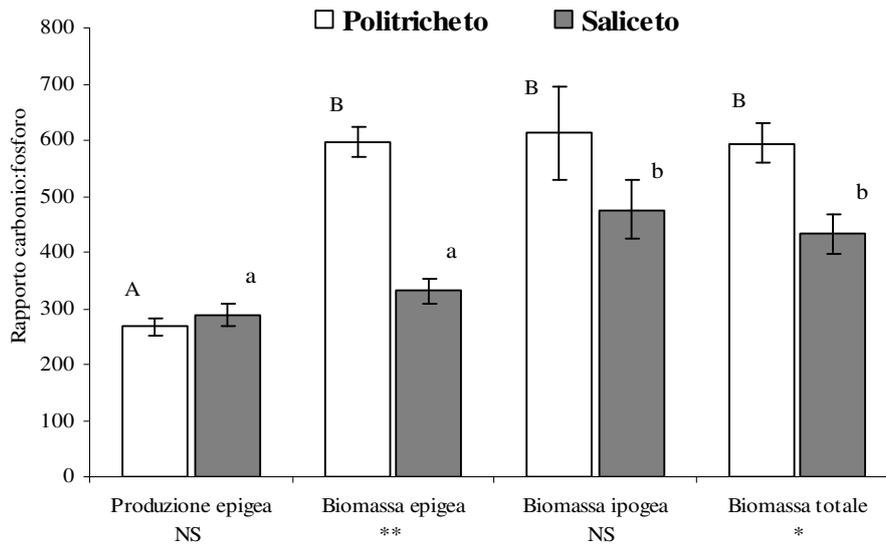


Figura 3.8

Rapporto fra carbonio e fosforo nelle biomasse delle due fitocenosi (media \pm errore standard).

I livelli di significatività posti sotto i parametri indicano le differenze fra le comunità (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$), mentre le lettere si riferiscono alle differenze fra le biomasse all'interno della medesima comunità (lettere uguali indicano differenze non significative, lettere uguali fra parentesi differenze marginalmente significative).

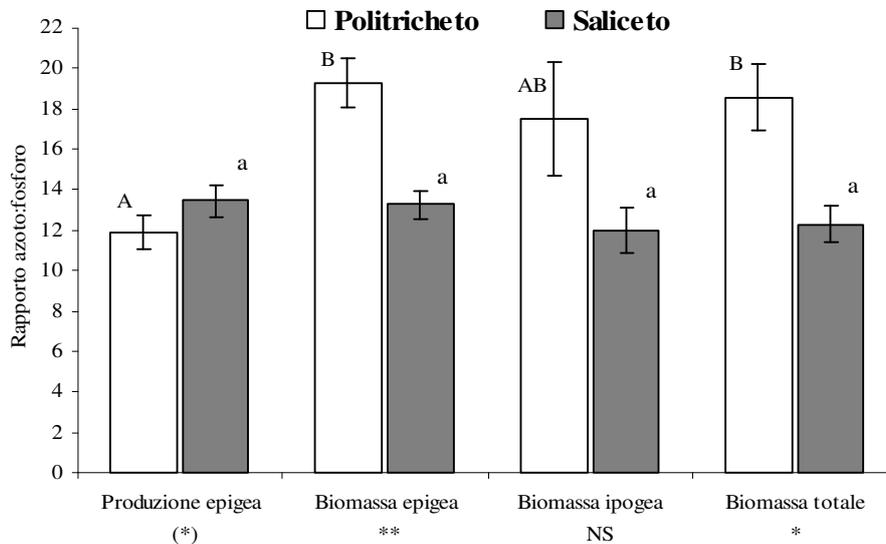


Figura 3.9

Rapporto fra azoto e fosforo nelle biomasse delle due fitocenosi (media \pm errore standard).

I livelli di significatività posti sotto i parametri indicano le differenze fra le comunità (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$), mentre le lettere si riferiscono alle differenze fra le biomasse all'interno della medesima comunità (lettere uguali indicano differenze non significative, lettere uguali fra parentesi differenze marginalmente significative).

La comunità con dominanza del muschio, rispetto a quella dominata dal salice, presenta valori significativamente maggiori nel rapporto fra azoto e fosforo (figura 3.9) sia nella biomassa

epigea ($P = 0.009$) che in quella totale ($P = 0.016$), mentre la differenza relativa alle biomasse ipogee non risulta significativa ($P = 0.117$). Al contrario il saliceto, rispetto al politricheto, presenta valori mediamente maggiori nel rapporto fra i suddetti elementi nella produzione epigea; tuttavia, tale differenza è solo marginalmente significativa ($P = 0.076$). Nel politricheto il rapporto fra azoto e fosforo della produzione epigea è significativamente inferiore sia a quello della biomassa epigea che di quella totale. Diversamente, il saliceto non mostra variazioni sensibili ($P = 0.559$) di questo parametro fra le diverse biomasse.

Quantità di carbonio, azoto e fosforo

Le quantità, espresse in grammi al metro quadrato, di carbonio, azoto e fosforo sono riportate nella tabella 3.5. La produzione epigea della comunità dominata dal salice, rispetto a quella con dominanza del muschio, ha quantità significativamente maggiori di tutti gli elementi esaminati ($P = 0.009$ per il carbonio e l'azoto, $P = 0.047$ per il fosforo). Al contrario, a livello della biomassa epigea la relazione s'inverte con la fitocenosi dominata da *Polytrichastrum* che presenta valori più elevati ($P = 0.009$) nelle quantità degli elementi considerati. I materiali ipogei presentano ancora differenze significative fra le due comunità, con quantità degli elementi maggiori ($P = 0.009$) nel saliceto rispetto al politricheto. Tuttavia, a livello della biomassa totale, la comunità con dominanza di *Salix*, comparata con quella con dominanza di *Polytrichastrum*, presenta quantità maggiori solamente di fosforo ($P = 0.047$), mentre le quantità di carbonio e d'azoto risultano molto simili (rispettivamente $P = 0.754$ e $P = 0.251$ per il carbonio e l'azoto).

Tabella 3.5

Quantità di carbonio, azoto e fosforo in g m^{-2} nelle biomasse delle due fitocenosi (media \pm deviazione standard).

	Carbonio			Azoto			Fosforo		
	Politricheto	Saliceto	P	Politricheto	Saliceto	P	Politricheto	Saliceto	P
Produzione	42 \pm 4	66 \pm 19	**	1.8 \pm 0.1	3.1 \pm 1.0	**	0.16 \pm 0.03	0.23 \pm 0.07	*
Biomassa epigea	351 \pm 41	111 \pm 27	**	11.2 \pm 0.7	4.5 \pm 1.3	**	0.60 \pm 0.12	0.34 \pm 0.09	**
Biomassa ipogea	144 \pm 21	421 \pm 177	**	4.0 \pm 0.7	10.5 \pm 3.9	**	0.26 \pm 0.11	0.86 \pm 0.18	**
Biomassa totale	495 \pm 54	532 \pm 197	NS	15.3 \pm 1.1	15.0 \pm 5.0	NS	0.85 \pm 0.22	1.20 \pm 0.22	*

NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (**): $P < 0.001$.

3.3.3 Caratteristiche dell'ambiente

Stagione vegetativa

La tabella 3.6 riporta le date di scioglimento della neve nelle due fitocenosi per le tre stagioni considerate. I dati mostrano che l'inizio della stagione vegetativa è anticipato di circa 9 giorni nella comunità dominata dal salice rispetto a quella dominata dal muschio. Infatti, mentre nel saliceto il periodo libero dalla neve inizia mediamente attorno al 3 di luglio, nel politricheto l'inizio è posticipato attorno al 12 dello stesso mese. Questa differenza nella data di scioglimento della neve fra le due fitocenosi è risultata alquanto costante, in particolar modo considerando la variabilità interannuale mostrata nelle singole comunità.

Tabella 3.6

Date di scioglimento della neve in giorni giuliani e durata del periodo libero dalla neve in giorni
(media \pm deviazione standard) negli anni 2008-2010.

	Data di scioglimento della neve				Lunghezza del periodo libero dalla neve			
	2008	2009	2010	Media	2008	2009	2010	Media
Politricheto	189.6 \pm 1.3	197.4 \pm 3.5	193.0 \pm 2.2	193.3 \pm 3.9	68 \pm 1	69 \pm 3	76 \pm 2	71 \pm 4
Saliceto	179.4 \pm 1.6	188.3 \pm 1.3	184.8 \pm 2.5	184.2 \pm 4.5	79 \pm 2	78 \pm 1	84 \pm 3	80 \pm 4
Differenza	10.2	9.1	8.2	9.2 \pm 1.0				

Temperature

Le temperature medie giornaliere del suolo e dell'aria relative al periodo libero dalla neve sono illustrate, per le due comunità, nella figure 3.10. Si può notare che la comunità dominata dal salice è caratterizzata da temperature maggiori rispetto a quella dominata dal muschio. Questa leggera differenza, riscontrabile a livello sia del suolo, che dell'aria, risulta marginalmente significativa solo per le temperature del suolo del mese di agosto. Inoltre, in entrambi gli *habitat*, è possibile osservare una costante maggiore temperatura del suolo rispetto all'aria, ed una tendenza al progressivo declino delle temperature con il prolungarsi della stagione vegetativa.

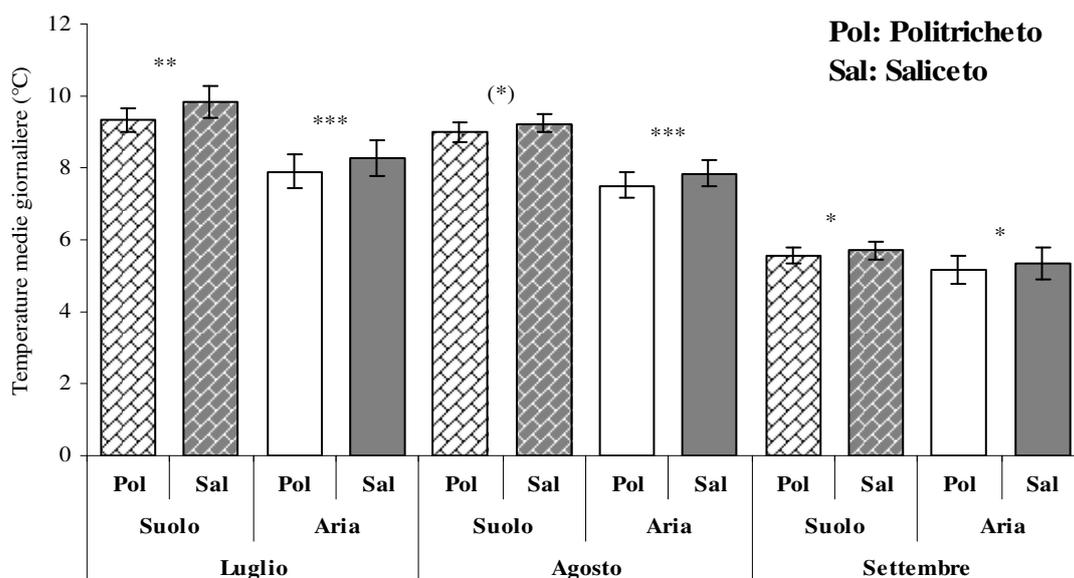


Figura 3.10

Temperature medie giornaliere, in °C, del suolo (-5 cm) e dell'aria (+5 cm) nei mesi di luglio, agosto e settembre nelle stagioni vegetative 2008-2010 delle due comunità (media \pm errore standard). I livelli di significatività si riferiscono al confronto fra le temperature nelle due fitocenosi (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (**): $P < 0.001$).

Suolo

Nella tabella 3.7 sono riportati alcuni fondamentali parametri del suolo delle comunità esaminate. I politricheti, rispetto ai saliceti, sono dotati di un suolo significativamente più profondo ($P = 0.001$) ed acido ($P = 0.028$). I valori superiori di umidità del suolo della comunità dominata dal muschio sono risultati solo marginalmente significativi ($P = 0.054$) rispetto a quelli della comunità dominata dal salice, mentre il contenuto di sostanza organica, mediamente più elevato nei politricheti, non è risultato diverso dal punto di vista statistico fra le due fitocenosi.

Tabella 3.7

Profondità, pH, umidità e contenuto di sostanza organica del suolo nelle due fitocenosi (media \pm deviazione standard).

	Politricheto	Saliceto	Significatività
Profondità (cm)	25.2 \pm 4.7	15.6 \pm 6.7	***
pH	4.6 \pm 0.2	5.0 \pm 0.3	*
Umidità (%)	48 \pm 17	37 \pm 12	(*)
Sostanza organica (%)	22.8 \pm 8.1	16.6 \pm 4.6	NS

NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; (**): $P < 0.01$; (**): $P < 0.001$.

Il contenuto percentuale di carbonio, azoto e fosforo, ed i rapporti fra questi elementi (tabella 3.8) del suolo non sono risultati significativamente differenti nelle due fitocenosi, nonostante il politricheto presenti, rispetto al saliceto, medie maggiori nella concentrazione di tutti gli elementi considerati. Tuttavia, esaminando il contenuto totale degli elementi nel suolo, le differenze appaiono rilevanti. La comunità dominata dal muschio, paragonata a quella con dominanza del salice, presenta infatti una più elevata quantità ($P < 0.001$) di carbonio, azoto e fosforo nel suolo.

Tabella 3.8

Contenuto percentuale e rapporti di carbonio, azoto e fosforo del suolo (media \pm errore standard).

	Politricheto	Saliceto	Significatività
Carbonio	10.0 \pm 1.7	7.9 \pm 1.3	NS
Azoto	0.64 \pm 0.12	0.54 \pm 0.08	NS
Fosforo	0.141 \pm 0.013	0.104 \pm 0.014	NS
Rapporto C:N	15.9 \pm 0.6	14.5 \pm 0.4	NS
Rapporto C:P	71 \pm 9	75 \pm 5	NS
Rapporto N:P	4.45 \pm 0.57	5.14 \pm 0.18	NS

NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

Tabella 3.9

Quantità in g m^{-2} di carbonio, azoto e fosforo del suolo (media \pm deviazione standard).

	Politricheto	Saliceto	Significatività
Carbonio	22696 \pm 4224	5463 \pm 2356	***
Azoto	1447 \pm 269	372 \pm 161	***
Fosforo	320 \pm 60	72 \pm 31	***

NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

3.4 Discussione

3.4.1 Caratteristiche delle specie

Le differenze osservate fra le caratteristiche delle specie possono ragionevolmente essere ricondotte all'appartenenza a differenti tipi funzionali vegetali. Il parametro che mostra la più ampia variabilità fra le specie è il rapporto fra le porzioni epigee e quelle ipogee, caratteristica dipendente strettamente dalla forma di crescita.

La concentrazione di azoto presenta fra le specie una differenza più ridotta. Questa diversità relativamente bassa è probabilmente legata alla necessaria presenza di tale elemento nelle porzioni subaeree. L'azoto è, infatti, un costituente importante delle proteine e quindi ha un ruolo essenziale in tutte le attività enzimatiche (Aerts & Chapin 2000). Un'altra possibile spiegazione è la limitata disponibilità di azoto, che si è dimostrato essere l'elemento limitante in diverse comunità di tundra alpina (Bowman *et al.* 2003, Soudzilovskaia *et al.* 2005). Anche le concentrazioni di fosforo mostrano una correlazione con le tipologie funzionali; ad esempio, i valori relativamente elevati presentati da *Salix* potrebbero essere dovuti alla maggiore estensione del sistema radicale ed alla presenza di simbiosi micorriziche. D'altro canto le scarse differenze mostrate dal muschio e dalla graminoidi nelle concentrazioni e nei rapporti di azoto e fosforo potrebbero derivare più che da una simile attività funzionale da una convergenza prodotta da differenti strategie di utilizzo delle risorse. Le concentrazioni relativamente basse di un nutriente possono, infatti, derivare sia da una lenta crescita di tessuti pluriennali con prevalenza di porzioni non fotosinteticamente attive, come nel muschio, oppure, come nelle graminoidi, da una maggiore efficienza nell'utilizzo fotosintetico dei nutrienti (Bowman *et al.* 1995) e da una maggiore capacità di limitare le perdite di elementi (Aert 1999, Bassin *et al.* 2007).

Il rapporto fra le concentrazioni di azoto e fosforo può indicare quale elemento sia limitante per la produzione di biomassa (Koerselman & Meuleman 1996, Güsewell 2004), con valori bassi ed

alti che indicano rispettivamente una limitazione dal azoto e da fosforo. Prendendo in considerazione i livelli proposti da Aerts & Chapin (2000) tutte le specie esaminate ricadono all'interno dei valori che indicano una limitazione da azoto ($N:P < 14$).

Considerando i valori del rapporto fra azoto e fosforo nella necromassa si può supporre che anche i processi decompositivi siano azoto-limitati, poiché, come è stato proposto da Güsewell & Gessner (2009), il passaggio dalla limitazione da azoto a quella da fosforo avverrebbe per valori del rapporto compresi fra 30 e 50, ben più elevati rispetto a quelli riscontrati nelle specie esaminate. Tuttavia, la decomposizione probabilmente dipende in misura maggiore da altri parametri. Ad esempio, i materiali più recalcitranti a decomporsi presentano alti valori del rapporto fra carbonio ed azoto, un alto LDMC e basse percentuali di azoto (Cornelissen *et al.* 1999, Kazakou *et al.* 2006, Perez Harguindeguy *et al.* 2000). I suddetti valori sono caratteristici del muschio, che presenta significative differenze rispetto alle piante vascolari; quindi è ragionevole attendersi dei tassi decompositivi decisamente più lenti per *Polytrichastrum* rispetto alle altre specie analizzate.

Anche le piante vascolari mostrano, fra loro, differenze sensibili nelle caratteristiche chimiche della necromassa. Ad esempio l'arbusto, rispetto alla dicotiledone erbacea ed alla graminioide, ha concentrazioni significativamente più alte di carbonio, azoto e fosforo. Tuttavia il rapporto fra carbonio ed azoto di *Salix*, che non è differente da quello di *Leucanthemopsis*, risulta significativamente inferiore rispetto a quello di *Poa*, a causa dei bassi valori di azoto nella necromassa della graminioide. I valori del rapporto fra carbonio ed azoto, della concentrazione di azoto e del LDMC di *Salix* sono simili a quelli riportati sulla stessa specie da Baptist *et al.* (2010) per le Alpi francesi.

La SLA, parametro generalmente correlato positivamente con il tasso potenziale di crescita e negativamente con la durata delle foglie (Wright *et al.* 2004, Reich *et al.* 1999), assume valori relativamente bassi nelle piante di elevata altitudine (Körner 1989). Tuttavia le specie di valletta nivale non si allineano a questa osservazione, visto che la SLA tende ad aumentare con la riduzione del periodo libero dalla neve (Kudo *et al.* 1999, Baptist *et al.* 2010), come adattamento alla

persistenza delle specie (Kudo et al. 2001) ed al mantenimento di un bilancio positivo del carbonio (Choler 2005) in ambienti dove il tempo è un fattore limitante. I valori di SLA di *Salix*, inferiori rispetto a quelli di *Veronica* e maggiori rispetto a quelli di *Poa* e di *Polytrichastrum*, sono intermedi rispetto a quelli riportati da Kudo *et al.* (1999) per la Svezia e da Baptist *et al.* (2010) per le Alpi francesi. I relativamente alti e bassi valori di SLA presentati rispettivamente dalla dicotiledone erbacea e dalla graminoide potrebbero riflettere la necessità di un differente tasso di crescita fogliare, legato ad una diversa efficienza nell'utilizzo fotosintetico delle risorse, considerato maggiore nelle specie graminoidi (Bowman *et al.* 1995). Queste due specie erbacee risultano anche differenti riguardo alla LS; tale diversità potrebbe essere ricondotta sia alla maggiore potenzialità di crescita delle foglie delle graminoidi, che si sviluppano da un meristema basale intercalare, sia alle importanti implicazioni di questo parametro sui bilanci energetico ed idrico (Cornelissen *et al.* 2003). Il muschio è l'unica delle specie esaminate dotata di tessuti fotosintetici pluriennali; tale caratteristica è solitamente associata ad alti valori di LDMC (Cornelissen *et al.* 2003), come quelli mostrati da *Polytrichastrum*. Il LDMC è negativamente correlato con il tasso di decomposizione di un tessuto; in base a questo parametro, ma tenendo conto che i processi decompositivi rispondono all'interazione della molteplicità dei parametri chimici della necromassa, è ragionevole attendersi una scala generale di refrattarietà alla decomposizione come la seguente: muschio > arbusto > graminoide > dicotiledone erbacea.

La PEL si può considerare un indice della distruzione della proprietà delle membrane (Cornelissen *et al.* 2003). I valori misurati, dal momento che il metodo prescinde dai processi di acclimatazione, rispecchiano la diversa potenzialità di subire lesioni cellulari da parte delle specie. Mentre le condizioni di basse temperature non hanno prodotto una risposta significativamente differente fra le specie, la simulazione dello stress da alte temperature ha mostrato una sensibilità inferiore della dicotiledone erbacea rispetto agli altri gruppi di piante vascolari. Tuttavia, per la considerazione sopra esposta, non si può affermare con certezza che il dato sperimentale rispecchi fedelmente quello reale di campo, considerando che anche altri parametri, come l'orientazione, la

riflessione o la traspirazione delle foglie, possono influenzare in diverso modo la temperatura fogliare.

3.4.2 Caratteristiche della vegetazione

Le fitocenosi di valletta nivale sono caratterizzate da una bassa ricchezza floristica (Kudo & Ito 1992, Stanton *et al.* 1994, Odland & Munkejord 2008, Schöb *et al.* 2009), poiché solo poche specie riescono a tollerare le condizioni ambientali che si ritrovano nei siti dove la copertura nevosa si protrae per così lungo tempo (Billings & Bliss 1959). Le principali cause che non permettono alle piante di occupare questi *habitat* possono essere correlate alla crescita, come l'impossibilità di mantenere un bilancio positivo del carbonio (Bliss 1971, Bell & Bliss 1979), allo scarso successo riproduttivo (Galen & Stanton 1999, Cooper *et al.* 2011), oppure alle interazioni di natura biotica, come l'esclusione competitiva (Dawson 1990) e i danni causati da funghi patogeni (Sturges 1989).

