

Endemismo e vicarismo nelle Alpi Carniche

1. PREMESSE

1.1 *Limiti geografici*

Consideriamo Alpi Carniche il complesso orografico compreso tra i corsi della Drava e della Gail a nord, del torrente Padola, fiume Piave e torrente Meschio a ovest, dei fiumi Fella - Tagliamento a est.

In questo contesto prenderemo in esame anche l'avanterra carnica, costituito dall'alta pianura friulana e dalla fascia superiore delle risorgive, a causa delle sue intime connessioni prodottesi nel passato e per i continui scambi nel presente con l'entroterra montano.

1.2 *Tipi litologici*

In ordine decrescente d'importanza si possono distinguere i seguenti tre gruppi aventi rilievo sulla distribuzione delle specie:

- calcarei e calcari dolomitici
- arenarie e argilloscisti
- dolomie e marne gessifere

1.3 *Tipi climatici*

Le Alpi Carniche presentano le seguenti caratteristiche:

- minimo assoluto delle precipitazioni durante i mesi invernali
- lieve minimo delle precipitazioni durante i mesi estivi, che è però lungi dall'avvicinarsi a valori di siccità.

Se si adotta la classificazione di WALTER e LIETH in REHDER (1965) le condizioni climatiche del territorio carnico possono venire ripartite fra i seguenti tipi climatici fondamentali:

a) quello umido di transizione fra il tipo vallivo insubrico V e il clima montano VI(X), con temperature annue medie fra 9-10°C. Questo tipo, indicato con [VI 1 A] nello schema di REHDER cit., lo si trova a Claut (Fig. 1) e generalmente lungo tutta la parte esterna. In via eccezionale risale le valli fino a lambire la catena carnica principale (v. Paularo).

b) quello oscillante fra il clima centroeuropeo VI A e centroeuropeo montano più umido VI(X)3, che nelle Alpi orientali coincidono con il cingolo *Fagus-Abies*. Le temperature medie annue sono comprese fra i 5-8°C (Sauris Fig. 2, Santo Stefano, Passo Mauria, Sappada).

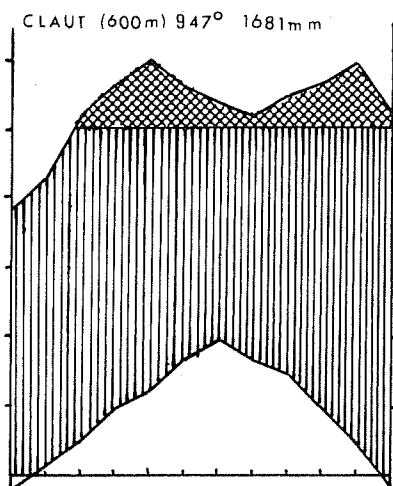


FIG. 1 - Diagramma ombrotermico di Claut (Prealpi Carniche).

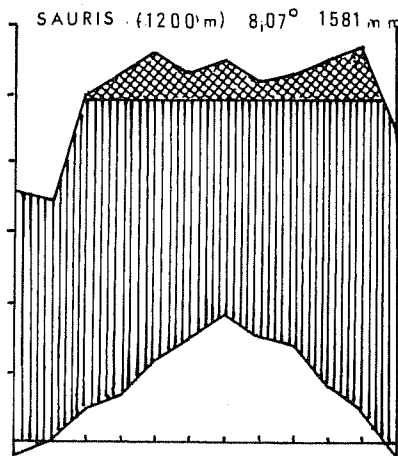


FIG. 2 - Diagramma ombrotermico di Sauris (Alpi Carniche).

Anche l'indice di continentalità igrica di GAMS può trovare utile applicazione per suddividere le Alpi Carniche in due grandi fasce fitoclimatiche naturali che giustificano altresì la presenza di certe specie e l'assenza di certe altre. Nella prima zona, compresa fra le isoepire 5-10°, alle alte precipitazioni si associano le temperature più miti; la seconda, inclusa fra le isoepire 10-14°, copre le restanti Alpi Carniche.