La ricchezza delle specie vascolari è risultata maggiore nella comunità dominata dal salice, rispetto a quella dominata dal muschio, sia in termini di numero totale di specie, che in numero di specie per metro quadrato. Il saliceto è risultato significativamente più ricco in specie del politricheto in tutte le aree analizzate ad eccezione di quelle con superfici di 100 e 225 cm². Una ipotetica spiegazione potrebbe derivare dall'osservazione che il politricheto raggiunge, in quelle dimensioni spaziali, il suo massimo di eterogeneità micromorfologica, con frequenti piccoli dossi ed avvallamenti. Interpretando la ricchezza come funzione dell'eterogeneità spaziale, quindi della teorica possibilità di avere nello spazio un maggior numero di nicchie occupabili da specie diverse, le dimensioni spaziali per le quali non si è riscontrata una differenza significativa della ricchezza potrebbero testimoniare un certo grado di somiglianza nell'eterogeneità spaziale delle due fitocenosi.

La relazione fra la ricchezza e l'area del saliceto nel presente lavoro risulta leggermente inferiore a quella riportata per la stessa comunità, e per le stesse aree, da Onipchenko & Semenova (1995) nelle Alpi svizzere (rispettivamente $S = 1.7\ln(A) + 13.7$ e $S = 1.9\ln(A) + 16.1$).

Diversamente, la ricchezza al metro quadro del polित्रicheto risulta decisamente maggiore rispetto a quella riportata da Vonlanthen *et al.* (2006) per la stessa comunità, sempre per le Alpi svizzere (in media rispettivamente 9.9 e 5.6 specie al metro quadro).

Le diverse ricchezze in specie vascolari, presentate dalle due fitocenosi analizzate, credibilmente derivano da differenze nelle caratteristiche dei due *habitat*. Nonostante il polित्रicheto, rispetto al saliceto, presenti un suolo più acido e tendenzialmente più umido, oltre ad un microclima meno caldo, le due comunità condividono lo stesso contingente floristico, poiché solo una delle specie trovate esclusivamente nel saliceto (*Cerastium uniflorum*) non è stata rinvenuta in alcun polित्रicheto dell'Alta Valle di Gavia. Risulta pertanto plausibile che il principale fattore limitante per la ricchezza in specie sia la lunghezza della stagione vegetativa, in accordo con quanto riportato da diversi autori (Braun-Blanquet 1932, Gjærevoll 1956, Bliss 1963, Scott & Billings 1964). Un'ulteriore conferma è data dal fatto che i polित्रicheti della stessa valle che presentano un'analogia differenza nella data di scioglimento della neve sono caratterizzati da un simile andamento nella ricchezza delle specie vascolari (Carbognani *et al.*, in stampa).

La differenza nel tipo funzionale dominante si riflette sulla distribuzione delle biomasse; infatti, mentre nel polित्रicheto è prevalente la biomassa epigea, nel saliceto prevale quella ipogea. Tuttavia, è interessante notare che la comunità dominata dal muschio presenta valori assolutamente non trascurabili dei materiali sotterranei, addirittura maggiori rispetto a quelli subaerei della fitocenosi dominata dal salice. Le due comunità non mostrano differenze significative nella produttività epigea giornaliera, che si attesta al limite superiore dei valori indicati da Björk & Molau (2007) per le vallette nivali alpine. Nonostante il saliceto abbia, in media, un tasso di produzione giornaliera leggermente superiore al polित्रicheto, questa differenza praticamente si annulla considerando la produzione su base annua, poiché il muschio continua ad essere produttivo fino alla fine della stagione, mentre il salice, essendo deciduo, ha un periodo di attività fotosintetica che si interrompe prima della fine del periodo libero dalla neve. Le due comunità hanno mostrato valori

molto simili anche di biomassa totale, che ipoteticamente potrebbe rappresentare una convergenza nel limite di sviluppo di differenti tipi di vegetazione sottoposti ad analoghe condizioni ambientali. A livello di biomassa totale il saliceto, rispetto al politricheto, ha concentrazioni più elevate di carbonio e di fosforo, mentre le concentrazioni di azoto non sono risultate differenti. Il maggiore contenuto di carbonio potrebbe essere imputabile alla cospicua presenza di lignina nella biomassa della comunità con dominanza del salice, mentre il contenuto più elevato di fosforo, nella stessa comunità, potrebbe dipendere dal maggior sviluppo del sistema radicale e dalla presenza di simbiosi micorriziche. L'assenza di differenze nella concentrazione di azoto della biomassa totale deriva essenzialmente dal rapporto fra le biomasse epigee, in entrambe le comunità più ricche di azoto rispetto a quelle ipogee; infatti, sebbene le biomasse subaeree del politricheto presentino un contenuto di azoto inferiore rispetto a quelle del saliceto, il loro contributo alla biomassa totale è nettamente superiore rispetto a quello che si osserva nella comunità dominata dal salice. Interessante è anche il fatto che i materiali sotterranei delle due fitocenosi presentino concentrazioni percentuali di azoto praticamente identiche; questi valori, nella comunità con dominanza di *Salix*, potrebbero derivare dall'assorbimento radicale del nutriente, mentre in quella dominata da *Polytrichastrum* potrebbero essere correlati con l'attività di traslocazione e stoccaggio di composti organici, caratteristica riportata in letteratura per la famiglia delle *Polytrichaceae* (Callaghan *et al.* 1978, Thomas *et al.* 1988). Le due comunità non differiscono significativamente neppure nella concentrazione degli elementi nella produzione epigea, nonostante siano stati trovati valori mediamente più elevati di carbonio ed azoto nel saliceto, e di fosforo nel politricheto.

La biomassa epigea del politricheto ha mostrato, raffrontata a quella del saliceto, valori sensibilmente maggiori sia del rapporto fra carbonio e azoto, sia di quello fra carbonio e fosforo. Questi parametri potrebbero testimoniare una maggiore efficienza nell'utilizzo dell'azoto e del fosforo, come una diversità nell'utilizzo del carbonio in composti e tessuti con funzioni di trasporto e di sostegno. Il rapporto fra carbonio ed azoto è considerato un indice della refrattarietà di un tessuto alla decomposizione; in entrambe le fitocenosi i materiali subaerei sono risultati meno

refrattari di quelli sotterranei, mostrando un andamento del suddetto rapporto come segue: biomassa ipogea > biomassa epigea > produzione epigea. Considerando il rapporto fra azoto e fosforo della produzione epigea, entrambe le fitocenosi, e in maniera leggermente più marcata il polित्रicheto, sembrerebbero limitate dall'azoto piuttosto che dal fosforo. Tuttavia, a livello della biomassa totale la relazione fra le due comunità si inverte, poiché, mentre nel saliceto il rapporto fra azoto e fosforo scende leggermente, nel polित्रicheto il rapporto s'innalza in maniera marcata. Questa differenza deriva dalla più ampia variabilità nelle concentrazioni dei nutrienti fra la produzione e le biomasse del polित्रicheto, variabilità non riscontrata nel saliceto, che mantiene pressoché costante la concentrazione relativa di azoto e fosforo nelle diverse biomasse.

La produzione epigea del saliceto, rispetto a quella del polित्रicheto, contiene una maggiore quantità assoluta sia di carbonio, che di azoto e fosforo. Tale quantità, che rappresenta la quota di elementi annualmente organicati dalle piante, è funzione sia delle concentrazioni elementari che della quantità di biomassa. Tuttavia, considerando la biomassa totale, le due fitocenosi non mostrano differenze significative nelle quantità complessive di carbonio ed azoto, mentre il fosforo risulta essere presente in misura maggiore nella comunità dominata dal salice.

3.4.3 Caratteristiche dell'ambiente

Nonostante il breve periodo di osservazione, è tuttavia apprezzabile una certa costanza nella data di scioglimento della neve fra le due fitocenosi. Infatti, sebbene la variazione interannuale sia ampia, nei polित्रicheti l'inizio del periodo libero dalla neve è posticipato di circa 9 giorni rispetto a quello che si riscontra nei saliceti. Questa osservazione è in linea con la costanza spaziale dello scioglimento del manto nevoso osservato in ambienti alpini (Billings & Bliss 1959, Wijk 1986, Kudo & Ito 1992, Stanton *et al.* 1994, Shimono & Kudo 2003, Molau *et al.* 2005), a dispetto della notevole variabilità annua. Dal momento che questa variabilità stagionale è piuttosto simile alla differenza fra le due fitocenosi, ne consegue che lo scioglimento del manto nevoso possa avvenire alla stessa data, ma in anni differenti, nei due habitat considerati. In altri termini, le piante presenti

nel saliceto sperimentano, negli anni con tardivo scioglimento della neve, lo stesso inizio della stagione vegetativa che le piante dei politricheti affrontano negli anni con precoce inizio del periodo libero dalla neve.

La comunità dominata dal muschio, rispetto a quella dominata dal salice, presenta delle temperature medie inferiori sia del suolo, che dell'aria. Questa leggera differenza probabilmente deriva dal maggior ombreggiamento esercitato sul suolo stesso da parte del denso e continuo tappeto muscinale, dall'inferiore conduttanza termica che caratterizza le briofite (Turetsky 2003), ed in qualche misura anche dalla maggiore inerzia termica del suolo del politricheto, che in media contiene più acqua.

Il suolo della comunità dominata da *Polytrichastrum* è risultato significativamente più profondo ed acido se paragonato a quello della comunità con dominanza di *Salix*. Inoltre, nonostante l'assenza di significatività delle differenze fra le due comunità, il politricheto ha in media un contenuto percentuale maggiore di acqua, sostanza organica, carbonio, azoto e fosforo. Tutte queste differenze possono essere ragionevolmente ricondotte al maggior accumulo di materiale parzialmente decomposto nei suoli della fitocenosi dominata dal muschio. I valori di pH mostrati dal politricheto sono leggermente superiori a quelli riportati da Hiller *et al.* (2005) per la stessa comunità, ma con un differente metodo, per le Alpi svizzere; diversamente il contenuto di sostanza organica ed il rapporto fra carbonio ed azoto appaiono comparabili a quelli riferiti nello stesso lavoro. I valori di pH ed il rapporto fra carbonio ed azoto del saliceto sono simili a quelli riportati per la stessa comunità da Tomaselli (1991) per l'Appennino settentrionale e da Choler (2005) per le Alpi francesi; diversamente il contenuto di sostanza organica è risultato maggiore di quelli riferiti nei suddetti lavori.

Considerando la quantità totale di carbonio, azoto e fosforo del suolo, che sono funzione sia della concentrazione percentuale degli elementi, che del peso del suolo, la fitocenosi dominata da *Polytrichastrum* mostra valori nettamente superiori di tutti gli elementi rispetto alla fitocenosi dominata da *Salix*. Questa grande diversità deriva dal fatto che, nel determinare la quantità assoluta

degli elementi, si sommano gli effetti delle diversità nella profondità, nel contenuto di sostanza organica e nelle concentrazioni elementari, parametri in media costantemente superiori nel politricheto.

3.5 Conclusioni

Le specie esaminate confermano che anche in questi tipi di *habitat* le differenze fra diversi tipi funzionali vegetali nel rapporto fra porzioni epigee ed ipogee, nelle caratteristiche chimiche della fitomassa e della necromassa e nei fondamentali caratteri fogliari esaminati. Alcuni parametri hanno mostrato una convergenza fra differenti tipi funzionali; questo analogo risultato di alcune caratteristiche è ipotizzabile che derivi dall'effetto di differenti soluzioni adottate per risolvere gli stessi problemi ecologici.

Negli ambienti alpini, la durata del periodo libero dalla neve è riconosciuta essere il principale fattore limitante per la ricchezza in specie; i dati raccolti testimoniano che il numero di piante vascolari, nelle comunità di valletta nivale, è fortemente legato anche a limitate differenze nella lunghezza della stagione di crescita.

La dominanza di diverse forme di crescita determina rilevanti differenze a livello di vegetazione nella distribuzione delle biomasse rispetto al livello del suolo. Tuttavia, considerando la biomassa totale, le due fitocenosi mostrano valori sorprendentemente simili, come se raggiungessero un limite imposto dalle condizioni ambientali sullo sviluppo della vegetazione. Il politricheto, fitocenosi dominata da una specie crittogama, presenta valori non trascurabili di materiali vegetali sotterranei, maggiori rispetto a quelli subaerei rilevati nel saliceto.

Le concentrazioni degli elementi considerati hanno mostrato delle variazioni significative sia fra le due fitocenosi, sia fra le varie biomasse di entrambe le comunità. Tuttavia, a livello della biomassa totale, la comunità dominata da *Polytrichastrum* e quella dominata da *Salix* hanno valori molto simili nelle quantità complessive di carbonio ed azoto, mentre differiscono nella quantità totale di fosforo.

Le differenze riscontrate sulle temperature e sulle caratteristiche del suolo portano a concludere che la forma di crescita vegetale dominante determina effetti rilevabili sia sul microclima, che sulla quantità complessiva di elementi stoccati a livello di ecosistema.

4 Parte seconda: Effetti del riscaldamento climatico in due fitocenosi di valletta nivale

4.1 Introduzione

Uno degli obiettivi di maggiore interesse degli odierni studi ecologici è comprendere le conseguenze sulla biosfera derivanti dall'esistenza di un pianeta più caldo. Attualmente, infatti, la biosfera è sottoposta ad una fase di riscaldamento climatico legato alle emissioni antropiche di gas ad effetto serra (Crowley 2000, Hansen *et al.* 1999, Mann *et al.* 1998). Uno dei principali gas ad effetto serra è la CO₂, la cui concentrazione atmosferica è passata, a causa di attività umane, quali l'utilizzo di combustibili fossili e la deforestazione, dai livelli preindustriali di ~280 ppm a quelli odierni di ~380 ppm (IPCC 2007a).

I recenti modelli climatici prevedono, sulla base di differenti possibili scenari, un aumento della temperatura globale della superficie del pianeta di 1.1-6.4 K per il 2100 (IPCC 2007a). Inoltre è previsto che i cambiamenti climatici avranno un impatto maggiore nelle aree artiche ed alpine (Björk & Molau 2007) e quindi che gli effetti saranno misurabili prima in queste aree (Shaver *et al.* 1992).

Gli ecosistemi terrestri hanno un ruolo importante nel bilancio globale del carbonio atmosferico, e le possibili modificazioni prodotte dai cambiamenti climatici sull'assorbimento e l'emissione di CO₂ possono influenzare retroattivamente il clima del nostro pianeta (Grace 2004, Meir *et al.* 2006).

Le piante hanno un ruolo fondamentale nel ciclo del carbonio, poiché negli ecosistemi le specie vegetali influenzano l'assorbimento e l'emissione di carbonio, rispettivamente attraverso la produzione di biomassa e la decomposizione della necromassa.

Il "bilancio metabolico" degli ecosistemi, che determina se questi funzionano da sorgente o da collettore per la CO₂ atmosferica, deriva dal rapporto fra il tasso di fissazione e quello di

rimineralizzazione del carbonio, dovuti rispettivamente alla fotosintesi ed alla respirazione. Sono questi processi, quindi, a determinare gli scambi di carbonio fra gli ecosistemi e l'atmosfera.

Temperature più elevate possono avere un effetto diretto sui flussi di CO₂. Questo perchè la temperatura influenza sia l'assorbimento fotosintetico di carbonio, attraverso modificazioni del rapporto fra anidride carbonica ed ossigeno disciolti in soluzione, della specificità della Rubisco, dei tassi di carbossilazione e ossigenazione (Brooks & Farquhar 1985, Long 1991), che l'emissione respiratoria dello stesso elemento ad opera delle piante (Atkin *et al.* 2000) e del suolo (Luo & Zhou 2006).

Tuttavia, gli effetti indiretti del riscaldamento globale sugli ecosistemi terrestri saranno probabilmente più importanti degli effetti diretti (Shaver *et al.* 2000, Luo 2007). Il riscaldamento climatico, infatti, può influenzare i processi ecosistemici prolungando la lunghezza del periodo vegetativo (Harte & Shaw 1995, Lucht *et al.* 2001, Norby *et al.* 2003, Wan *et al.* 2005), velocizzando la decomposizione microbica di materiale organico (Grogan & Chapin 2000), incrementando la mineralizzazione (Chapin *et al.* 1995, Johnson *et al.* 2000, Shaver *et al.* 1998) e la disponibilità di azoto nel suolo (Melillo *et al.* 2002, Rustad *et al.* 2001), modificando la comunità microbica (Zhang *et al.* 2005), riducendo il contenuto idrico del suolo (Harte *et al.* 1995, Wan *et al.* 2002), alterando la fenologia (Dunne *et al.* 2003, Parmesan 2006, Sherry *et al.* 2007) e stimolando la crescita (Wan *et al.* 2005) e l'assorbimento di azoto (Ineson *et al.* 1998, Jarvis & Linder 2000, Welker *et al.* 2004) delle piante, e determinando cambiamenti nella composizione in specie e nella struttura delle comunità vegetali (Harte & Shaw 1995, Saleska *et al.* 2002, Shaver *et al.* 2000, Weltzin *et al.* 2003).

Occorre inoltre considerare che i vari processi possono presentare modificazioni in differenti scale temporali; ad esempio, gli effetti del riscaldamento sulle quantità di nutrienti e sulla composizione in specie avvengono in un arco temporale dell'ordine di 1-100 anni (Shaver *et al.* 2000), mentre l'accumulo di sostanza organica nel suolo si realizza in tempi ben più lunghi e, all'opposto, l'acclimatazione del metabolismo fogliare avviene in tempi molto più brevi.

Da queste considerazioni risulta evidente la complessità delle interazioni fra i diversi processi e l'incertezza sugli effetti che si potranno produrre a livello delle funzioni ecosistemiche.

Gli obiettivi di questa sezione sono quelli di valutare le risposte a breve termine di due fitocenosi alpine di valletta nivale ad una simulazione di riscaldamento climatico. In particolare si vuole rispondere alle seguenti domande: che effetti produrranno le aumentate temperature (1) sulla ricchezza in specie vascolari, (2) sulla copertura delle specie dominanti e di quelle subordinate, (3) sulla fenologia delle specie vascolari, (4) sulla produzione e sulla decomposizione, e (5) sui flussi di CO₂ degli ecosistemi?

4.2 Materiali e metodi

4.2.1 Riscaldamento e temperature

L'ITEX (International Tundra Experiment) consiste in una serie di siti circumpolari ed alpini che utilizzano le OTCs (passive Open Top field Chambers) come strumento comune per simulare il riscaldamento climatico, poiché tale sistema è considerato il più idoneo per la maggior parte degli ambienti della tundra (Marion *et al.* 1997).

In questa ricerca il riscaldamento è stato determinato utilizzando delle OTCs tetragonali di polimetilmetacrilato (PMMA, Acridite® Acrisun), in 5 repliche per fitocenosi, collocate immediatamente dopo lo scioglimento della neve e recuperate alla fine della stagione vegetativa. Le camere sono state costruite modificando il protocollo ITEX; le dimensioni, simili a quelle descritte in altri studi (*e.g.* Sandvik *et al.* 2004) sono: larghezza basale ~90 cm, larghezza sommitale 50 cm, altezza ~30 cm, spessore delle pareti 3 mm, inclinazione delle pareti 60°; le pareti sono state fissate agli spigoli tramite cerniere metalliche disposte in modo da poter richiudere la camera “a fisarmonica” avendo un solo spigolo non fissato.

Le temperature del suolo (-5 cm) e dell'aria (+5 cm) sono state misurate con un numero di data-logger (HOBO e Tecnosoft) variabile fra un minimo di 2 ed un massimo di 6 per ciascun trattamento (controllo e riscaldato) di entrambe le fitocenosi (politricheto e saliceto) negli anni 2008, 2009 e 2010. I sensori, collocati all'inizio del periodo libero dalla neve e recuperati alla fine della stagione vegetativa, sono stati regolati per 1.5 acquisizioni l'ora. I dati di temperatura sono stati espressi come temperature medie giornaliere. L'effetto del riscaldamento sperimentale, mediato fra le due comunità è stato quindi valutato con una ANOVA univariata con il test post-hoc T-2, mentre la differenza di riscaldamento prodotta nelle due fitocenosi è stata analizzata con il test a coppie di Wilcoxon. Le precedenti e tutte le successive analisi statistiche sono state effettuate tramite il programma SPSS Statistics 17.

4.2.2 Ricchezza specifica

La ricchezza in piante vascolari (con l'esclusione di *Salix herbacea* nei saliceti) è stata valutata contando in ogni parcella sperimentale (in totale 20, divise fra 2 fitocenosi e 2 trattamenti) il numero di specie presenti in sotto-parcelle di 4 dm² all'apice vegetativo stagionale del periodo 2008-2010. I dati sono stati analizzati con il test U di Mann-Whitney per valutare le differenze fra le coppie di trattamenti e degli anni.

4.2.3 Fenologia

Le osservazioni fenologiche hanno riguardato la crescita di *Salix herbacea*, e la riproduzione di *Cardamine alpina*, *Veronica alpina* e *Leucanthemopsis alpina*. I rilievi fenologici, effettuati in media ogni 7.8 giorni, sono consistiti per il salice nel conteggio del numero di tessuti fotosinteticamente attivi (verdi) rispetto ad una griglia di punti di posizione fissa (point intercept system, descritto nei metodi per la copertura), mentre per le altre specie sono state osservate le presenze di 5 fenofasi (gemme visibili, antesi, frutti immaturi, frutti maturi, frutti deiscenti). La fenologia di *Salix* è stata studiata in 5 parcelle di controllo ed altrettante riscaldate, mentre quella di *Cardamine*, *Veronica* e *Leucanthemopsis* è stata valutata sia nel saliceto che nel polित्रicheto, con un numero di moduli (cioè di sottounità pluricellulari ripetute, o rosette) censiti variabile fra un minimo di 21 ed un massimo di 76 per ciascuna specie nelle parcelle di controllo come in quelle riscaldate di entrambe le comunità. Nei suddetti moduli non sono inclusi quelli morti nel corso della stagione, che sono stati quindi esclusi dalle analisi fenologiche e utilizzati per quantificare la percentuale di sopravvivenza. Inoltre, per tutti i moduli non morti di *Cardamine* e *Veronica*, è stato effettuato il conteggio dei frutti. I dati relativi alla copertura di *Salix* sono stati quindi espressi in termini di giorni dallo scioglimento della neve e correlati con la copertura percentuale rispetto al massimo stagionale tramite una funzione polinomiale di secondo ordine. Anche i dati relativi alle fenofasi di *Cardamine*, *Veronica* e *Leucanthemopsis* sono stati espressi in termini di giorni dallo scioglimento dalla neve e quindi analizzati per verificare eventuali differenze fra le specie, le

comunità e gli effetti del riscaldamento. Le differenze fenologiche fra le specie, fra le parcelle di controllo e quelle riscaldate, e fra le fitocenosi, sono state quindi valutate con il test H di Kruskal-Wallis per l'analisi dei gruppi ed il test U di Mann-Whitney per le coppie di trattamenti.

4.2.4 Copertura

La copertura delle specie dominanti e delle altre piante vascolari è stata determinata utilizzando il PIS (*Point Intercept System*) (Jonasson 1983, Jonasson 1988), metodo non distruttivo basato sul conteggio del numero di contatti della vegetazione con una serie di asticelle metalliche disposte lungo le maglie di un telaio rimovibile, ma ricollocabile nella stessa posizione. Il telaio utilizzato, di 576 cm² di superficie, ha maglie metalliche quadrate separate di 3 cm; il numero di asticelle metalliche posizionate è stato di 36 per ciascuna parcella sperimentale. I dati sono stati analizzati con il test U di Mann-Whitney per valutare le differenze fra le coppie di trattamenti e degli anni.

4.2.5 Produzione

La produzione epigea delle due comunità, derivante dalla sommatoria delle produzioni delle specie dominanti e di quelle subalterne ed espressa in grammi di peso secco per metro quadrato, è stata quantificata sulla base dei dati ottenuti con il PIS e tarati con un campionamento distruttivo della biomassa. I dati di biomassa derivano da un campionamento esterno alle parcelle sperimentali, effettuato all'apice produttivo stagionale, di 5 parcelle di vegetazione di dimensioni crescenti da ~50 a ~500 cm² per ciascuna fitocenosi. Nel calcolo della produzione le specie subalterne sono state raggruppate (1) dopo aver valutato la trascurabilità della differenza fra i dati prodotti dalla sommatoria delle singole specie rispetto a quelli basati sul loro insieme, e (2) per comprendere anche la pur scarsa produzione di alcune specie presenti nelle parcelle sperimentali, ma assenti nel campionamento della biomassa. I dati di produzione sono stati inoltre utilizzati per esprimere il rapporto fra la produzione della specie dominante e quella delle specie subordinate. I dati sono stati

analizzati con il test U di Mann-Whitney per valutare le differenze fra le coppie di trattamenti e degli anni.

4.2.6 Decomposizione

La decomposizione è stata determinata mediante il metodo delle *litterbags*, ossia di piccoli sacchetti di necromassa lasciati decomporre per un anno nelle parcelle controllo ed in quelle riscaldate. Sono state analizzate 4 diverse specie appartenenti ad altrettanti tipi funzionali: il muschio *Polytrichastrum sexangulare*, l'arbusto *Salix herbacea*, la dicotiledone erbacea *Leucanthemopsis alpina* e la graminoide *Poa alpina*. Il materiale vegetale studiato consiste nella necromassa fogliare per le specie vascolari e nella necromassa epigea per il muschio (ossia nei moduli senza tessuti verdi ma strutturalmente integri, considerati come analoghi fogliari). Il campionamento della necromassa è stato effettuato verso la fine della stagione vegetativa (primi giorni di settembre); il materiale, dopo essere stato seccato all'aria in laboratorio, è stato racchiuso in sacchetti di tulle bianco di plastica con maglia di 1 mm e quindi riportato nelle parcelle sperimentali dove è stato posizionato a contatto con la superficie del suolo. Ciascun sacchetto è stato riempito con ~1 g di necromassa fresca, ed un sottocampione della necromassa raccolta è stato successivamente utilizzato per determinare il rapporto fra peso secco all'aria ed in stufa (60-65 °C per 60 h) in 5 repliche per ciascuna specie. Gli stessi campioni sono stati quindi analizzati per determinare il contenuto in carbonio ed azoto con gli stessi metodi descritti in precedenza (vedere prima parte). I sacchetti di necromassa, in 5 repliche per ciascuna specie, trattamento e fitocenosi, sono stati recuperati dopo un anno. I campioni di necromassa sono stati quindi puliti da eventuali materiali insinuatisi all'interno dei sacchetti (piante, invertebrati), seccati per la determinazione del peso, ed analizzati per le concentrazioni di carbonio ed azoto. I dati raccolti sono stati quindi espressi come perdita in peso percentuale rispetto al valore di partenza, come concentrazione elementare percentuale, e come rilascio elementare percentuale rispetto al valore di partenza. Le significatività statistiche sono state valutate con un'analisi fattoriale per verificare l'effetto della

temperatura, dell'habitat e delle specie sulla perdita percentuale di peso, con il test U di Mann-Whitney per gli altri parametri considerati.

4.2.7 Flussi di CO₂

Gli scambi di CO₂ fra ecosistema ed atmosfera sono stati misurati tramite un analizzatore portatile (EGM-4, PP-Systems), con riequilibrio automatico con la concentrazione atmosferica ad ogni misura e taratura per temperatura e pressione atmosferica ad ogni acquisizione. I flussi sono stati determinati tramite incubazioni (da 33'' a 60'' in funzione della linearità del processo, con acquisizioni ogni 4.8'') in camera cubica di 8000 cm³ di volume e 400 cm² di superficie alla luce ed al buio, effettuate in momenti diversi lungo l'arco della stagione vegetativa e della giornata. Le misure sono state utilizzate per la quantificazione diretta della NEE (*Net Ecosystem CO₂ Exchange*, o Produzione Netta della Comunità), che rappresenta il bilancio fra l'assimilazione fotosintetica e l'emissione respiratoria di CO₂, e della ER (*Ecosystem Respiration*, o Respirazione Totale della Comunità), che deriva dalla somma fra la respirazione degli organismi autotrofi e di quelli eterotrofi, e per il calcolo della GEP (*Gross Ecosystem Productivity*, o Produzione Lorda della Comunità), che rappresenta l'assimilazione fotosintetica di CO₂. La NEE e la ER sono state calcolate mediante un minimo ed un massimo rispettivamente di 80 e 143 repliche per ciascuna fitocenosi e trattamento. I dati sono stati espressi con i segni convenzionali della micro-meteorologia, quindi i flussi negativi rappresentano un assorbimento di CO₂ da parte dell'ecosistema (l'assimilazione fotosintetica prevale sull'emissione respiratoria), mentre quelli positivi indicano un rilascio dello stesso gas verso l'atmosfera (l'emissione respiratoria prevale sull'assimilazione fotosintetica). In presenza di luce ($W\ m^{-2} > 0.6$) la $NEE = ER - GEP$, mentre in assenza di luce $NEE = ER$. Le misure degli scambi gassosi sono state accoppiate a misure delle temperature dell'aria e del suolo; questi dati sono stati quindi analizzati con il coefficiente di correlazione ρ di Spearman. Le temperature sono quindi state utilizzate per ottenere il bilancio stagionale dei flussi di CO₂; questo attraverso le stime della GEP e della ER in funzione delle

temperature, considerando separatamente i dati di luglio, agosto e settembre, tramite l'equazione paraboloidale $Z = z_0 + (ax) + (by) + (cx^2) + (dy^2)$, dove Z si riferisce alla GEP o alla ER, x ed y alle temperature che hanno mostrato una maggiore correlazione col parametro considerato, ed a, b, c e d sono coefficienti di regressione. Le significatività statistiche fra le comunità ed i trattamenti delle medie di NEE, GEP ed ER sono state valutate attraverso una ANOVA univariata con il test post hoc T-2.

4.3 Risultati

4.3.1 Riscaldamento

Nella tabella 4.1 sono riportate le temperature medie del periodo libero dalla neve negli anni 2008-2010 relative alle parcelle di controllo ed a quelle riscaldate. Le camere hanno prodotto un aumento significativo delle temperature sia del suolo, che dell'aria in tutte e tre le stagioni analizzate. L'aumento delle temperature indotto sperimentalmente rientra nelle stime dell'incremento termico previsto dai modelli climatici, ed è dell'ordine di grandezza della variabilità interannuale. Ad esempio, considerando le stagioni 2009 e 2010, rispettivamente la più calda e la più fredda, le temperature sia del suolo, che dell'aria del 2010 misurate nelle parcelle riscaldate, pur differendo dai rispettivi controlli dello stesso anno, non risultano significativamente differenti da quelle presentate dalle parcelle di controllo nella precedente, e mediamente più calda, stagione 2009.

Tabella 4.1

Temperature medie giornaliere in °C del suolo e dell'aria nel periodo libero dalla neve degli anni 2008-2010 nelle parcelle controllo ed in quelle riscaldate (media \pm errore standard).

	Suolo ($P = 0.001$)	Aria ($P < 0.001$)
2008 Controllo	8.7 \pm 0.2 AE	7.8 \pm 0.3 AC
2008 Riscaldato	10.4 \pm 0.2 B	9.9 \pm 0.3 B
2009 Controllo	9.7 \pm 0.3 BC	8.9 \pm 0.4 A
2009 Riscaldato	11.6 \pm 0.3 D	10.6 \pm 0.3 B
2010 Controllo	8.0 \pm 0.3 E	7.1 \pm 0.5 C
2010 Riscaldato	9.3 \pm 0.3 AB	9.2 \pm 0.5 AB

Lettere uguali indicano differenze non significative.

Come illustrato nella figura 4.1, il riscaldamento ha prodotto significative differenze lungo tutto il periodo libero dalla neve. Tuttavia, l'aumento prodotto sulla temperatura del suolo risulta più costante rispetto a quello determinato sulle temperature dell'aria, che mostra una progressiva

riduzione col procedere della stagione (in media rispettivamente +2.3, +1.9 e +1.4 K per luglio, agosto e settembre).

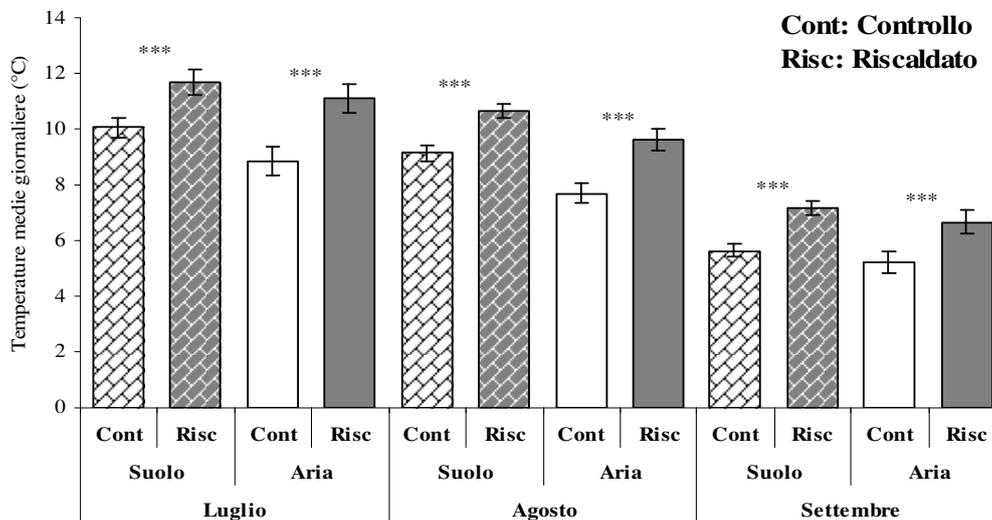


Figura 4.1

Temperature medie giornaliere in °C del periodo libero dalla neve nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate.

NS: non significativo; (*) : P < 0.1; * : P < 0.05; ** : P < 0.01; *** : P < 0.001.

Confrontando il riscaldamento prodotto nelle due fitocenosi (tabella 4.2) si possono rilevare differenze significative. Nonostante l'ordine di grandezza del diverso incremento termico registrato nelle due comunità sia molto basso, la stessa simulazione di riscaldamento non ha prodotto un identico risultato delle due fitocenosi. Le temperature dell'aria sono infatti aumentate in misura maggiore nel politricheto rispetto al saliceto sia nel mese di luglio che in quelli di agosto e settembre. Diversamente, l'incremento prodotto sulle temperature del suolo ha mostrato un andamento diverso: maggiore nel politricheto in luglio, maggiore nel saliceto in settembre, e solo marginalmente differente in agosto.

Tabella 4.2

Riscaldamento in K delle temperature medie giornaliere del suolo e dell'aria di luglio, agosto e settembre nelle due fitocenosi (media \pm errore standard).

	Suolo (-5 cm)			Aria (+5 cm)		
	Politricheto	Saliceto	Significatività	Politricheto	Saliceto	Significatività
Luglio	1.92 \pm 0.08	1.62 \pm 0.15	**	2.63 \pm 0.15	1.98 \pm 0.13	***
Agosto	1.55 \pm 0.06	1.47 \pm 0.21	(*)	2.28 \pm 0.11	1.56 \pm 0.08	***
Settembre	1.48 \pm 0.11	1.62 \pm 0.11	**	1.69 \pm 0.18	1.17 \pm 0.12	***

NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; **: $P < 0.05$; ***: $P < 0.01$; ****: $P < 0.001$.

4.3.2 Ricchezza specifica

La tabella 4.3 riporta i dati di ricchezza specifica in piante vascolari, con l'esclusione di *Salix herbacea* nei saliceti, in sottoparcelle di 4 dm² nelle stagioni 2008-2010. Mentre nei primi due anni di riscaldamento sperimentale non si osservano differenze significative, nell'ultima stagione le parcelle della comunità dominata dal salice mostrano dei valori più elevati nel numero delle specie vascolari, sia rispetto alle parcelle di controllo della stessa comunità ($P = 0.033$), che rispetto a quelle di controllo ($P = 0.033$) e riscaldate ($P = 0.018$) del politricheto. Nelle stagioni vegetative considerate le parcelle di controllo di entrambe le fitocenosi hanno mostrato un bilancio nullo fra gli ingressi e le uscite di specie, mentre le parcelle riscaldate sono state caratterizzate solamente da un aumento del numero di specie, in 1/5 delle parcelle della comunità dominata dal muschio, ed in tutte le parcelle della comunità dominata dal salice.

Tabella 4.3

Ricchezza in numero di specie vascolari in 4 dm² nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate nelle stagioni 2008-2010 (media \pm deviazione standard).

	2008	2009	2010
Politricheto Controllo	5.2 \pm 1.8 A	5.2 \pm 1.8 A	5.2 \pm 2.0 A
Politricheto Riscaldato	5.4 \pm 1.1 A	5.6 \pm 0.9 A	5.6 \pm 0.9 A
Saliceto Controllo	5.6 \pm 1.3 A	5.6 \pm 1.3 A	5.6 \pm 1.5 A
Saliceto Riscaldato	6.0 \pm 1.0 A	7.0 \pm 1.4 A	8.0 \pm 1.4 B

Lettere uguali indicano differenze non significative.

4.3.3 Fenologia

Nella tabella 4.4 è riportato l'andamento stagionale della copertura fogliare di *Salix herbacea*. Il numero dei contatti totali dei tessuti fotosinteticamente attivi è risultato sempre maggiore nelle parcelle riscaldate rispetto a quelle di controllo, tuttavia questa differenza risulta significativa ($P < 0.05$) solo nella parte finale della stagione vegetativa del salice. Il massimo della copertura è stato rilevato, sia nelle parcelle di controllo che in quelle riscaldate, il 22 di agosto; dopo tale data si osserva un declino progressivo della copertura. Esprimendo i dati in percentuale rispetto al suddetto massimo stagionale si può notare come la diminuzione dei tessuti fotosintetici sia più marcata nel saliceto di controllo rispetto a quello riscaldato.

Tabella 4.4

Contatti totali e percentuali dei tessuti fogliari verdi di *Salix herbacea* nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate (media \pm deviazione standard).

Data	Giorno	Contatti totali			Contatti percentuali		
		Controllo	Riscaldato	Significatività	Controllo	Riscaldato	Significatività
06-lug	187	1 \pm 1	2 \pm 2	NS	2 \pm 2	3 \pm 4	NS
11-lug	192	13 \pm 5	18 \pm 17	NS	32 \pm 17	34 \pm 27	NS
16-lug	197	22 \pm 7	27 \pm 15	NS	52 \pm 14	53 \pm 23	NS
25-lug	206	31 \pm 11	37 \pm 11	NS	72 \pm 8	74 \pm 12	NS
04-ago	216	33 \pm 11	40 \pm 11	NS	76 \pm 6	79 \pm 11	NS
10-ago	222	37 \pm 14	44 \pm 11	NS	85 \pm 13	88 \pm 10	NS
22-ago	234	43 \pm 12	49 \pm 6	NS	99 \pm 3	99 \pm 2	NS
28-ago	240	22 \pm 9	39 \pm 9	*	51 \pm 13	80 \pm 14	*
01-set	244	20 \pm 8	35 \pm 9	*	46 \pm 14	72 \pm 17	*
12-set	255	6 \pm 7	19 \pm 10	*	14 \pm 18	40 \pm 23	*
21-set	264	0 \pm 1	5 \pm 4	*	1 \pm 2	10 \pm 9	*

NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

La figura 4.2 illustra la relazione fra i contatti di *Salix* ed il tempo, espresso in giorni dallo scioglimento della neve. Come si può notare dalle curve di regressione, le parcelle di controllo e quelle riscaldate non mostrano sensibili differenze nella parte iniziale della stagione, ma differiscono profondamente in quella terminale. Le curve di regressione (figura 4.2) evidenziano un incremento sia nell'ampiezza, che nell'altezza dell'attività fotosintetica nelle parcelle riscaldate, ossia la copertura è mantenuta per più tempo e con valori relativamente maggiori.

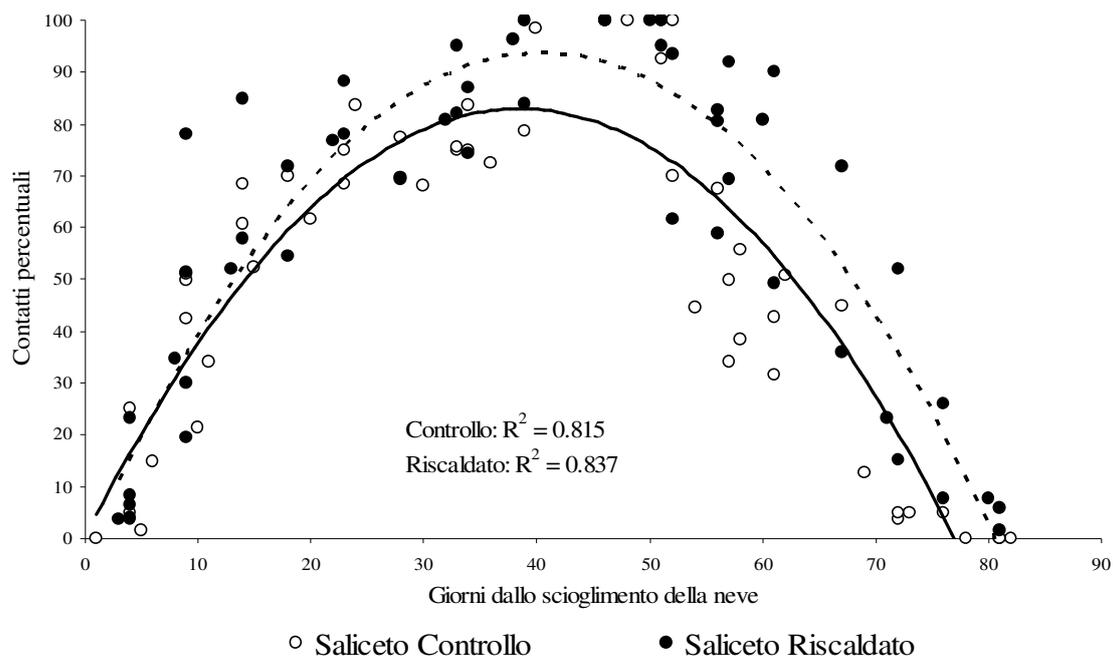


Figura 4.2

Relazione fra i giorni dallo scioglimento della neve ed i contatti delle porzioni fotosintetiche di *Salix herbacea* nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate di saliceto.