La prima zona isoeperica comprende la maggior parte delle specie illiricomediterranee termofile presenti nel territorio carnico. Nella seconda diventa poco probabile l'orizzonte del *Piceetum*, per non parlare della possibile presenza di cembrete, che sarebbe compatibile appena con valori superiori alla isoepera di 50°.

Teoricamente queste formazioni potrebbero presentarsi nei territori più interni (alta Val Tagliamento e alta Val Degano).

Quasi sempre invece le peccete naturali, invero molto scarse, sono riconducibili a particolari condizioni topo-microclimatiche (inversione di temperatura) dovute a morfologie di dettaglio (doline, valli incassate e strette) o comunque al prevalere del clima locale su quello regionale.

1.4 *Suddivisione fitogeografica delle Alpi Carniche*

In base ai dati accumulati in questi ultimi anni possiamo tentare di abbozzare una suddivisione fitogeografica delle Alpi Carniche fondata su alcuni importanti « reattivi floristici » distribuiti in areotipi significativi (POLDINI, 1974), (Fig. 3).

Avremo così:

— 1. Settore intralpico (centroalpino e endocarnico), corrispondente alla catena carnica principale della displuviale Gail-Tagliamento, sulla quale si concentrano alcuni elementi artico-alpini (boreoalpini) (*Carex paupercula*, *Lloydia serotina*, *Oxyria digyna*, *Cerastium cerastoides*, *Ranunculus glacialis*, *Ligusticum mutellina*, *Saussurea alpina*, ecc.) e gli elementi alpino-altaici (*Avenochloa versicolor*, *Silene rupestris*, *Astragalus australis*, *Viola pinnata*, *Pleurogyne carinthiaca*, ecc.), alcuni dei quali ossifili, che sono stati favoriti nella loro penetrazione verso oriente dagli affioramenti argillosi paleozoici della catena carnica principale.

— 2. Settore esalpico, a sua volta suddivisibile in

a) sottosettore nordillirico (julico), costituito dalle Alpi di Moggio (Alpi d'Incaroio), nel quale talune specie nordilliriche di notevole significato corologico hanno il loro limite occidentale di distribuzione (*Ranunculus traunfellneri*, *Papaver alpinum* subsp. *ernestimayeri*, *Saxifraga tenella*, *Frangula rupestris*, *Campanula pyramidalis*, *C. zoyssii*, *Centaurea haynaldii*, *Homogyne sylvestris*).

b) sottosettore gardesano-dolomitico (insubrico), formato per buona parte dalle Prealpi Clautane. E' contraddistinto da una serie di specie a gravitazione benacense (Lago di Garda e M. Balbo) (*Festuca alpestris*, *F. spectabilis*, *Carex austroalpina*, *Aquilegia tha-*