La fenologia della riproduzione in funzione del tempo dallo scioglimento della neve di *Cardamine alpina* (CA), *Veronica alpina* (VA) e *Leucanthemopsis alpina* (LA) è illustrata nelle figure 4.3, 4.4, 4.5, 4.6, 4.7; queste figure rappresentano rispettivamente il tempo necessario per conseguire le seguenti fenofasi: (1) gemme visibili, (2) fiori aperti, (3) frutti immaturi, (4) frutti maturi, e (5) frutti deiscenti. Dal confronto fra le tre specie si possono notare le seguenti differenze: (1) per la prima delle fenofasi, cioè lo stadio di gemme visibili (figura 4.3), VA risulta la specie più lenta in tutti e quattro i trattamenti (considerando come trattamenti le combinazioni fra le due comunità con le parcelle di controllo e quelle riscaldate), mentre LA risulta più veloce di CA nei politricheti; (2) per la seconda fenofase, corrispondente allo stadio di antesi (figura 4.4), CA è la specie più precoce in tutti i trattamenti, VA risulta più lenta di LA nei politricheti di controllo, e queste due ultime specie non differiscono nei politricheti riscaldate e nei saliceti; (3) per la terza fenofase, quella dello stadio di frutti immaturi (figura 4.5), CA risulta sempre la specie che impiega meno tempo, mentre, parallelamente a quanto descritto per la fenofase precedente, VA non risulta differente da LA nei politricheti di controllo, mentre nei restanti trattamenti VA è

significativamente più rapida di LA a raggiungere lo stadio di frutti immaturi; (4) per la quarta fenofase, corrispondente allo stadio di frutti maturi (figura 4.6), si ripropone la stessa situazione descritta per l'antesi; e (5) per l'ultima fenofase, cioè lo stadio di frutti deiscenti (figura 4.7), LA risulta più veloce di CA nei politricheti riscaldati, mentre nei saliceti queste due specie non differiscono significativamente, inoltre si può affermare che VA risulta, fra le specie analizzate, quella che necessita di più tempo per disperdere i semi, poiché risulta la più lenta nei politricheti riscaldati e nei saliceti, e nei politricheti di controllo solo un esemplare su 41 è arrivato alla fenofase finale (tabella 4.5) nell'ultimo rilevamento effettuato (21 settembre).

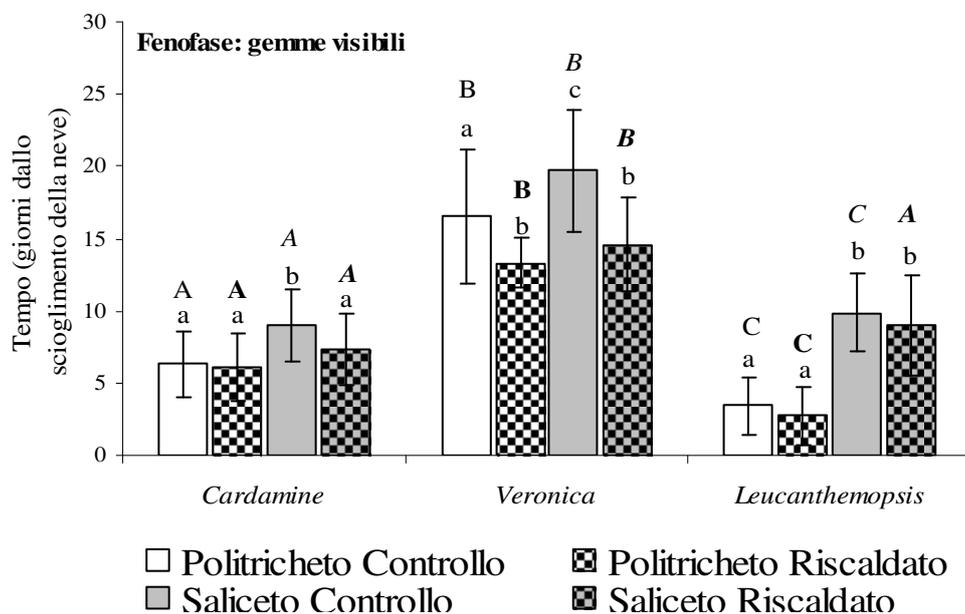


Figura 4.3

Tempo necessario al conseguimento dello stadio di gemme visibili in giorni dallo scioglimento della neve (media \pm deviazione standard). Lettere uguali indicano differenze non significative; le lettere minuscole si riferiscono alle differenze presentate dalle singole specie nei diversi trattamenti (politricheto e saliceto, controllo e riscaldato), mentre le lettere maiuscole sono relative alle differenze fra specie all'interno dello stesso trattamento.

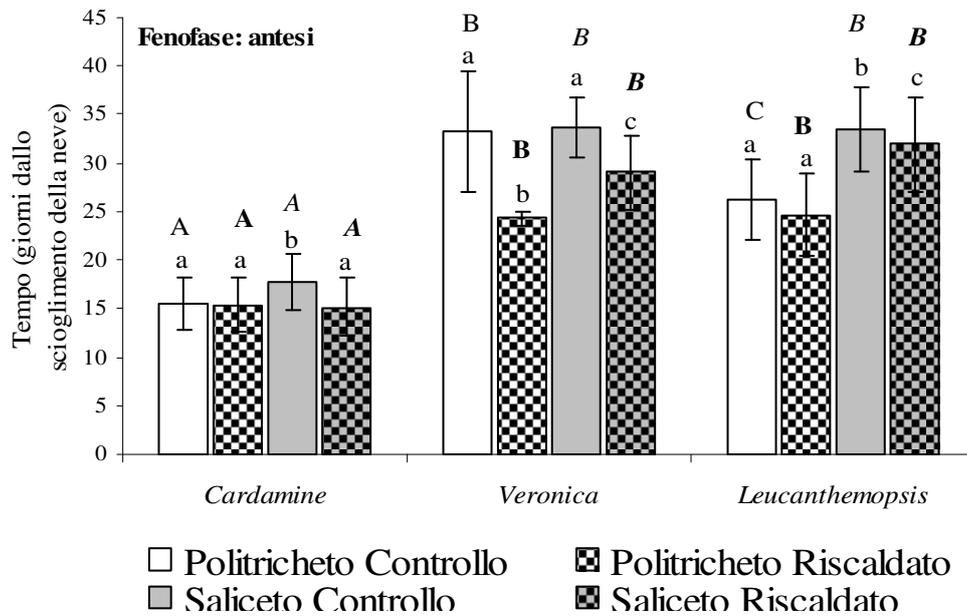


Figura 4.4

Tempo necessario al conseguimento dello stadio di fiori aperti in giorni dallo scioglimento della neve (media \pm deviazione standard). Lettere uguali indicano differenze non significative; le lettere minuscole si riferiscono alle differenze presentate dalle singole specie nei diversi trattamenti (politricheto e saliceto, controllo e riscaldato), mentre le lettere maiuscole sono relative alle differenze fra specie all'interno dello stesso trattamento.

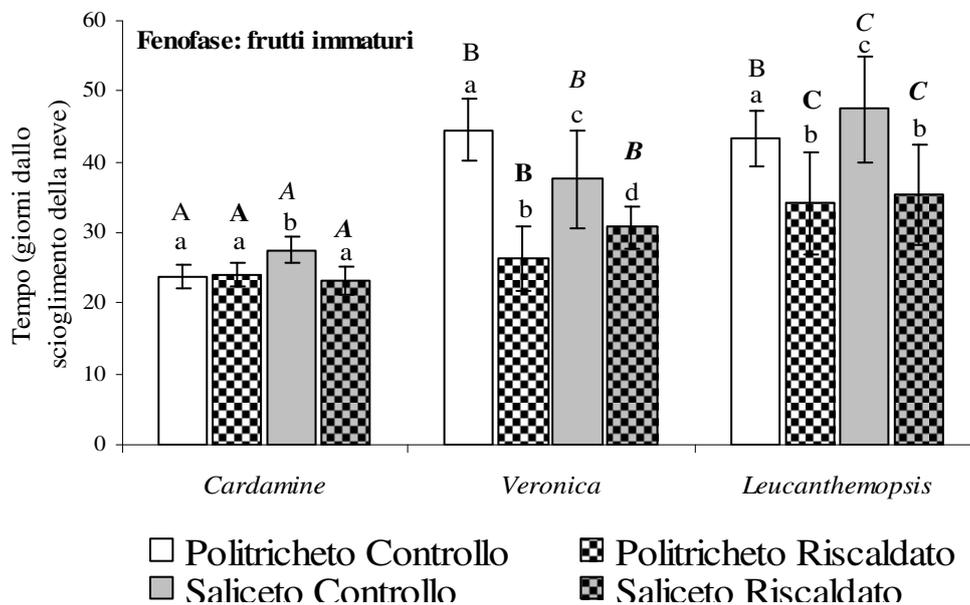


Figura 4.5

Tempo necessario al conseguimento dello stadio di frutti immaturi in giorni dallo scioglimento della neve (media \pm deviazione standard). Lettere uguali indicano differenze non significative; le lettere minuscole si riferiscono alle differenze presentate dalle singole specie nei diversi trattamenti (politricheto e saliceto, controllo e riscaldato), mentre le lettere maiuscole sono relative alle differenze fra specie all'interno dello stesso trattamento.

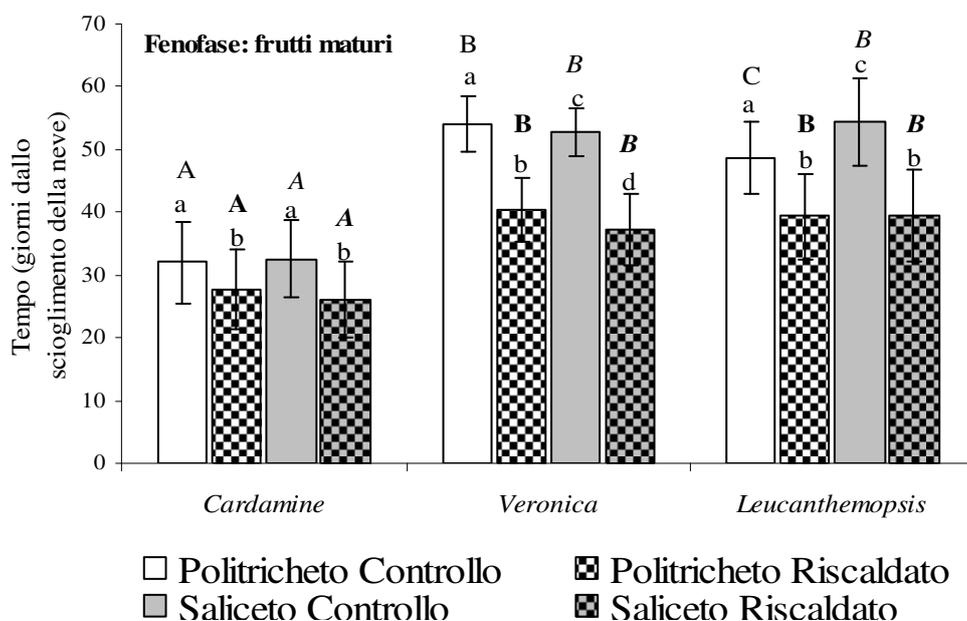


Figura 4.6

Tempo necessario al conseguimento dello stadio di frutti maturi in giorni dallo scioglimento della neve (media \pm deviazione standard). Lettere uguali indicano differenze non significative; le lettere minuscole si riferiscono alle differenze presentate dalle singole specie nei diversi trattamenti (politricheto e saliceto, controllo e riscaldato), mentre le lettere maiuscole sono relative alle differenze fra specie all'interno dello stesso trattamento.

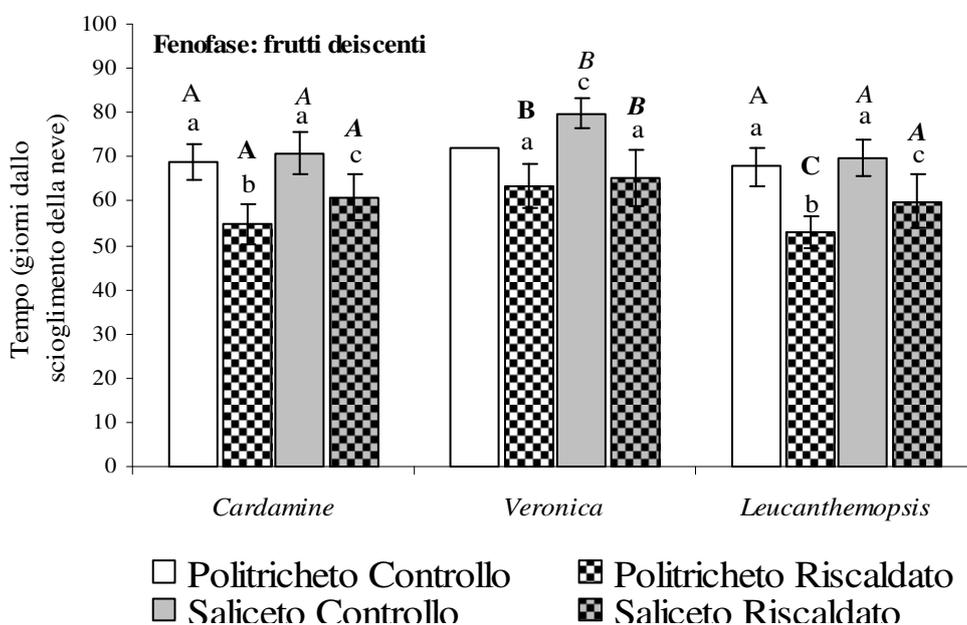


Figura 4.7

Tempo necessario al conseguimento dello stadio di frutti deiscenti in giorni dallo scioglimento della neve (media \pm deviazione standard). Lettere uguali indicano differenze non significative; le lettere minuscole si riferiscono alle differenze presentate dalle singole specie nei diversi trattamenti (politricheto e saliceto, controllo e riscaldato), mentre le lettere maiuscole sono relative alle differenze fra specie all'interno dello stesso trattamento.

Analizzando le risposte delle singole specie è evidente una generale riduzione del tempo necessario a conseguire le varie fenofasi in risposta al riscaldamento sperimentale, ed un certo grado di convergenza nel tempo necessario al raggiungimento della fenofase finale fra gli esemplari presenti nelle due diverse comunità. Tuttavia, le differenze riscontrate fra le parcelle di controllo e quelle riscaldate mostrano una variabilità fra le varie fenofasi e fra le specie analizzate. In particolare, rispetto alla prima fenofase (figura 4.3), il riscaldamento non ha prodotto differenze significative per LA, mentre VA necessita di un tempo più lungo nelle parcelle di controllo d'entrambe le fitocenosi, ed, infine, CA risulta significativamente più rapida nelle parcelle riscaldate del solo saliceto. La seconda fenofase (figura 4.4) presenta le stesse differenze riscontrate nella precedente, alle quali s'aggiunge una fioritura più precoce di LA nelle parcelle riscaldate del solo saliceto. Rispetto alla terza delle fenofasi (figura 4.5) le differenze presentate da LA riguardano entrambe le fitocenosi, mentre CA e VA rimangono invariate rispetto alle precedenti. La quarta fenofase (figura 4.6) è raggiunta da tutte le specie in esame con tempi significativamente inferiori nelle parcelle riscaldate di entrambe le comunità. L'ultimo degli stadi fenologici (figura 4.7) ripercorre quanto descritto per la fase precedente, con la particolarità già citata dello scarso conseguimento della deiscenza dei frutti mostrato da VA nei politricheti di controllo (tabella 4.5).

Inoltre, VA mostra un aumento marcato nella percentuale di frutti deiscenti (tabella 4.5) anche fra le parcelle di controllo e quelle riscaldate del saliceto, mentre per le altre due specie le variazioni non sono univoche e della stessa entità. Diversamente, la percentuale di sopravvivenza (tabella 4.5) è costantemente maggiore nelle parcelle riscaldate delle due fitocenosi per tutte le specie analizzate. Infine, anche il numero di frutti per modulo (figura 4.8) ha mostrato degli aumenti significativi, in relazione al riscaldamento, per *Cardamine* nel saliceto e per *Veronica* nel politricheto.

Tabella 4.5

Percentuali di sopravvivenza e di frutti deiscenti di *Cardamine alpina* (CA), *Veronica alpina* (VA) e *Leucanthemopsis alpina* (LA) nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate delle due fitocenosi.

	Sopravvivenza			Frutti deiscenti		
	CA	VA	LA	CA	VA	LA
Politricheto Controllo	92.0	87.2	60.5	87.0	2.4	100
Politricheto Riscaldato	97.8	96.2	87.7	97.7	98.7	100
Saliceto Controllo	75.0	75.0	85.0	100	59.5	94.1
Saliceto Riscaldato	90.9	89.7	92.3	97.5	100	100

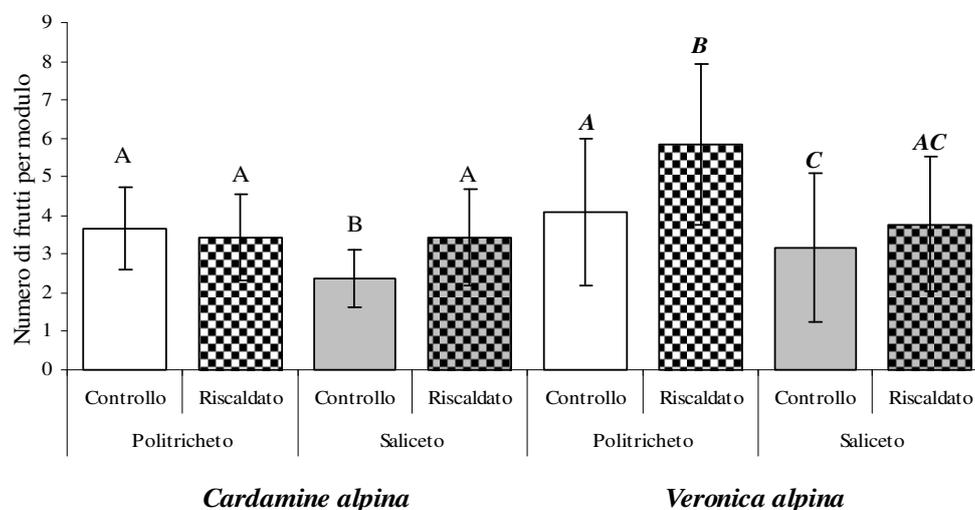


Figura 4.8

Numero di frutti per modulo di *Cardamine alpina* e *Veronica alpina* nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate delle due comunità (media \pm deviazione standard). Lettere uguali indicano differenze non significative.

4.3.4 Copertura

La copertura delle due specie dominanti le fitocenosi analizzate è illustrata nella figura 4.9 come numero di contatti totali. La copertura di *Polytrichastrum* risulta nettamente maggiore di quella di *Salix* in tutte le stagioni considerate. Tuttavia, le due specie sembrano influenzate in maniera opposta dal riscaldamento. Nonostante la copertura delle specie dominanti non risulti significativamente differente nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate, la copertura del muschio, passando dal 2008 al 2010, mostra una tendenza alla riduzione più marcata nelle parcelle riscaldate, che nel 2010 sono caratterizzate da un numero di contatti significativamente inferiore a

quello registrato nel 2008. Diversamente, la copertura del salice, pur non mostrando alcuna differenza significativa fra le tre stagioni vegetative, sembra rimanere costante nelle parcelle di controllo, ed invece aumentare leggermente in quelle riscaldate.

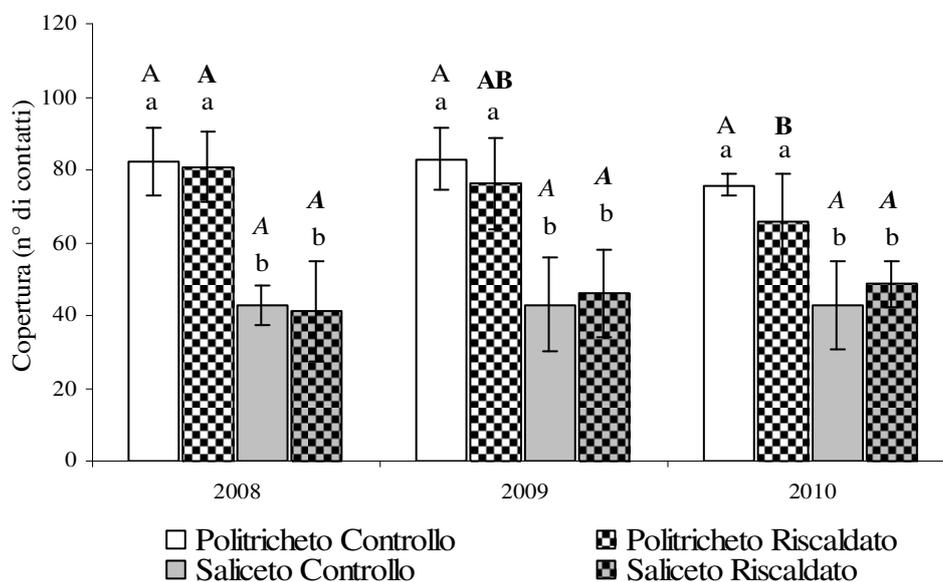


Figura 4.9

Copertura delle specie dominanti nelle due fitocenosi in numero di contatti (media \pm deviazione standard).

Lettere uguali indicano differenze non significative; le lettere minuscole si riferiscono alle differenze fra i diversi trattamenti (politricheto e saliceto, controllo e riscaldato) nello stesso anno, mentre le lettere maiuscole sono relative alle differenze interannuali all'interno dello stesso trattamento.

Probabilmente la riduzione della copertura del muschio è associata ad una espansione della copertura delle specie subordinate (figura 4.10); questo aumento della copertura, ridotto nelle parcelle di controllo e più marcato in quelle riscaldate, porta, nella stagione 2010, ad una differenza significativa della copertura delle specie subordinate nelle parcelle di politricheto in risposta al riscaldamento. La copertura di queste specie non mostra una simile risposta nel saliceto, dove, nonostante l'assenza di differenze significative dal punto di vista statistico, si può osservare una riduzione nelle parcelle di controllo, ed una certa costanza in quelle riscaldate.