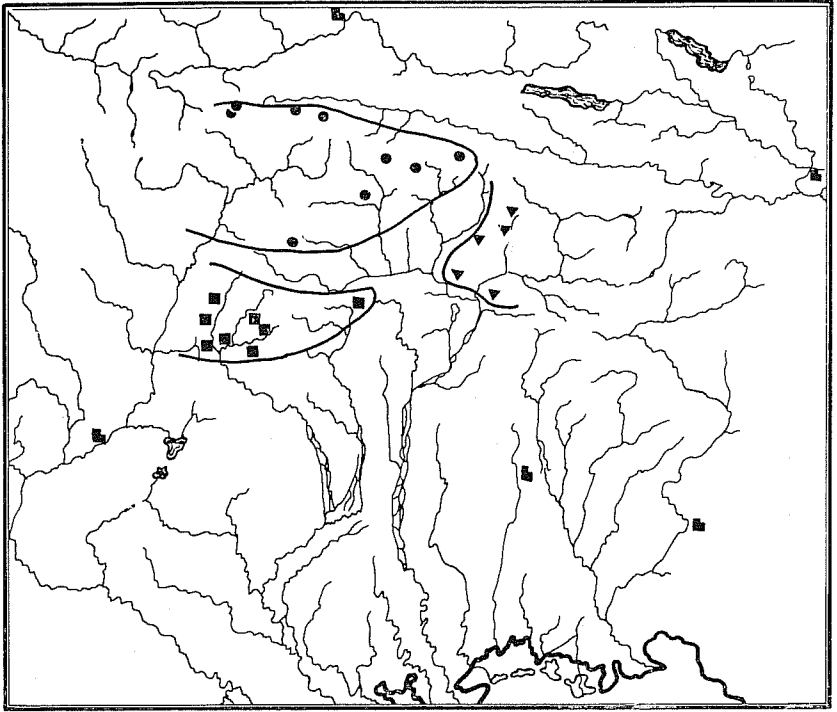


FIG. 3 - Esempi di areotipi: endocarnico (*Oxyria digyna*, punteggiato), esocarnico insubrico (*Festuca spectabilis* a quadretti), esocarnico julico (*Homogyne sylvestris* a triangoli).

lictrifolia, *Ranunculus venetus*, *Hymenolobus pauciflorus*, *Lembotropis emeriflora*, *Primula tyrolensis*, *Euphrasia portae*, *Galium margaritaceum*, *Campanula morettiana*, *Leontodon tenuiflorus*).

Accanto a questi due settori principali si possono individuare un settore mesocarnico e uno avancarnico secondo lo schema proposto (POLDINI, 1974 cit.).

Da questo primo tentativo di inquadramento fitogeografico risultano alcune importanti considerazioni:

1) le Alpi Carniche non costituiscono un gruppo omogeneo dal punto di vista storico-floristico;

2) esse formano un territorio di mediazione tra due dei più importanti centri dell'endemismo alpico: le Alpi sudorientali sensu ENGLER (1901) e il distretto insubrico.

In conclusione sembra che la partizione più soddisfacente delle Alpi Carniche sia quella che contrappone una fascia di catene interne (sistema endocarnico, intralpico), priva o scarsa di forme endemiche, a una fascia esterna (sistema esocarnico, esoalpico), ricchissima in entità locali sia di tipo steno- che euriendemico. Evidentemente queste situazioni vanno ricollegate al glacialismo quaternario; il sistema interno dà l'impressione di costituire un territorio fortemente devastato, che è stato successivamente ripopolato da flussi migratori occidentali (?). Per contro, il sistema esalpico nel suo insieme può venire considerato quale enorme caso di sopravvivenza sia per singoli ceppi antichi (terziari) che per interi popolamenti vegetali. E' chiaro che queste constatazioni, estensibili a tutto l'arco alpino, sono già implicite a ogni suddivisione delle Alpi in meridionali e settentrionali. E' altrettanto palese che le partizioni longitudinali non escludono suddivisioni latitudinali (Alpi occidentali e Alpi orientali) e che pertanto non ha molto senso discutere sul primato dell'uno e dell'altro metodo. Il termine di Alpi sudorientali, introdotto per la prima volta da ENGLER cit., ha trovato largo accoglimento nella letteratura geobotanica proprio perchè costituisce un'unità topografica naturale che sottintende l'integrazione dei due criteri.

Per quanto attiene alla funzione di raccordo delle Alpi Carniche va detto che essa si evidenzia soprattutto nelle Prealpi Clautane. Esse, accanto alle specie insubriche poco sopra considerate, presentano tutta una serie di entità proprie delle Alpi sudorientali (Alpi Giulie, Caravanche), giunte fin qui nel Terziario e successivamente separate dall'areale di gravitazione dai ghiacciai dell'Isonzo e del Tagliamento. Per ricordarne alcune: *Festuca laxa*, *Thlaspi kernerii*, *Gentiana froelichii*, *Primula wulfeniana*.