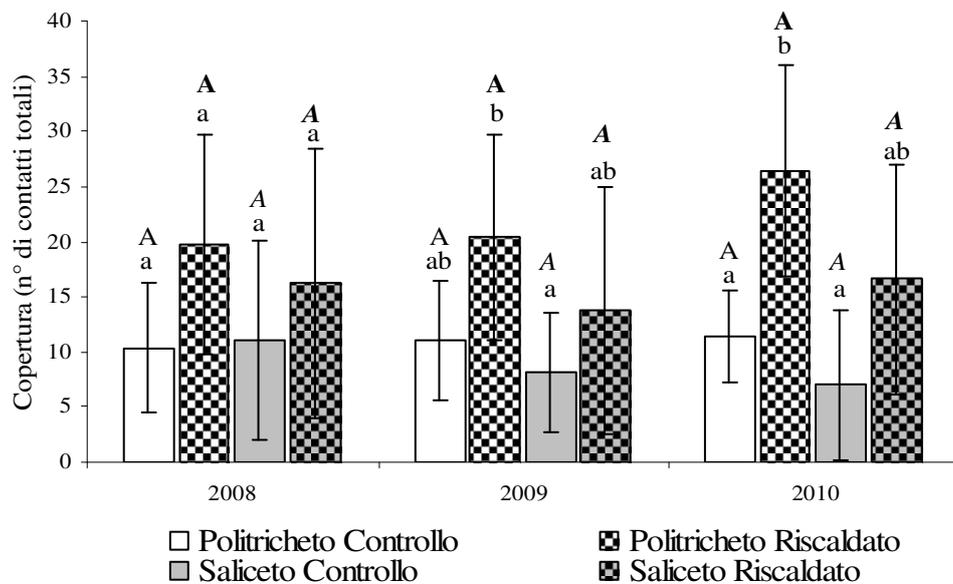


Figura 4.10

Copertura totale delle specie subordinate nelle due fitocenosi in numero di contatti (media \pm deviazione standard).

Lettere uguali indicano differenze non significative; le lettere minuscole si riferiscono alle differenze fra i diversi trattamenti (politricheto e saliceto, controllo e riscaldato) nello stesso anno, mentre le lettere maiuscole sono relative alle differenze interannuali all'interno dello stesso trattamento.

4.3.5 Produzione

I dati di copertura, tarati in funzione della relazione fra il numero di contatti ed il peso del materiale prodotto nell'ultima stagione (figura 4.11), sono stati utilizzati per stimare la produzione primaria annua epigea (tabella 4.6). La produzione primaria epigea totale delle comunità risulta costantemente più elevata nelle parcelle riscaldate rispetto a quelle di controllo d'entrambe le fitocenosi; tuttavia, tale differenza non risulta significativa dal punto di vista statistico. Nelle stagioni di crescita considerate le parcelle della comunità dominata dal muschio hanno presentato una significativa variabilità interannuale, mentre le parcelle del saliceto hanno mostrato differenze interannuali nella produzione epigea. Mentre le parcelle della comunità dominata dal muschio sono quindi caratterizzate da una oscillazione annua della produttività, probabilmente legata alla durata del periodo libero dalla neve, quelle dominate dal salice hanno mostrato una certa tendenza lineare, rispettivamente alla riduzione ed all'aumento della produzione nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate.

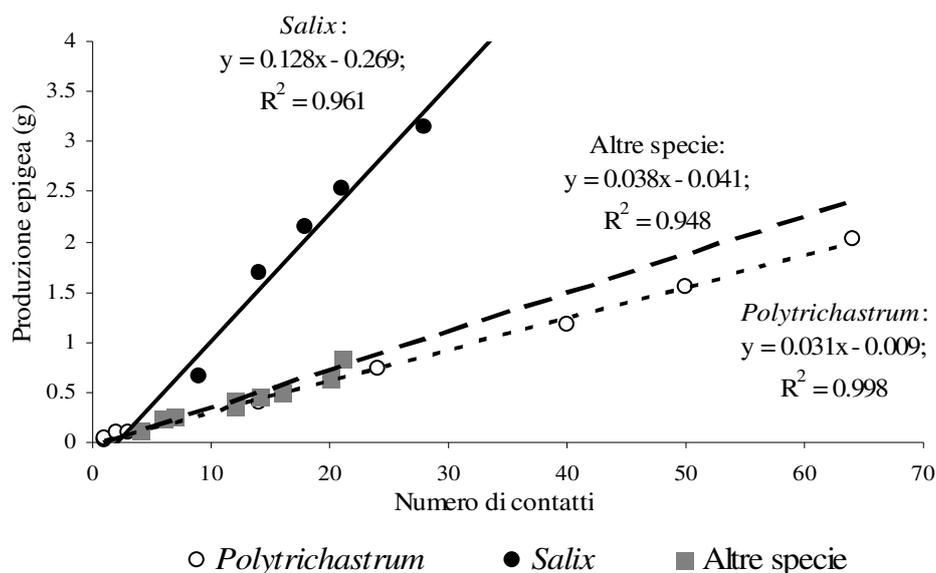


Figura 4.11

Relazione fra il numero di contatti e la produzione epigea in g di *Polytrichastrum sexangulare*, *Salix herbacea* e delle specie subordinate.

Tabella 4.6

Effetto del riscaldamento sulla produzione primaria netta annua epigea in g m^{-2} delle due fitocenosi nelle stagioni 2008-2010 (media \pm deviazione standard).

	Politricheto			Saliceto		
	Controllo	Riscaldato	Significatività	Controllo	Riscaldato	Significatività
2008	134 \pm 14 A	150 \pm 9 A	NS	162 \pm 8 A	161 \pm 34 A	NS
2009	172 \pm 23 B	179 \pm 10 B	NS	157 \pm 43 A	175 \pm 27 A	NS
2010	146 \pm 23 A(B)	161 \pm 24 AB	NS	154 \pm 42 A	187 \pm 15 A	NS
Media	151 \pm 20	163 \pm 14		158 \pm 4	174 \pm 13	

La colonna delle significatività si riferisce alle differenze fra Controllo e Riscaldato (NS: non significativo; (*): $P < 0.1$; (*): $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$), mentre le lettere mostrano le differenze interannuali all'interno dello stesso trattamento (a lettere uguali corrispondono differenze non significative; lettere uguali fra parentesi indicano differenze marginalmente significative).

4.3.6 Decomposizione

La perdita di peso della necromassa epigea di *Polytrichastrum sexangulare*, *Salix herbacea*, *Leucanthemopsis alpina* e *Poa alpina* nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate delle due fitocenosi è illustrata nella figura 4.12. L'analisi fattoriale ha rilevato differenze significative per le specie, le comunità e l'interazione di specie e comunità, mentre l'effetto prodotto dal riscaldamento non risulta significativo dal punto di vista statistico. Le differenze maggiori sono osservabili fra le

specie, con il muschio che presenta una perdita di peso nettamente inferiore a quella mostrata dalle specie vascolari. Anche le piante vascolari mostrano una grande differenza nella decomposizione, con le specie erbacee che perdono notevolmente più peso rispetto all'arbusto. Tutte le specie analizzate mostrano una decomposizione maggiore nelle parcelle di politricheto rispetto a quelle di saliceto, anche se questa differenza risulta significativa, analizzando separatamente le specie, solo per *Leucanthemopsis* e *Poa*.

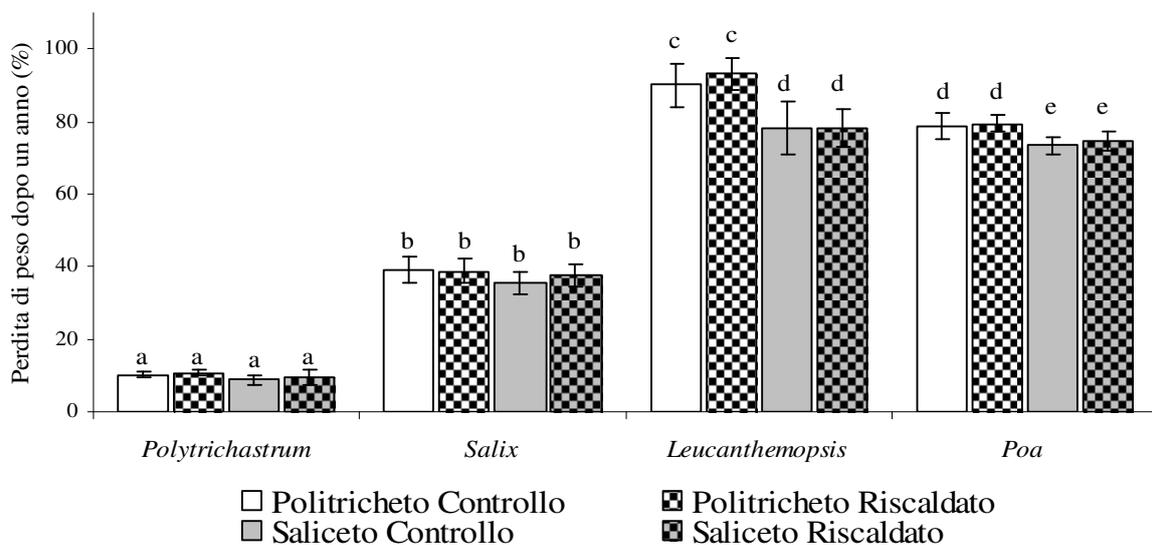


Figura 4.12

Perdita di peso dopo un anno di decomposizione, nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate nelle due fitocenosi, di *Polytrichastrum sexangulare*, *Salix herbacea*, *Leucanthemopsis alpina* e *Poa alpina* (media \pm deviazione standard). Lettere uguali indicano differenze non significative.

Il cambiamento nel contenuto percentuale di carbonio ed azoto dopo un anno di decomposizione rispetto ai valori iniziali (tabella 4.7) mostra differenze fra le specie analizzate. In particolare, mentre la necromassa del muschio e dell'arbusto subiscono un calo, rispetto ai valori iniziali, della percentuale di carbonio, la necromassa della graminoidale e della dicotiledone erbacea mostrano rispettivamente una costanza ed un leggero incremento nella percentuale di questo elemento. Le differenze aumentano sensibilmente considerando le concentrazioni d'azoto; infatti, mentre il muschio dopo un anno mostra un calo della concentrazione di azoto, il contenuto di questo elemento aumenta nella necromassa delle specie vascolari. Conseguentemente, il rapporto fra

carbonio ed azoto aumenta leggermente nella necromassa del muschio e diminuisce sensibilmente in quella delle altre specie analizzate. Infine, la concentrazione degli elementi considerati non sembra essere influenzata né dai due differenti *habitat*, né dal riscaldamento sperimentale.

Tabella 4.7

Contenuto percentuale di carbonio (C) e azoto (N), e rapporto fra gli elementi (C:N) nella necromassa fresca (T_0) e dopo un anno (T_1) di *Polytrichastrum sexangulare*, *Salix herbacea*, *Leucanthemopsis alpina* e *Poa alpina* nelle parcelle di controllo (Cont) ed in quelle riscaldate (Risc) dei politricheti (Pol) e dei saliceti (Sal). Valori medi \pm errore standard.

	<i>Polytrichastrum</i>			<i>Salix</i>			<i>Leucanthemopsis</i>			<i>Poa</i>		
	C	N	C:N	C	N	C:N	C	N	C:N	C	N	C:N
T_0	42.2 \pm 0.3	1.37 \pm 0.02	30.8 \pm 0.6	47.4 \pm 0.6	2.31 \pm 0.02	20.5 \pm 0.4	43.3 \pm 0.2	2.15 \pm 0.02	20.1 \pm 0.2	43.0 \pm 0.6	1.60 \pm 0.02	26.9 \pm 0.3
	A	A	AC	A	A	A	A	A	A	A	A	A
T_1-Pol	39.6 \pm 0.3	1.21 \pm 0.02	32.6 \pm 0.5	45.0 \pm 0.4	3.07 \pm 0.03	14.6 \pm 0.2	46.0 \pm 0.8	3.21 \pm 0.30	14.8 \pm 1.3	43.3 \pm 0.5	2.32 \pm 0.04	18.7 \pm 0.4
Cont	B	B	AB	B	B	B	B	B	BC	A	B	B
T_1-Pol	39.5 \pm 0.5	1.20 \pm 0.02	32.9 \pm 0.3	45.3 \pm 0.7	3.14 \pm 0.08	14.5 \pm 0.3	46.5 \pm 1.7	2.88 \pm 0.10	16.2 \pm 0.4	42.9 \pm 0.6	2.27 \pm 0.08	18.9 \pm 0.5
Risc	BC	B	B	AB	B	B	AB	B	B	A	B	B
T_1-Sal	39.2 \pm 0.5	1.22 \pm 0.03	32.2 \pm 0.7	44.0 \pm 0.8	3.02 \pm 0.07	14.6 \pm 0.4	44.8 \pm 1.3	3.71 \pm 0.30	12.4 \pm 0.9	43.6 \pm 1.0	2.37 \pm 0.10	18.5 \pm 0.8
Cont	BC	B	ABC	B	B	B	AB	B	C	A	B	B
T_1-Sal	37.9 \pm 0.5	1.21 \pm 0.02	31.3 \pm 0.4	44.5 \pm 0.6	3.17 \pm 0.08	14.1 \pm 0.4	45.6 \pm 1.5	3.59 \pm 0.28	13.0 \pm 0.8	42.6 \pm 0.3	2.36 \pm 0.07	18.1 \pm 0.6
Risc	C	B	C	B	B	B	AB	B	C	A	B	B

Lettere uguali corrispondono a differenze non significative.

Considerando le quantità di carbonio (figura 4.13) ed azoto (figura 4.14) rilasciate dopo un anno di decomposizione, si possono osservare le stesse differenze fra le specie riscontrate per la perdita di peso, con l'eccezione del rilascio di azoto dalla necromassa fogliare di *Salix herbacea*. In particolare il muschio è l'unica delle specie ad avere un rilascio sia di carbonio, che di azoto maggiore rispetto alla perdita di massa, mentre il salice mostra un maggiore rilascio di carbonio ed un minore rilascio di azoto sempre in riferimento alla perdita di peso, ed infine le due specie erbacee sono caratterizzate da percentuali molto simili di perdita di peso e rilascio di carbonio, mentre il rilascio di azoto risulta leggermente inferiore.

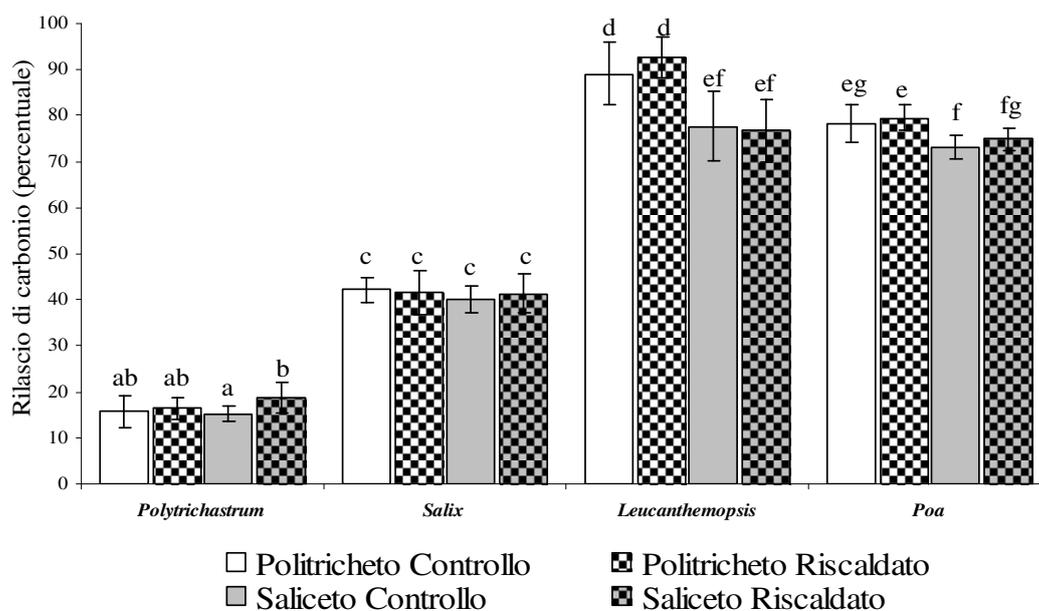


Figura 4.13

Perdita di peso dopo un anno di decomposizione, nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate nelle due fitocenosi, di *Polytrichastrum sexangulare*, *Salix herbacea*, *Leucanthemopsis alpina* e *Poa alpina* (media \pm deviazione standard).

Lettere uguali indicano differenze non significative.

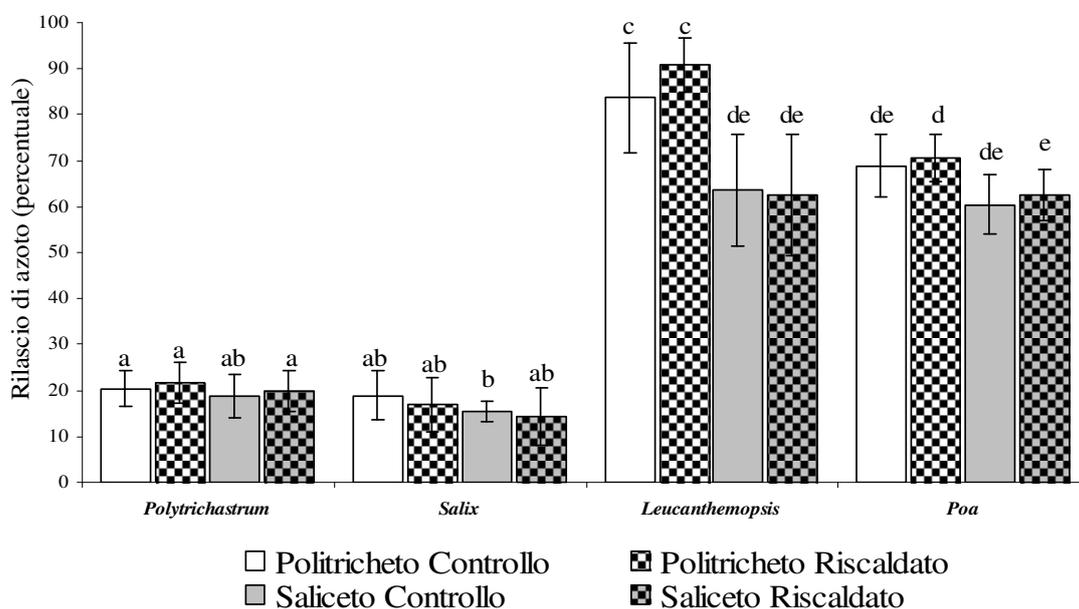


Figura 4.14

Perdita di peso dopo un anno di decomposizione, nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate nelle due fitocenosi, di *Polytrichastrum sexangulare*, *Salix herbacea*, *Leucanthemopsis alpina* e *Poa alpina* (media \pm deviazione standard).

Lettere uguali indicano differenze non significative.

A livello di comunità, la decomposizione in grammi di materiale rilasciato (tabella 4.8) presenta valori maggiori nel politricheto, in confronto al saliceto, sia di necromassa, che di carbonio ed azoto. Tuttavia, mentre la perdita totale di necromassa non risulta significativamente differente fra le due fitocenosi, queste differiscono nelle quantità totali di carbonio ed azoto che vengono rilasciati dalla necromassa epigea.

Tabella 4.8

Perdita di necromassa, carbonio ed azoto in grammi al metro quadro dopo un anno di decomposizione nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate delle due fitocenosi (media \pm deviazione standard).

	Necromassa	Carbonio	Azoto
Politricheto Controllo	62.0 \pm 6.2 A	37.0 \pm 7.4 A	1.59 \pm 0.32 A
Politricheto Riscaldato	64.7 \pm 6.4 A	38.6 \pm 7.7 A	1.70 \pm 0.35 A
Saliceto Controllo	53.7 \pm 5.5 A	27.4 \pm 6.6 B	0.64 \pm 0.16 B
Saliceto Riscaldato	56.3 \pm 5.8 A	28.1 \pm 6.9 B	0.61 \pm 0.16 B

Lettere uguali indicano differenze non significative.

4.3.7 Flussi di CO₂

Il riscaldamento ha prodotto aumenti significativi sia della GEP che della ER in entrambe le fitocenosi (tabella 4.9). Rispetto alle relative parcelle di controllo, la GEP, che corrisponde all'assimilazione fotosintetica lorda di CO₂, ha mostrato un aumento maggiore nelle parcelle riscaldate della comunità dominata dal salice, mentre la ER, che consiste nell'emissione respiratoria totale di CO₂ dell'ecosistema, ha subito una crescita decisamente più marcata nelle parcelle riscaldate della comunità dominata dal muschio. Le parcelle di controllo delle due comunità non sono risultate differenti per questi due parametri (rispettivamente P = 0.993 e P = 0.275 per la GEP e la ER), mentre nelle parcelle riscaldate la differenza fra politricheto e saliceto è risultata marginalmente significativa (P = 0.059) per la GEP, con valori maggiori nel saliceto, e significativa (P = 0.002) per la ER, con valori più elevati nel politricheto.

Tabella 4.9

Assorbimento fotosintetico (GEP) ed emissione respiratoria (ER) dell'ecosistema
in $\text{g}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, misurate durante il periodo libero dalla neve,
nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate delle due fitocenosi (media \pm errore standard).

	GEP	ER
Politricheto Controllo	-1.56 \pm 0.06 A	0.58 \pm 0.03 A
Politricheto Riscaldato	-1.92 \pm 0.11 B	1.02 \pm 0.05 B
Saliceto Controllo	-1.50 \pm 0.10 A	0.49 \pm 0.03 A
Saliceto Riscaldato	-2.42 \pm 0.16 (B)	0.77 \pm 0.05 C

Lettere uguali indicano differenze non significative;

lettere uguali fra parentesi differenze marginalmente significative.

Considerando la NEE (figura 4.15), che deriva dal bilancio fra la quantità di CO_2 assimilata e quella emessa, si possono osservare due risposte differenti per le misure notturne (valori positivi di NEE corrispondono ad emissione di CO_2 verso l'atmosfera) e quelle diurne (valori negativi di NEE corrispondono ad assorbimento di CO_2 da parte dell'ecosistema). Infatti, mentre nelle ore notturne le parcelle riscaldate hanno una emissione di CO_2 maggiore rispetto a quelle di controllo in entrambe le fitocenosi, nelle ore diurne l'assorbimento di CO_2 è significativamente maggiore ($P = 0.001$) solamente nelle parcelle riscaldate della comunità dominata dal salice. In altri termini, l'aumento delle temperature, nelle ore diurne, ha prodotto un incremento simile sui processi di assimilazione ed emissione di CO_2 nel politricheto, le cui parcelle riscaldate non mostrano differenze significative rispetto a quelle di controllo ($P = 0.561$), mentre nel saliceto l'incremento dell'assimilazione fotosintetica è stato maggiore rispetto a quello dell'emissione respiratoria, causando un incremento significativo della NEE rispetto alle parcelle di controllo. Le parcelle di controllo delle due comunità non hanno evidenziato differenze significative della NEE né nelle ore diurne ($P = 0.996$), né in quelle notturne ($P = 0.953$); tuttavia, il diverso effetto che il riscaldamento ha prodotto sulla NEE delle due fitocenosi, ha determinato una significativa differenza fra i due ecosistemi sia nella NEE diurna ($P < 0.001$), che in quella notturna ($P = 0.001$).

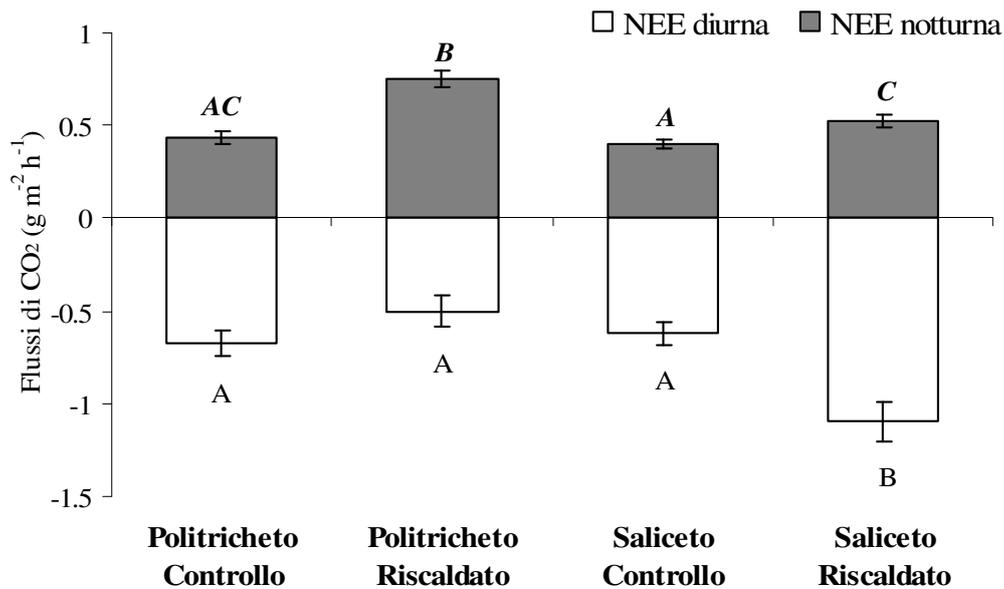


Figura 4.15

NEE diurna e notturna in $\text{g}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ misurati durante il periodo libero dalla neve nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate delle due fitocenosi (media \pm errore standard). Lettere uguali indicano differenze non significative.

Nella tabella 4.10 sono riportati i coefficienti di correlazione della GEP e della ER rispetto alle temperature del suolo, dell'aria e media. Le uniche correlazioni non significative sono risultate quelle fra le temperature del suolo e la GEP dei politricheti, sia di controllo, che riscaldate. L'assorbimento fotosintetico lordo ha mostrato lo stesso andamento in entrambe le fitocenosi ed i trattamenti, con relazioni più strette con le temperature dell'aria, meno strette con quelle del suolo, ed intermedi rispetto alle temperature medie. Diversamente, l'emissione respiratoria ha evidenziato una relazione differente in funzione sia della comunità che del trattamento. Nelle parcelle di controllo della comunità dominata dal muschio la ER è più strettamente correlata con le temperature dell'aria e meno correlata con le temperature del suolo, mentre nella comunità dominata dal salice avviene l'esatto opposto, con la correlazione maggiore rispetto alle temperature del suolo e quella minore rispetto alle temperature dell'aria. Inoltre, in entrambe le fitocenosi, le parcelle riscaldate hanno mostrato una più stretta relazione della ER con le temperature medie.

Tabella 4.10

Valori di R^2 delle correlazioni fra GEP ed ER rispetto alle temperature del suolo, dell'aria e della media fra le due.

	Temperatura del suolo	Temperatura dell'aria	Temperatura media
<i>GEP</i>			
Politricheto Controllo	0.003 NS	0.679 **	0.462 **
Politricheto Riscaldato	0.028 NS	0.666 **	0.527 **
Saliceto Controllo	0.165 **	0.484 **	0.435 **
Saliceto Riscaldato	0.153 **	0.622 **	0.563 **
<i>ER</i>			
Politricheto Controllo	0.182 **	0.802 **	0.749 **
Politricheto Riscaldato	0.430 **	0.742 **	0.805 **
Saliceto Controllo	0.411 **	0.187 **	0.312 **
Saliceto Riscaldato	0.499 **	0.396 **	0.548 **

NS: non significativo; *: $P < 0.01$; **: $P < 0.001$

Descrivendo la relazione fra la GEP e la ER e le due temperature più strettamente correlate tramite una equazione paraboloidale, i coefficienti di regressione mostrano un incremento rispetto a quelli lineari in funzione di una sola delle temperature (con valori di R^2 del politricheto controllo, di quello riscaldato, del saliceto controllo e di quello riscaldato rispettivamente di 0.82, 0.71, 0.61 e 0.72 per la GEP e di 0.81, 0.82, 0.52 e 0.70 per la ER). Utilizzando le regressioni della GEP e della ER ottenute separatamente in funzione delle misurazioni effettuate nei mesi di luglio, agosto e settembre, si può ottenere una stima della NEE su base stagionale, ossia del bilancio complessivo della CO_2 del periodo libero dalla neve. Questo bilancio risulta molto simile nelle parcelle di controllo delle due fitocenosi, con valori di circa 123 e 128 $g(CO_2) m^{-2}$ assorbiti rispettivamente dal politricheto e dal saliceto. Al contrario, nelle parcelle riscaldate le differenze fra i due ecosistemi appaiono decisamente rilevanti, poiché nelle parcelle della comunità dominata dal muschio si osserva una emissione netta di circa 468 $g(CO_2) m^{-2}$, mentre in quelle dominate dal salice un assorbimento netto di circa 551 $g(CO_2) m^{-2}$.

Esaminando gli andamenti giornalieri della NEE nei mesi di luglio, agosto e settembre, rispettivamente illustrati nelle figure 4.16, 4.17 e 4.18, si possono notare dinamiche stagionali molto differenti, sia fra le due comunità, che in funzione del riscaldamento sperimentale.

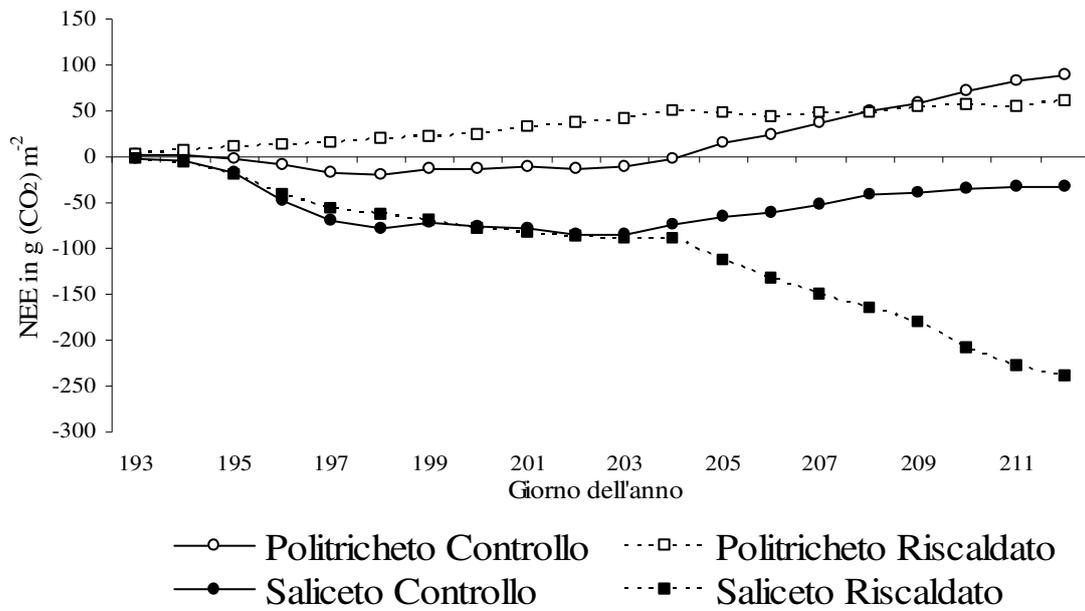


Figura 4.16

Andamento giornaliero per il mese di luglio della NEE in $g(CO_2) m^{-2}$ in funzione delle temperature.

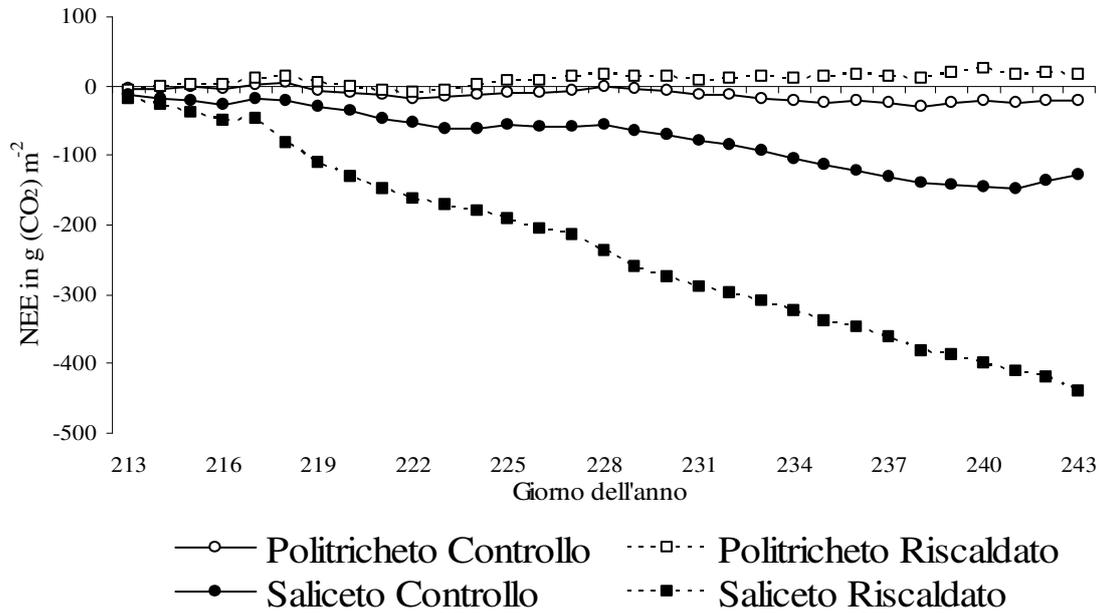


Figura 4.17

Andamento giornaliero per il mese di agosto della NEE in $g(CO_2) m^{-2}$ in funzione delle temperature.

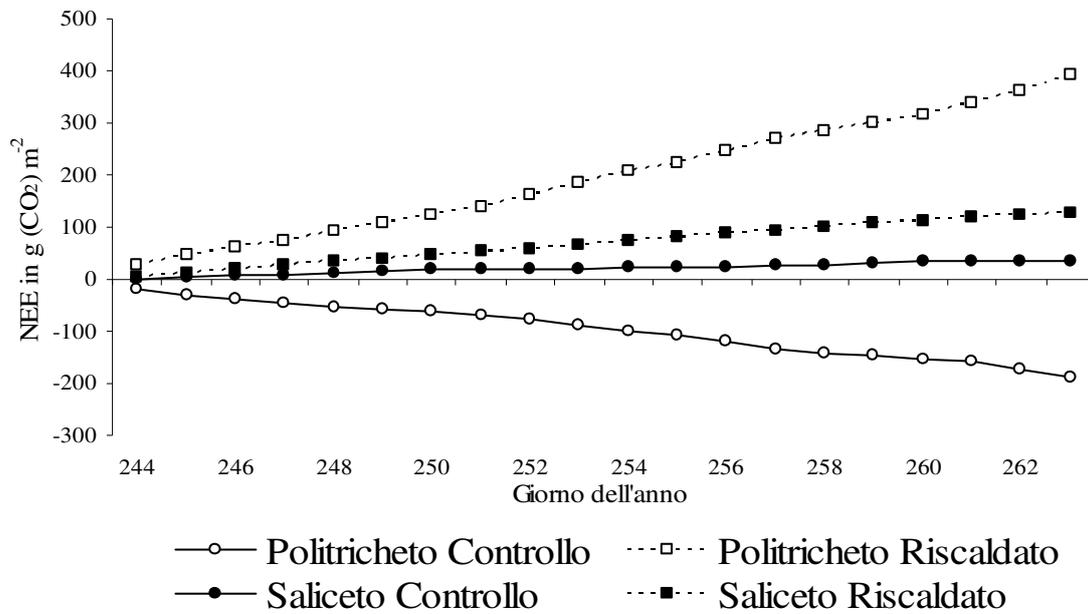


Figura 4.18

Andamento giornaliero per il mese di settembre della NEE in g(CO₂) m⁻² in funzione delle temperature.

In particolare, alla fine di luglio (figura 4.16) sia nelle parcelle di controllo, che in quelle riscaldate della comunità dominata da *Polytrichastrum* si verifica una emissione netta di CO₂, mentre la comunità dominata da *Salix* è caratterizzata da un assorbimento netto. Analizzando l'andamento del bilancio di luglio delle parcelle di controllo si osserva, sia nel politricheto, che nel saliceto, un iniziale assorbimento nella prima parte del mese, cui segue una emissione per la restante parte di luglio. Anche l'andamento delle parcelle riscaldate è leggermente variabile; i politricheti riscaldati mostrano nella prima parte del mese una tendenza piuttosto costante all'emissione, che cambia nella seconda parte approssimando un bilancio nullo; diversamente, i saliceti riscaldati sono caratterizzati da assorbimento netto lungo tutto il mese, con un incremento dei tassi nella seconda parte di luglio. L'andamento del mese di agosto (figura 4.17) presenta invece una minore variabilità rispetto al mese precedente. Alla fine di agosto un bilancio che indica emissione netta di CO₂ si osserva solo nelle parcelle di politricheto riscaldate, mentre in quelle di controllo il bilancio si chiude con un leggero assorbimento. Tuttavia, risultano più marcate le differenze fra le due fitocenosi, poiché nel saliceto è riscontrabile un assorbimento maggiore, in particolare nelle parcelle riscaldate. Rispetto al bilancio stagionale del saliceto questo è il periodo di

maggiore assorbimento netto, ed anche l'ultimo periodo sfruttabile per l'attività fotosintetica, prima dell'inizio dell'abscissione delle foglie della specie dominante, *Salix herbacea*. Infatti, in settembre (figura 4.18), che è l'ultimo mese del periodo libero dalla neve, il saliceto presenta un bilancio netto di emissione, in maniera più marcata nelle parcelle riscaldate. In questo periodo si può osservare anche una risposta opposta nei politriceti di controllo rispetto a quelli riscaldati; infatti, mentre nelle parcelle di controllo si verifica un assorbimento netto di CO₂, in quelle riscaldate avviene il contrario, ossia una emissione netta. Di conseguenza, vista che l'entità dei flussi netti di questo periodo risulta maggiore rispetto ai precedenti, il mese di settembre è quello che incide maggiormente nel determinare il bilancio stagionale della comunità dominata da *Polytrichastrum sexangulare*.

4.4 Discussione

4.4.1 Riscaldamento

Il riscaldamento prodotto dalle camere, in media rispettivamente di 1.64 e 1.97 K per le temperature del suolo e dell'aria, rientra nell'aumento previsto dai modelli climatici per i prossimi decenni. Questo aumento è anche dello stesso ordine di grandezza presentato dalla variabilità annuale delle temperature, che è risultata di una certa entità, in particolar modo considerando il ridotto periodo d'osservazione. Il riscaldamento sperimentale ha inoltre presentato una certa costanza lungo tutto il periodo libero dalla neve; la leggera flessione del riscaldamento prodotto sulle temperature dell'aria nel mese di settembre, con ogni probabilità, deriva dal fatto che il sistema utilizzato è passivo, quindi l'effetto si riduce sia con il diminuire delle ore di luce, che con l'angolo di incidenza della radiazione solare.

Tuttavia, lo stesso metodo di riscaldamento non ha prodotto un identico effetto nelle due comunità analizzate. Sebbene la differenza sia di piccola entità, nei tre mesi in media rispettivamente 0.17 e 0.63 K per le temperature dell'aria e del suolo, appare probabile che derivi dall'effetto delle differenti vegetazioni sul microclima. Questo effetto della copertura vegetale potrebbe dipendere dal fatto che le due comunità mostrano differenze: (1) nelle temperature sia del suolo, che dell'aria in condizioni naturali, (2) nell'inerzia termica, sia al riscaldamento, che al raffreddamento, dovuta alla diversa conduttività termica dei tessuti vegetali ed al differente contenuto idrico del suolo, e (3) nella quantità di biomassa vegetale epigea. In particolare, mentre la diversa inerzia termica potrebbe determinare un raffreddamento più rapido nelle ore notturne delle temperature dell'aria nella comunità dominata dal salice, la diversa quantità di biomassa epigea potrebbe condurre ad una differenza nell'ombreggiamento del suolo, che aumenta col diminuire sia della durata del dì, che dell'altezza del Sole sull'orizzonte. In altri termini, la presenza di un fitto tappeto muscinale potrebbe tamponare il raffreddamento notturno dell'aria, particolarmente

pronunciato alle alte quote, ed al tempo stesso potrebbe impedire alla radiazione solare di giungere direttamente al suolo, in particolar modo nella seconda parte della stagione vegetativa, caratterizzata da un minore angolo di incidenza della radiazione solare.

4.4.2 Ricchezza specifica

Il riscaldamento ha prodotto, in sole tre stagioni di crescita, un aumento significativo nel numero di specie vascolari nella comunità con dominanza di *Salix herbacea*. La ricchezza in specie è inoltre aumentata nelle parcelle riscaldate di entrambe le comunità. Questo aumento probabilmente deriva da una maggiore copertura o da una maggiore abbondanza delle piante vascolari già presenti all'interno delle parcelle sperimentali; quindi, più che riflettere l'ingresso di specie nuove, indica un aumento nella densità delle specie già presenti. La differenza nell'aumento delle specie fra le parcelle riscaldate delle due comunità si potrebbe ricollegare alla differenza nella durata della stagione vegetativa, fattore considerato limitante per la distribuzione e l'abbondanza delle piante nell'ambiente alpino (Braun-Blanquet 1932; Gjærevoll 1956; Bliss 1963; Scott & Billings 1964). Il politricheto, infatti, è caratterizzato da una più breve durata del periodo libero dalla neve rispetto al saliceto, ed è ipotizzabile che un possibile effetto positivo di un incremento delle temperature sulla ricchezza sia tuttora limitato dalla lunghezza del periodo di crescita. La durata della stagione vegetativa dipende dalla durata del periodo libero dalla neve, e fra il 1972 ed il 2000 la copertura nevosa nell'emisfero settentrionale si è ridotta di 5-6 giorni ogni 10 anni (Dye 2002). Dal momento che i previsti cambiamenti climatici avranno un effetto maggiore sulla biodiversità dei biomi caratterizzati da condizioni ambientali estreme (Sala *et al.* 2000), è ipotizzabile che un aumento delle temperature possa produrre, nelle fitocenosi in esame, effetti sia diretti che indiretti sull'attuale composizione in specie, portando ad una alterazione della struttura di queste particolari comunità vegetali.

4.4.3 Fenologia

Le specie vascolari analizzate hanno tutte mostrato cambiamenti nella fenologia in risposta alla simulazione di riscaldamento climatico; infatti sia la fenologia della crescita di *Salix herbacea*, che quella della riproduzione di *Cardamine alpina*, *Veronica alpina* e *Leucanthemopsis alpina* sono risultate significativamente differenti fra le parcelle di vegetazione di controllo e quelle riscaldate. In particolare, le maggiori temperature hanno prodotto un leggero aumento della copertura del salice, e una più marcata estensione del periodo d'attività nelle parte finale della stagione vegetativa. Pertanto, è ragionevole ipotizzare che, in assenza di altri fattori limitanti, un aumento delle temperature possa incrementare la crescita di *Salix*, determinando sia uno sviluppo più repentino dei tessuti fogliari nella parte iniziale della stagione, che un prolungamento del periodo d'attività fotosintetica.