2. ENDEMISMO

Quando si passa alla considerazione dell'endemismo si deve innanzitutto sgombrare il terreno da due limitazioni che ne affliggono la definizione: il rango sistematico e la distribuzione delle entità prese in esame.

Per quanto concerne il rango basterà qui considerare specie e sottospecie che in pratica esauriscono i taxa endemici nei gruppi montuosi carnici, non esistendone di endemici al di sopra di questo livello.

Per quanto riguarda la distribuzione distingueremo fra specie endemiche assolute (stenoendemiche) e specie subendemiche o endemiche relative (euriendemiche). Le prime sono quelle che concentrano la massima parte delle loro località nelle Alpi Carniche, così come definite nelle premesse, le seconde sono estese ai territori latitanti pur avendo nelle Carniche un numero considerevole di località.

Stirpi endemiche

(excl. *Rubus*, *Alchemilla*, *Hieracium*)

Assolute	Relative
<i>Arenaria huteri</i>	<i>Ranunculus traunfellneri</i>
<i>Erucastrum palustre</i>	<i>Aurinia</i> (= <i>Alyssum</i>) <i>petraea</i>
<i>Brassica glabrescens</i> Poldini, Giorn. Bot. Ital., 107(4): 181 (1973)	<i>Spiraea decumbens</i>
<i>Saxifraga sedoides</i> subsp. <i>tomentosa</i>	<i>Rhinanthus pampaninii</i>
(Zenari) Poldini, Inform. Bot. Ital., 5(2): 149 (1973)	<i>Primula wulfeniana</i>
<i>Spiraea hacquetii</i>	<i>P. tyrolensis</i>
<i>Lembotropis emeriflora</i> var.	<i>Wulfenia carinthiaca</i>
<i>Armeria maritima</i> subsp. <i>purpurea</i> var. (= <i>A. elongata</i> auct. ital.)	<i>Leontodon tenuiflorus</i>
<i>Gentiana froelichii</i> subsp.	<i>L. hispidus</i> subsp. <i>opimus</i> var. <i>carnicus</i> Fiori
<i>Euphrasia marchesettii</i>	<i>L. hispidus</i> var. <i>brumatii</i>
<i>Knautia ressmannii</i>	<i>Centaurea dichroantha</i>
<i>Artemisia nitida</i> var. <i>timauensis</i> Wolfert, Verh. zool. bot. Ges. Wien, 61: 298 (1911)	
<i>Leontodon berinii</i>	
<i>Centaurea jacea</i> subsp.	

Come fa notare ZOHARY (1973) è la natura dell'endemismo che conta ai fini delle considerazioni floro-genetiche. Un endemismo « diffuso », ossia con le sue specie endemiche distribuite fra generi e famiglie diversi con scarso o nessun rapporto fra loro, ci dice infatti ben poco sull'origine della flora locale. Al contrario, specie endemiche concentrate all'interno di determinati generi e famiglie sono molto utili a tal fine.

Evidentemente queste considerazioni valgono soprattutto nel caso di territori molto vasti o di aree subcontinentali e perdono parte della loro efficacia per territori più ristretti.

A maggior ragione è interessante notare che nell'ambito delle Alpi Carniche sono presenti due specie endemiche nel gen. *Spiraea* gruppo *Decumbens* (*S. decumbens* e *S. hacquetii*) e ben quattro entità endemiche di *Leontodon* subgen. *Apargia* ripartite secondo il seguente schema:

gen. *Leontodon*

subgen. *Apargia*

sect. *Apargia*

L. hispidus var. *brumatii*

L. hispidus subsp. *opimus* var. *carnicus*

sect. *Asterothrix*

L. berinii

L. tenuiflorus

e, sempre nell'ambito del sottogenere, i prodotti ibridogeni endemici *L. x subincanus* Fiori, *L. x tulmetinus* Fiori, *L. x gortanii* Fiori.