Dall'analisi delle fenofasi relative alla riproduzione di *Cardamine*, *Veronica* e *Leucanthemopsis* si può notare che *Veronica* è la pianta che necessita di più tempo per lo sviluppo delle strutture riproduttive, mentre le altre due specie, nonostante mostrino delle differenze nelle fenofasi iniziali, hanno presentato una certa convergenza nel tempo necessario a completare il ciclo riproduttivo. Questa convergenza è osservabile anche fra le piante presenti nelle due fitocenosi, il che testimonia uno sviluppo leggermente più veloce degli individui che occupano la comunità dominata dal muschio rispetto a quella dominata dal salice. Probabilmente, questi tempi e ritmi di sviluppo rappresentano un adattamento alla lunghezza del periodo libero dalla neve, che in anni freddi o in stagioni corte potrebbe essere un fattore fortemente limitante per la riproduzione di *Cardamine* e *Leucanthemopsis*, in misura maggiore nei politricheti. Diversamente dalle specie precedenti, *Veronica* ha mostrato, nella stagione analizzata, uno scarso completamento del ciclo riproduttivo (solo il 2.4% dei frutti è arrivato alla deiscenza) nelle parcelle di controllo dei politricheti. Questo dato evidenzia che il tempo è un fattore limitante per la riproduzione di questa specie, e che un aumento delle temperature in qualche misura può essere un surrogato di un aumento della lunghezza del periodo di crescita, poiché sia *Veronica*, che *Cardamine* e

Leucanthemopsis hanno mostrato dei tempi di completamento dello sviluppo riproduttivo significativamente ridotti nelle parcelle riscaldate di entrambe le comunità analizzate. Inoltre, in risposta al riscaldamento, *Cardamine* e *Leucanthemopsis* hanno completato il ciclo riproduttivo in minor tempo nei politricheti rispetto ai saliceti, dato che avvalorava l'osservazione di uno sviluppo più rapido di queste specie nella comunità dominata dal muschio e caratterizzata dal un inferiore durata del periodo libero dalla neve. In aggiunta alla generale riduzione del tempo necessario allo sviluppo riproduttivo, l'aumento delle temperature si è associato sia ad una riduzione generale della mortalità, che ad un aumento del numero di frutti prodotti per *Cardamine* nei saliceti e per *Veronica* nei politricheti. Questi dati suggeriscono che il riscaldamento climatico potrà avere l'effetto d'incrementare il successo riproduttivo di queste specie, sia tramite un alleggerimento della limitazione temporale sul ciclo di sviluppo, che attraverso una maggiore sopravvivenza delle piante, che, infine, aumentando la capacità riproduttiva.

4.4.4 Copertura

Le due comunità sono caratterizzate da diversi livelli di copertura delle specie dominanti, con valori nettamente maggiori per *Polytrichastrum* rispetto a *Salix*, e da una copertura delle specie subordinate piuttosto simile. Il riscaldamento sembra avere prodotto effetti a breve termine contrastanti nelle due fitocenosi. Infatti, mentre il muschio mostra una riduzione della copertura nelle parcelle riscaldate rispetto a quelle di controllo, il salice risponde in maniera opposta, con un leggero incremento della copertura. Tuttavia, le due specie dominanti sembrano differire anche nella dinamica interannuale osservata nelle parcelle di controllo, dove il salice si mantiene costante ed il muschio sembra ridursi di copertura. Il calo più marcato della copertura di *Polytrichastrum* nelle parcelle riscaldate si associa, nelle stesse, ad una espansione della copertura delle specie subordinate. Queste specie non mostrano uno stesso andamento in risposta alla simulazione di riscaldamento nella comunità con dominanza di *Salix*. Dal momento che le specie subordinate delle due fitocenosi sono le stesse poche piante vascolari, è ragionevole supporre che la differente

risposta osservata nelle due comunità derivi, almeno in parte, dall'influenza delle specie dominanti. Pertanto, considerando la diversa competitività del muschio e del salice, i dati raccolti portano ad ipotizzare che il potenziale di cambiamento nella copertura vegetale sia maggiore nel politricheto rispetto al saliceto.

4.4.5 Produzione

La simulazione di riscaldamento non ha prodotto effetti a breve termine significativi nella produzione primaria netta epigea delle due fitocenosi analizzate. Il politricheto, rispetto al saliceto, ha evidenziato una maggiore variabilità annuale, probabilmente legata alla durata della stagione vegetativa; infatti, mentre il muschio è produttivo fino alla fine del periodo libero dalla neve, il salice tende a perdere le foglie fra fine agosto ed inizio settembre, e quindi non riesce a sfruttare le differenze interannuali nella fine del periodo libero dalla neve. Nonostante l'assenza di significatività statistiche, la produzione primaria epigea delle parcelle riscaldate, rispetto a quelle di controllo d'entrambe le fitocenosi, ha valori costantemente maggiori in tutte e tre le stagioni considerate, rispettivamente pari ad un aumento di ~ 8 e 10% nel politricheto e nel saliceto. Inoltre, il contributo percentuale della specie dominante alla produzione epigea della comunità ha evidenziato, nelle stagioni analizzate, una certa tendenza alla riduzione nei politricheti, dove dal 2008 al 2010 la percentuale passa da 87.6 a 83.9 nelle parcelle di controllo e da 76.9 a 66.7 in quelle riscaldate, mentre nei saliceti si osserva un incremento, in percentuale da 88.9 a 93.5 nelle parcelle di controllo e da 84.4 a 87.5 in quelle riscaldate. L'assenza di una risposta significativa della produzione primaria può, almeno in parte, derivare dall'ampia variabilità presentata del parametro considerato fra le diverse parcelle di questi tipi di vegetazione. Inoltre, il metodo utilizzato, che ha il pregio della non distruttività, può in una certa misura sottostimare la produzione delle parcelle riscaldate, dal momento che la taratura sulla produzione, effettuata in parcelle di vegetazione esterne a quelle sperimentali, implica un rapporto uguale fra contatti e produzione nelle parcelle di controllo ed in quelle riscaldate.

4.4.6 Decomposizione

La decomposizione dei materiali organici è controllata da un complesso di fattori, fra i quali le condizioni climatiche (temperatura ed umidità), le caratteristiche dei tessuti e la struttura della comunità degli organismi decompositori sono quelli di maggiore importanza (Lavelle *et al.* 1993, Aerts 2006). I risultati di questo esperimento indicano che, in questi *habitat*, le caratteristiche chimiche e fisiche della necromassa delle diverse specie hanno un'influenza dominante sulla decomposizione a breve termine, mentre le condizioni microambientali hanno un effetto minore. In particolare, i dati sono in linea con la considerazione che la composizione chimica e le proprietà fisiche della necromassa fogliare differiscono considerevolmente fra le diverse forme di crescita (Hobbie 1996, Aerts & Chapin 2000, Quedsted *et al.* 2003, Dorrenpaal *et al.* 2005), e che in una sequenza dei tipi funzionali vegetali rispetto alla velocità di decomposizione, le briofite mostrano i tassi decisamente più lenti (Hobbie *et al.* 2000), seguite dagli arbusti decidui, dalle graminoidi ed infine dalle dicotiledoni erbacee (Cornelissen 1996, Quedsted *et al.* 2003, Dorrenpaal *et al.* 2005, Cornelissen *et al.* 2007a). Infatti, le maggiori differenze sono state riscontrate fra *Polytrichastrum* e le specie vascolari, fra le quali *Salix* ha mostrato una decomposizione decisamente inferiore rispetto a quella delle specie erbacee.

La differenza significativa fra la decomposizione dei materiali vegetali osservata nelle due comunità si ricollega all'effetto che le specie dominanti hanno sul microclima. Le briofite e le piante vascolari, infatti, non mostrano solamente una grande differenza nei tassi decompositivi, ma hanno anche effetti indiretti sui processi di decomposizione, attraverso l'influenza delle loro coperture e biomasse sui bilanci energetici ed idrici (Cornelissen *et al.* 2007b, Douma *et al.* 2007, Gornall *et al.* 2007). Verosimilmente l'effetto dell'umidità prevale su quello della temperatura in questi particolari ambienti, come testimoniato dalla maggiore decomposizione dei materiali vegetali osservata nella comunità dominata dal muschio, che con il suo denso tappeto trattiene e rende disponibile per gli organismi decompositori una maggiore quantità della risorsa idrica, e dall'assenza di un effetto significativo sulla decomposizione in risposta al riscaldamento

sperimentale. D'altra parte, la differenza nella decomposizione osservata fra le due comunità può essere funzione della diversa durata del periodo libero dalla neve; infatti, la durata della copertura nevosa in ambienti di tundra alpina, sebbene di secondaria importanza rispetto alle caratteristiche della necromassa, si è dimostrata associata positivamente con la decomposizione dei materiali vegetali (Baptist *et al.* 2010). Probabilmente l'assenza di un effetto significativo delle temperature sulla decomposizione deriva, almeno in parte, dal fatto che il riscaldamento riguarda la breve stagione di crescita, mentre la gran parte della perdita di materiale avviene durante il periodo di copertura nevosa (Bleak 1970, Baptist *et al.* 2010, Hobbie & Chapin 1996).

La modificazione delle concentrazioni percentuali di carbonio ed azoto dopo un anno di decomposizione è risultata differente nelle specie analizzate. Infatti, il muschio e l'arbusto hanno mostrato un calo delle concentrazioni di carbonio, mentre la variazione della concentrazione di questo elemento nella necromassa delle specie erbacee è risultata più ridotta. Inoltre, la concentrazione di azoto è diminuita solamente nella necromassa del muschio, mentre è aumentata in quella delle specie vascolari; tale aumento è probabilmente legato alla colonizzazione dei materiali vegetali da parte di organismi fungini, osservati in tutte le necromasse con l'eccezione di quelle del muschio. Di conseguenza, anche il rapporto fra carbonio ed azoto si è modificato dopo un anno di decomposizione, aumentando nella necromassa di *Polytrichastrum* e diminuendo in quella delle altre specie. Questo dato probabilmente comporta un aumento, nel tempo, della refrattarietà alla decomposizione dei tessuti muscinali e ad un comportamento opposto per quelli delle specie vascolari. Anche il rilascio di carbonio ed azoto mostra sensibili differenze fra le specie, essendo funzione sia della perdita di peso, che della modificazione della concentrazione degli elementi. La maggiore differenza rispetto alla perdita di peso è stata rilevata per il rilascio di azoto di *Salix*, che, marcatamente inferiore rispetto alla perdita percentuale di peso, porta il rilascio percentuale di azoto del salice sui livelli di quello del muschio. La comunità dominata dal muschio ha, complessivamente, valori maggiori della quantità totale di necromassa, carbonio e azoto rilasciati rispetto alla comunità dominata dal salice; tuttavia solo il rilascio totale degli elementi risulta

significativamente differente. Questi ultimi dati derivano sia dal quantitativo di necromassa di partenza delle due fitocenosi, notevolmente superiore nel polित्रичето, sia dal differente rilascio percentuale di elementi delle specie considerate.

4.4.7 Flussi di CO₂

La simulazione di riscaldamento ha evidenziato che l'aumento di temperatura incrementa sia l'assimilazione fotosintetica (GEP), che l'emissione respiratoria (ER) di CO₂ in entrambi gli ecosistemi. Tuttavia, considerando l'entità dell'effetto delle aumentate temperature sugli scambi di CO₂, le due fitocenosi mostrano rilevanti differenze. Infatti, sebbene le due comunità nella condizione naturale non differiscano riguardo ai tassi d'assimilazione ed emissione, nella condizione di riscaldamento sperimentale l'assimilazione di CO₂ cresce in maniera maggiore nella fitocenosi dominata dal salice (rispettivamente di circa 23 e 61% nel polित्रичето e nel saliceto), mentre l'emissione dello stesso gas aumenta in modo più marcato nella fitocenosi dominata dal muschio (rispettivamente di circa 76 e 57% nel polित्रичето e nel saliceto). Conseguentemente, anche il bilancio fra questi due processi (NEE) non mostra significative differenze fra le due comunità nella condizione naturale, mentre diventa sensibilmente diverso in seguito al riscaldamento. In particolare, entrambi gli ecosistemi rilasciano una maggiore quantità di CO₂ nell'atmosfera nelle ore notturne, mentre nelle ore diurne solo nella comunità dominata dal salice si osserva un significativo incremento della quantità di CO₂ assorbita dall'ecosistema. Questi risultati indicano che la comunità dominata dal muschio, in seguito al riscaldamento climatico, si sposterebbe verso la condizione di sorgente per la CO₂ atmosferica, dal momento che l'aumento dell'emissione non è compensato da un relativo incremento nell'assorbimento. Le correlazioni fra le temperature e gli scambi di CO₂ spiegano larga parte della variabilità presentata sia dall'assorbimento, che dall'emissione. Ovviamente l'assorbimento di CO₂ risulta più strettamente correlato con la temperatura dell'aria in entrambe le fitocenosi, sia nelle parcelle di controllo, che in quelle riscaldate, poiché i tessuti fotosintetici sono immersi nell'ambiente subaereo. Diversamente,

l'emissione di CO₂ ha mostrato, nella condizione naturale, una relazione più stretta con le temperature dell'aria nel polित्रичето e con le temperature del suolo nel saliceto; mentre nelle parcelle riscaldate di entrambe le fitocenosi l'emissione di CO₂ è risultata maggiormente correlata con le temperature medie. Nonostante con questo metodo di studio degli scambi gassosi non sia possibile discriminare il contributo relativo degli organismi autotrofi e di quelli eterotrofi all'emissione totale dell'ecosistema, forse non è casuale la corrispondenza fra la localizzazione della gran parte delle biomasse delle due comunità, sotterranea nel saliceto e subaerea nel polित्रичето, e la più stretta relazione dell'emissione respiratoria con le temperature del suolo nel saliceto e dell'aria nel polित्रичето. Sorprendentemente, le due comunità mostrano una convergenza, in risposta al riscaldamento, della più stretta correlazione fra le emissioni e le temperature medie; nel polित्रичето questo potrebbe dipendere da un aumento dell'importanza relativa della respirazione degli organismi eterotrofi, in larga parte sotterranei, mentre nel saliceto potrebbe essere dovuta ad un aumento maggiore dell'attività metabolica delle strutture subaeree rispetto a quelle sotterranee. Il bilancio netto stagionale fra le quantità di CO₂ assorbita ed emessa a livello dell'ecosistema, ricavato dai flussi in funzione delle temperature, indica che, nell'anno considerato, le due comunità nella condizione naturale si comportano come collettori per la CO₂ atmosferica, con assorbimenti fra loro molto simili. Tuttavia, in seguito a riscaldamento sperimentale il polित्रичето ed il saliceto mostrano una risposta opposta, con la comunità dominata dall'arbusto che incrementa la propria funzione di collettore per la CO₂ atmosferica, mentre quella dominata dal muschio diventa una sorgente per la concentrazione atmosferica dello stesso gas.

4.5 Conclusioni

Il riscaldamento sperimentale ha simulato un possibile incremento termico in linea con quelli previsti dai modelli climatici. Tuttavia, l'influenza della copertura vegetale ha determinato una leggera differenza nelle temperature sia del suolo, che dell'aria nelle due comunità analizzate, testimoniando ulteriormente l'effetto del tipo funzionale dominante sul microclima.

L'aumento della ricchezza in specie vascolari in risposta al riscaldamento, significativo solo nella comunità dominata dal salice, in larga parte deriva da una espansione di specie già presenti all'interno delle parcelle. La temperatura sembra promuovere una maggiore densità delle piante vascolari, ma probabilmente la lunghezza del periodo libero dalla neve esercita un controllo più stretto sulla ricchezza floristica di queste particolari fitocenosi. In relazione all'effetto positivo riscontrato sulla fenologia della crescita e della riproduzione, è ragionevole attendersi una espansione sia nel numero, che nella densità di popolazione delle specie vascolari attualmente limitate dalle temperature e dalla durata del periodo libero dalla neve.

Le differenti risposte della copertura delle specie dominanti e di quelle subordinate nelle due fitocenosi porta ad ipotizzare che questi *habitat* potranno subire differenti alterazioni nella loro struttura, derivanti dalle capacità competitive specie-specifiche. Tali probabili alterazioni della struttura delle comunità comporteranno necessariamente una modificazione delle proprietà funzionali, vista la diversa influenza delle forme di crescita sui processi di produzione e decomposizione del materiale organico.

Tuttavia, a livello di vegetazione, il leggero incremento in risposta all'aumento delle temperature di questi processi potrebbe essere limitato od annullato dall'effetto di altri fattori ambientali. Ad esempio, la produzione primaria potrebbe trovare un limite nella disponibilità di nutrienti, così come la decomposizione potrebbe dipendere in misura maggiore dalle precipitazioni piuttosto che dalle temperature. Inoltre, sia la produzione che la decomposizione di queste comunità sembrano fortemente influenzate, ma con effetti opposti, dalla durata del periodo libero dalla neve.

Considerando gli scambi ecosistemici di CO₂, le risposte a breve termine in seguito al riscaldamento mostrate dalle due comunità differiscono in maniera radicale, nonostante le aumentate temperature incrementino l'assorbimento e l'emissione di CO₂ in entrambe le fitocenosi. Infatti, considerando gli effetti del riscaldamento sul bilancio netto degli scambi gassosi, mentre la comunità dominata da *Salix herbacea* parrebbe caratterizzata da una risposta di retroazione negativa, in quella con dominanza di *Polytrichastrum sexangulare* sembrerebbe instaurarsi un meccanismo di retroazione positivo, in cui la causa che ha determinato il riscaldamento, ossia l'aumento della concentrazione atmosferica di CO₂, verrebbe ulteriormente incrementata dagli effetti prodotti su questo ecosistema.

5 Conclusioni generali

I dati raccolti confermano l'influenza dei diversi tipi funzionali vegetali sul microclima e sulle caratteristiche strutturali ed i processi funzionali degli ecosistemi. In particolare, i vari modelli di crescita, determinando una differenza nella distribuzione delle biomasse, influiscono sulle temperature dell'ambiente nel quale le piante vivono. Inoltre la variabilità interspecifica nelle caratteristiche chimiche e fisiche dei tessuti vivi e morti, è il fattore di maggiore importanza nei processi di decomposizione. Come conseguenza, le caratteristiche dei tessuti vegetali influenzano fortemente il ciclo degli elementi nell'ecosistema, producendo, nel tempo, notevoli differenze nelle quantità di elementi stoccati nel suolo delle diverse comunità.

La durata del periodo vegetativo e le basse temperature sono fattori limitanti per la presenza e l'abbondanza delle specie in queste particolari fitocenosi. Considerando gli effetti prodotti dal riscaldamento sulla ricchezza, la fenologia e la copertura delle specie, è ipotizzabile che l'attuale fase di riscaldamento climatico produrrà un generale aumento nel numero e nella densità di popolazione delle specie vascolari. Queste alterazioni produrranno maggiori effetti sulla struttura della comunità dominata dal muschio rispetto a quella dominata dall'arbusto, in funzione del differente impatto della competizione sulle specie dominanti. Le possibili modificazioni dalle caratteristiche strutturali determineranno una conseguente modificazione delle attuali proprietà funzionali degli ecosistemi. Tuttavia, l'entità di questo cambiamento dipenderà dal grado di limitazione che le nuove condizioni ambientali eserciteranno sui processi di produzione e decomposizione, che determinano sia il flusso di energia, che il ciclo della materia negli ecosistemi.

Infine, il riscaldamento potrà produrre, nell'immediato futuro, un effetto opposto in *habitat* diversi, e la forma di crescita dominante la componente vegetale dell'ecosistema sembra avere un ruolo fondamentale nel determinare la direzione e l'entità di questi cambiamenti.

6 Bibliografia

Aerts R (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50: 29-37.

Aerts R (2006) The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology* 94: 713-724.

Aerts R, Chapin FS (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.

Aeschimann D, Lauber K, Moser DM, Theurillat J-P (2004) *Flora alpina*. Zanichelli, Bologna.

Albertini R (1955) *Contributo alla conoscenza della morfologia crionivale del Gruppo Ortles-Cevedale*. Studi sui fenomeni crionivali delle Alpi Italiane, Fondazione per i problemi montani dell'Arco Alpino, n.11, Parma.

Andreatta C (1954) *La val di Pejo e la catena Vioz-Cevedale*. Acta Geologica Alpina, n. 5. Bologna. 336 pp.

Arnone JA III, Körner C (1997) Temperature adaptation and acclimation potential of leaf dark respiration in two species of *Ranunculus* from warm and cold habitats. *Arctic and Alpine Research* 29: 122-125.

Atkin OK, Edwards EJ, Loveys BR (2000) Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist* 147: 141-154.

Atkin OK, Scheurwater I, Pons TL (2006) High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric. *Global Change Biology* 12: 500-515.

Baptist F, Yoccoz NG, Choler P (2010) Direct and indirect control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient. *Plant and Soil* 328: 397-410.

Bassin S, Volk M, Suter M, Buchmann N, Fuhrer J (2007) Nitrogen deposition but not ozone affects productivity and community composition of subalpine grassland after 3 yr of treatment. *New Phytologist* 175: 523-534.

Bell KL, Bliss LC (1979) Autecology of *Kobresia bellardii*: why winter snow accumulation limits local distribution. *Ecological Monographs* 49: 377-402.

Beniston M (1997) Variation of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: links to changes in large-scale climatic forcings. *Climate Change* 36: 281-300.

Beniston M (2005) Mountain climates and climatic change: an overview of processes focusing on the European Alps. *Pure and Applied Geophysics* 162: 1587-1606.

Beniston M (2006) Mountain weather and climate: A general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia* 562: 3-16.

Berruti G (1981) *Geologia del territorio bresciano. Itinerari geologici dal pedemonte al passo del Gavia*. Grafo Edizioni, Brescia.

Berthelot M, Friedlingstein P, Ciais P, Dufresne JL, Monfray P (2005) How uncertainties in future climate change predictions translate into future terrestrial carbon fluxes. *Global Change Biology* 11: 959-70.

Billings WD, Bliss LC (1959) An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology* 40: 388-397.

Björk RG, Molau U (2007) Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39: 34-43.

Bleak AT (1970) Disappearance of plant material under winter snow cover. *Ecology* 51: 915-917.

Bliss LC (1963) Alpine plant communities of the Presidential Range, New Hampshire. *Ecology* 40: 678-697.

Bliss LC (1971) Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-438.

Bowman WD (1992) Input and storage of nitrogen in winter snowpack in an alpine ecosystem. *Arctic and Alpine Research* 24: 211-215.

Bowman WD, Bahn L, Damm M (2003) Alpine landscape variation in foliar nitrogen and phosphorus concentrations and the relation to soil nitrogen and phosphorus availability. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35: 144-149.

Bowman WD, Theodose TA, Fisk MC (1995) Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community response to environmental change. *Oecologia* 101: 217-227.

Braun-Blanquet J (1932) *Plant sociology: the study of plant communities*. McGraw-Hill, New York, 439 pp.

Braun-Blanquet J (1964) *Pflanzensoziologie*. 3. Auflage. Springer, Wien.

Brooks A, Farquhar GD (1985) Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* 165: 397-406.

Callaghan TV, Collins NJ, Callaghan CH (1978) Photosynthesis, growth and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. *Oikos* 31: 73-88.

Cao MK, Woodward FI (1998) Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature* 393: 249-252.

Cebon P, Dahinde U, Davies HC, Imboden D, Jaeger CC (1998) *View from the Alps: Regional Perspectives on Climate Change*. The MIT Press, Cambridge.

Chapin FS III, Autumn K, Pugnaire F (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142: 578-592.

Chapin FS III, Bret-Harte MS, Hobbie SE, Zhong HL (1996) Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7: 347-358.

Chapin FS III, Eugster W, McFadden JP, Lynch AH, Walker DA (2000a) Summer differences among arctic ecosystems in regional climate forcing. *Journal of Climate* 13: 2002-2010.

Chapin FS III, McGuire AD, Randerson J, Pielke RA Sr, Baldocchi DD, Hobbie SE, Roulet N, Eugster W, Kasischke ES, Rastetter EB, Zimov SA, Running SW (2000b) Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system. *Global Change Biology* 6 (Suppl. 1): 211-223.

Chapin FS III, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer K, Laundre JA (1995) Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76: 694-711.

Chapin FS III, Sturm M, Serreze MC, McFadden JP, Key JR, Lloyd AH, McGuire AD, Rupp TS, Lynch AH, Schimel JP, Beringer J, Chapman WL, Epstein HE, Euskirchen ES, Hinzman LD, Jia G, Ping C-L, Tape KD, Thompson CDC, Walker DA, Welker JM (2005) Role of land-surface changes in arctic summer warming. *Science* 310: 657-660.

Choler P (2005) Consistent shifts in alpine plant traits along a mesotopographical gradient. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 37: 444-453.

Cooper EJ, Dullinger S, Semenchuk P (2011) Late snowmelt delays plant development and results in lower reproductive success in the High Arctic. *Plant Science* 180: 157-167.

Cornelissen JHC (1996) An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573-582.

Cornelissen JHC, Lang SI, Soudzilovskaia NA, During HJ (2007b) Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany* 99: 987-1001.

Cornelissen JHC, Perez Harguindeguy N, Diaz S, Grime JP, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143: 191-200.

Cornelissen JHC, van Bodegom PM, Aerts R, Callaghan TV, Van Logtestijn RSP, Alatalo J, Chapin FS, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, Hartley AE, Hik DS, Hofgaard A,

Jónsdóttir IS, Karlsson S, Klein JA, Laundre J, Magnusson B, Michelsen A, Onipchenko VG, Quested HM, Sandvik SM, Schmidt IK, Shaver GR, Solheim B, Soudzilovskaia NA, Stenström A, Tolvanen A, Totland Ø, Wada N, Welker JM, Zhao X, Meeting of Litter Team (2007a) Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters* 10: 619-627.

Cramer W, Bondeau A, Woodward FI, Prentice IC, Betts RA, Brovkin V, Cox PM, Fisher V, Foley JA, Friend AD, Kucharik C, Mark R Lomas MR, Ramankutty N, Sitch S, Smith B, White A, Young-Molling C (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7: 357-373.

Crowley TJ (2000) Causes of climate change over the past 1000 yr. *Science* 289: 270-277.

Dorrenpaal E (2007) Are plant growth-form-based classifications useful in predicting northern ecosystem carbon cycling feedbacks to climate change? *Journal of Ecology* 95: 1167-1180.

Dorrenpaal E, Cornelissen JHC, Aerts R, Wallen B, van Logtestijn RSP (2005) Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology* 93: 817-828.

Douma JC, van Wijk MT, Lang SI, Shaver GR (2007) The contribution of mosses to the carbon and water exchange of arctic ecosystems: quantification and relationships with system properties. *Plant Cell and Environment* 30: 1205-1215.

Dowson TE (1990) Spatial and physiological overlap of three co-occurring alpine willows. *Functional Ecology* 4: 13-25.

Dunne JA, Harte J, Taylor KJ (2003) Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs* 73: 69-86.

Dye DG (2002) Variability and trends in the annual snow-cover cycle in Northern Hemisphere land areas, 1972-2000. *Hydrological Processes* 16: 3065-3077.

Epstein HE, Calef MP, Walzer MD, Chapin III FS, Starfield AM (2004) Detecting changes in arctic tundra plant communities in response to warming over decadal time scale. *Global Change Biology* 10: 1325-1334.

Faegri K (1957) Review: Snow-Bed Vegetation. *Ecology* 38: 668-669.

Fenaroli L (1968) *Flora delle Alpi*. Giunti, Firenze.

Forbes BC, Macias Fauria M, Zetterberg P (2010) Russian Arctic warming and “greening” are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology* 16: 1542-1554.

Fox JL (1991) Forage quality of *Carex macrochaeta* emerging from Alaskan alpine snowbanks through the summer. *American Midland Naturalist* 126: 287-293.

Friedlingstein P, Cox P, Betts R, Bopp L, von Bloh W, Brovkin V, Cadule P, Doney S, Eby M, Fung I, Bala G, John J, Jones C, Joos F, Kato T, Kawamiya M, Knorr W, Lindsay K, Matthews HD, Raddatz T, Rayner P, Reick C, Roeckner E, Schnitzler KG, Schnur R, Strassmann K, Weaver AJ, Yoshikawa C, Zeng N (2006) Climate-carbon cycle feedback analysis: results from the (CMIP)-M-4 model intercomparison. *Journal of Climate* 19: 3337-3353.

Galen C, Stanton ML (1999) Seedling establishment in alpine buttercup under experimental manipulations of growing-season length. *Ecology* 80: 2033-2044.

Gitay H, Noble IR (1997) What are plant functional types and how should we seek them? In: *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* (eds Smith TM, Shugart HH, Woodward FI), pp. 3-19. Cambridge University Press, Cambridge.

Gjaerevoll O (1956) The plant communities of the Scandinavian alpine snow-bed. *Kongel. Norske Videnskabers Selsk. Skrifter* 1: 1-405.

Gornall JL, Jónsdóttir IS, Woodin SJ, van der Wal R (2007) Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia* 153: 931-941.

Gottfried M, Pauli H, Grabherr G (1999) Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: a new view of the alpine-nival ecotone. *Arctic and Alpine Research* 30: 207-221.

Grace J (2004) Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology* 92: 189-202.

Gregnanin A, Montrasio A (2002) Struttura ed evoluzione delle Unità Austroalpine. In: *Alpi e Prealpi Lombarde-11 itinerari* (ed. Cita MB). Collana Guide Geologiche Regionali Società Geologica Italiana, BE-MA, Milano.

Grogan P, Chapin FS III (2000) Initial effects of experimental warming on above-and belowground components of net ecosystem CO₂ exchange in arctic tundra. *Oecologia* 125: 512-520.

Groisman, P. Y., and Davies, T. D., 2001: Snow cover and climate systems. In: *Snow Ecology* (eds Jones HG, Pomeroy JW, Walker DA, Hoham RW), pp. 1-44. Cambridge University, Cambridge.

Guisan A, Holten JL, Spichiger R, Tessier L (1995) *Potential Ecological Impacts of Climate Change in the Alps and Fennoscandian Mountains*. Conservatoire et Jardin botaniques, Genève, 194 pp.

Gunn S, Farrar JF (1999) Effects of a 4°C increase in temperature on partitioning of leaf area and dry mass, root respiration and carbohydrates. *Functional Ecology* 13 (Suppl. 1): 12-20.

Güsewell S (2004) N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164: 243-266.

Güsewell S, Gessner MO (2009) N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology* 23:211-219.

Hansen JR, Ruedy J, Glascoe J, Sato M (1999) GISS analysis of surface temperature change. *Journal of Geophysical Research* 104: 30997-31022.

Harte J, Shaw R (1995) Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment. *Science* 267: 876-880.

Harte J, Torn MS, Chang FR, Feifarek B, Kinzig AP, Shaw R, Shen K (1995) Global warming and soil microclimate: results from a meadow-warming experiment. *Ecological Applications* 5: 132-50.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

Hiller B, Nuebel A, Broll G, Holtmeier FK (2005) Snowbeds on Silicate Rocks in the Upper Engadine (Central Alps, Switzerland) - Pedogenesis and Interactions among Soil, Vegetation, and Snow Cover. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 37: 465-476.

Hobbie SE (1996) Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66: 503-522.

Hobbie SE, Chapin FS (1996) Winter regulation of tundra litter carbon and nitrogen dynamics. *Biogeochemistry* 35: 327-338.

Hobbie SE, Schimel JP, Trumbore SE, Randerson JR (2000) Controls over carbon storage and turnover in high-latitude soils. *Global Change Biology* 6: 196-210.

Hülber K, Winkler M, Grabherr G (2010) Intraseasonal climate and habitat-specific variability controls the flowering phenology of high alpine plant species. *Functional Ecology* 24: 245-252.

Huntley B (1991) How Plants Respond to Climate Change: Migration Rates, Individualism and the Consequences for Plant Communities. *Annals of Botany* 67 (Suppl. 1): 15-22.

Ineson P, Benham DG, Poskitt J, Harrison AF, Taylor K, Woods C (1998) Effects of climate change on nitrogen dynamics in upland soils. II. A soil warming study. *Global Change Biology* 4: 153-162.

IPCC (2007a) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL), Cambridge University Press, Cambridge, UK/New York, NY, USA, 996 pp.

IPCC (2007b) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate*

Change (eds Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ, Hanson CE), Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976 pp.

Ito A (2005) Climate-related uncertainties in projections of the 21st century terrestrial carbon budget: Off-line model experiments using IPCC greenhouse gas scenarios and AOGCM climate projections. *Climate Dynamics* 24: 435-448.

Jamoni PG (2008) *Funghi alpini delle zone alpine superiori ed inferiori*. Associazione Micologica Bresadola, Trento.

Jarvis PG, Linder S (2000) Constraints to growth of boreal forests. *Nature* 405: 904-905.

Johnson LC, Shaver GR, Cades DH, Rastetter E, Nadelhoffer K, Giblin A, Laundre J, Stanley A (2000) Plant carbon–nutrient interactions control CO₂ exchange in Alaskan wet sedge tundra ecosystems. *Ecology* 81: 453-469.

Johnson PL, Billings WD (1962) The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns. *Ecological Monographs* 32: 105-135.

Jonasson S (1983) The point intercept method for non-destructive estimation of biomass. *Phytocoenologia* 11: 385-388.

Jonasson S (1988) Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos* 52: 101-106.

Kennedy D (2004) Climate change and climate science. *Science* 304: 1565.

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

Körner C (1989) The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia* 81: 623-632.

Körner C (1994) Impact of atmospheric changes on high mountain vegetation. In: *Mountain environments in changing climates* (ed. Beniston M), pp. 155-166. Routledge, London, New York.

Körner C, Ohsawa M, Spehn S, Berge E, Bugmann H, Groombridge B, Hamilton L, Hofer T, Ives J, Jodha N, Messerli B, Pratt J, Price M, Reasoner M, Rodgers A, Thonell J, Yoshino M, Baron J, Barry R, Blais J, Bradley R, Hofstede R, Kapos V, Leavitt P, Monson R, Nagy L,

Schindler D, Vinebrooke R, Watanabe T (2005) Mountain Systems. Chapter 24. In: *Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group. Ecosystems and Human Well-being*, Vol. 1. Island Press, Washington, DC, USA.

Kudo G (1991) Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic and Alpine Research* 23: 436-443.

Kudo G, Ito K (1992) Plant distribution in relation to the length of the growing season in a snow-bed in the Taisetsu Mountains, northern Japan. *Vegetatio* 98: 165-174.

Kudo G, Molau U, Wada N (2001) Leaf-trait variation of tundra plants along a climatic gradient: An integration of responses in evergreen and deciduous species. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 33: 181-190.

Kudo G, Nordenhall U, Molau U (1999) Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production, and shoot growth of alpine plants: Comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. *Ecoscience* 6: 439-450.

Larcher W (1983) Ökophysiologische Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen. *Berichte der Deutschen Gesellschaft* 96: 73-85.

Lavelle P, Blanchart E, Martin A, Martin S (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems – application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25: 130-150.

Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.

Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.

Lucht W, Prentice IC, Myneni RB, Sitch S, Friedlingstein P, Cramer W, Bousquet P, Buermann W, Smith B (2002) Climatic control of the high-latitude vegetation greening trend and Pinatubo effect. *Science* 296: 1687-1689.

Luo Y (2007) Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 683-712.

Luo Y, Wan S, Hui F, Wallace LL (2001) Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature* 413: 622-25.

Luo Y, Zhou X (2006) *Soil Respiration and the Environment*. Academic/Elsevier, San Diego, 328 pp.

Mann ME, Bradley RS, Hughes MK (1998) Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries. *Nature* 397: 779-787.

Marion GM, Henry GHR, Freckman DW, Johnstone J, Jones G, Jones MH, Levesque E, Molau U, Mølgaard P, Parsons AN, Svoboda J, Virginia RA (1997) Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* 3 (Suppl. 1): 20-32.

Meir P, Cox P, Grace J (2006) The influence of terrestrial ecosystems on climate. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 254-260.

Melillo JM, Steudler PA, Aber JD, Newkirk K, Lux H, Bowles FP, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S (2002) Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science* 298: 2173-2176.

Molau U, Nordenhäll U, Eriksen B (2005) Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: a 10-Year study from Swedish Lapland. *American Journal of Botany* 92: 422-431.

Moorcroft PR (2006) How close are we to a predictive science of the biosphere? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 400-407.

Myneni RB, Keeling CD, Tucker CJ, Asrar G, Nemani RR (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386: 698-702.

Norby RJ, Hartz-Rubin JS, Verbrugge MJ (2003) Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 9: 1792-1801.

- Odland A, Munkejord HK (2008) Plants as indicators of snow layer duration in southern Norwegian mountains. *Ecological Indicators* 8: 57-68.
- Onipchenko VG, Semenova GV (1995) Comparative analysis of the floristic richness of alpine communities in the Caucasus and the Central Alps. *Journal of Vegetation Science* 6: 299-304.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
- Pearcy RW, Ehleringer J (1984) Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant Cell and Environment* 7: 1-13.
- Pignatti S (1982). *Flora d'Italia*. Edagricole, Bologna.
- Pignatti S (1995) *Ecologia Vegetale*. UTET, Torino.
- Pignatti S, Pignatti E (1958) Un'escursione al Passo di Gavia. *Archivio Botanico e Biogeografico Italiano* 3: 137-153.
- Proctor MCF (1980) Diffusion resistances in bryophytes. In: *Plants and their atmospheric environment* (eds Grace J, Ford ED, Jarvis PG), pp. 219-229. Blackwell, Oxford.
- Quested HM, Cornelissen JHC, Press MC, Callaghan TV, Aerts R, Trosien F, Riemann P, Gwynn-Jones D, Kondratchuk A, Jonasson SE (2003) Decomposition of Sub-Arctic Plants with Differing Nitrogen Economies: A Functional Role for Hemiparasites. *Ecology* 84: 3209-3221.
- Raunkiaer C (1934) *The life forms of plants*. Clarendon, Oxford.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchell MJ, Hartley AE, Cornelissen JHC, Gurevitch J (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: 543-562.

Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

Saleska SR, Shaw MR, Fisher ML, Dunne JA, Still CJ, Holman L, Harte J (2002) Plant community composition mediates both large transient decline and predicted long-term recovery of soil carbon under climate warming. *Global Biogeochemical Cycles* 16:1055.

Sanz-Elorza M, Dana ED, Gonzalez A, Sobrino E (2003) Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany* 92: 273-280.

Schöb C, Kammer PM, Choler P, Veit H (2009) Small-scale plant species distribution in snowbeds and its sensitivity to climate change. *Plant Ecology* 200: 91-104.

Scott D, Billings WD (1964) Effects of environmental factors on standing crop and productivity of an alpine tundra. *Ecological Monographs* 34: 243-270.

Shaver GR, Billings WD, Chapin FS, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Oechel WC, Rastetter EB (1992) Global change and the carbon balance of Arctic ecosystems. *Bioscience* 42: 433-441.

Shaver GR, Bret-Harte SM, Jones MH, Johnstone J, Gough L, Laundre J, Chapin FS III (2001) Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology* 82: 3163-3181.

Shaver GR, Canadell J, Chapin FS III, Gurevitch J, Harte J, Henry G, Ineson P, Jonasson S, Melillo J, Pitelka L, Rustad L (2000) Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *Bioscience* 50: 871-882.

Shaver GR, Chapin FS III (1991) Production: Biomass Relationships and Element Cycling in Contrasting Arctic Vegetation Types. *Ecological Monographs* 61: 1-31.

Shaver GR, Johnson LC, Cades DH, Murray G, Laundre JA, Rastetter EB, Nadelhoffer KJ, Giblin AE (1998) Biomass and CO₂ flux in wet sedge tundras: response to nutrients, temperature, and light. *Ecological Monographs*. 68: 75-99.

Shaver GR, Laundre J (1997) Exsertion, elongation, and senescence of leaves of *Eriophorum vaginatum* and *Carex bigelowii* in Northern Alaska. *Global Change Biology* 3 (Suppl. 1): 146-157.

Sherry RA, Zhou X, Hui D, Gu S, Arnone JA III, Schimel DS, Verburg PS, Wallace LL, Luo Y (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 104: 198-202.

Shimono Y, Kudo G (2003) Intraspecific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between Alpine fellfield and snowbed habitats. *Annals of Botany* 91: 21-29.

SISS (1985) *Metodi normalizzati di analisi del suolo*. Edagricole, Bologna.

Skogland T (1984) Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarctic Ecology* 7: 345-379.

Soudzilovskaia NA, Onipchenko VG, Cornelissen JHC, Aerts R (2005) Biomass production, N:P ratio and nutrient limitation in an Caucasian alpine tundra plant community. *Journal of Vegetation Science* 16: 399-406.

Southwood TRE (1988) Tactics, strategy and templets. *Oikos* 52: 3-18.

Stanton ML, Rejmanek M, Galen C (1994) Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the Mosquito Range, Colorado, USA. *Arctic and Alpine Research* 26: 364-374.

Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.

Strurm M (2010) Le piante artiche soffrono il caldo. *Le Scienze* 503: 88-95.

Sturges DL (1989) Response of mountain big sagebrush to induced snow accumulation. *Journal of Applied Ecology* 26: 1035-1042.

Sturm M, Racine C, Tape K (2001) Climate change: Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411: 546-547.

Taiz L, Zeiger E (2002) *Plant physiology*. Sinauer, Sunderland.

Tallis JH (1959) Studies in the biology and ecology of *Rhacomitrium lanuginosum* Brid. II. Growth, reproduction and physiology. *Journal of Ecology* 47: 325-350.

Tape K, Sturm M, Racine C (2006) The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12: 686-702.

Theurillat J-P, Guisan A (2001) Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change* 50: 77-109.

Thomas RJ, Schiele EM, Scheirer DC (1988) Translocation in *Polytrichum commune* (Bryophyta) I. Conduction and allocation of photoassimilates. *American Journal of Botany* 75: 275-281.

Tomaselli M (1991) The snow-bed vegetation in the Northern Apennines. *Vegetatio* 94: 177-189.

Tomaselli M (2004) Flora e Vegetazione. In: *Quaderni Habitat* (eds Cosentino A, La Posta A, Morandini C, Muscio G), Museo Friulano di Storia Naturale, Udine.

Turetsky MR (2003) The Role of Bryophyte in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist* 106: 395-409.

Van Wijk MT, Clemmensen KE, Shaver GR, Williams M, Callaghan TV, Chapin FS III, Cornelissen JHC, Gough L, Hobbie SE, Jonasson S (2004) Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology* 10: 105-123.

Vonlanthen CM, Kammer PM, Eugster W, Bühler A, Veit H (2006) Alpine vascular plant species richness: the importance of daily maximum temperature and pH. *Plant Ecology* 184: 13-25.

Wahlenberg G (1813) *De vegetatione et climate in Helvetia septentrionali inter flumina Rhenum at Arolam observatis*. Orell & Füssli, Zürich, CH.

Wan S, Hui D, Wallace LL, Luo Y (2005) Direct and indirect effects of experimental warming on ecosystem carbon processes in a tallgrass prairie. *Global Biogeochemical Cycles* 19:GB2014.

Wan S, Luo Y, Wallace LL (2002) Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie. *Global Change Biology*. 8: 754-768.

Welker JM, Fahnestock JT, Henry GHR, O'Dea KW, Chimner RA (2004) CO₂ exchange in three Canadian high arctic ecosystems: response to long-term experimental warming. *Global Change Biology* 10: 1981-1995.

Weltzin JF, Bridgham SD, Pastor J, Chen J, Harth C (2003) Potential effects of warming and drying on peatland plant community composition. *Global Change Biology* 9: 141-151.

Westhoff V (1970) Vegetation study as a branch of biological science. *Misc. Papers Landbouwhogeschool Wageningen* 5: 11-30.

Wijk S (1986) Performances of *Salix herbacea* in an alpine snowbed gradient. *Journal of Ecology* 74: 675-684.

Wookey PA, Aerts R, Bardgett RD, Baptist F, Bråthen KA, Cornelissen JHC, Gough L, Hartley IP, Hopkins DW, Lavorel S, Shaver G (2009) Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change. *Global Change Biology* XX: 1-20.

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior R, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villa R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

Zhang W, Parker K, Luo Y, Wan S, Wallace LL, Hu S (2005) Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology* 11: 266-277.