Le nostre conoscenze su questo gruppo sono però ancora troppo lacunose per considerare definitiva la sistemazione prospettata. Ci sembra però lecito parlare fin d'ora di un « endemismo concentrato » sensu ZOHARY cit., veramente insolito soprattutto se si considera la esiguità territoriale.

Per quanto riguarda le origini, le endemiche carniche si ripartiscono tra i seguenti elementi genetici (nella colonna di destra sono indicate le appartenenze e le affinità):

Orientali

Asiatiche

<i>Spiraea decumbens</i>	gruppo Decumbens
<i>Spiraea hacquetii</i>	sect. Frigidae
<i>Gentiana froelichii</i>	
<i>Wulfenia carinthiaca</i>	

Balcaniche

<i>Arenaria huteri</i>	<i>A. orbicularis</i> (Velebit)
<i>Aurinia petraea</i>	v. FAVARGER (1972)
<i>Euphorbia triflora</i> subsp. <i>kernerii</i>	gruppo <i>E. barrelieri</i>
<i>Knautia ressmannii</i>	ser. <i>Lucidantes</i> (<i>K. rigidiuscula</i> , <i>K. traunicensis</i>)
<i>Leontodon berinii</i>	
<i>Leontodon tenuiflorus</i>	sect. <i>Asterothrix</i> (<i>L. incanus</i>)

Occidentali

<i>Erucastrum palustre</i>	<i>E. nasturtiifolium</i>
<i>Brassica glabrescens</i>	<i>B. repanda</i> s. lat.

Alpiche

<i>Ranunculus traunfellneri</i>	<i>R. alpestris</i>
<i>Saxifraga sedoides</i> subsp. <i>tomentosa</i>	<i>S. sedoides</i>
<i>Lembotropis emeriflora</i> var.	
<i>Primula wulfeniana</i>	subsect. <i>Arthritica</i> (<i>P. clusiana</i>)
<i>Primula tyrolensis</i>	subsect. <i>Rhopsidium</i>
<i>Armeria maritima</i> subsp. <i>purpurea</i> var.	
<i>Rhinanthus pampaninii</i>	<i>Rh. glacialis</i> (= <i>Rh. aristatus</i>)

Artemisia nitida var. *timauensis*

<i>Leontodon hispidus</i> subsp. <i>opimus</i>	<i>L. hispidus</i>
var. <i>carnicus</i>	

Autoctone

<i>Euphrasia marchesettii</i>	
<i>Leontodon hispidus</i> var. <i>brumatii</i>	<i>L. hispidus</i>
<i>Centaurea dichroantha</i>	(?) <i>C. rupestris</i> x <i>C. scabiosa</i> s.l.
<i>C. jacea</i> subsp.	

Delle entità endemiche considerate, 6 si concentrano nella fascia alpina-subalpina (orofite ipsofile), 11 nella fascia montana e 7 sono planari o collinari.

A differenza quindi di quanto avviene per le Alpi, considerate nel loro complesso (PAWLOWSKI, 1970), il contingente maggiore non è dato dalle orofite, ma dalle specie di media altitudine o di ampia ripartizione verticale.

Nelle Alpi Carniche si possono inoltre individuare due centri di concentrazione e di formazione delle entità endemiche: uno situato nella parte sudoccidentale del sistema, che corrisponde grosso modo alle Prealpi Clautane, e uno meridionale dato dall'avanterra alpino. Questi due subterritori si distinguono a tale riguardo per una serie di proprietà che possono essere così riassunte:

- la parte sudoccidentale, prevalentemente montuosa, presenta una maggioranza di orofite paleoendemiche, alcune delle quali progressive (attive), di origine alpica, balcanica o asiatica. E' probabile che i meccanismi di formazione siano stati soprattutto il paleo- e lo schizoendemismo; a questa porzione di territorio è spettata quindi una funzione prevalentemente conservativa;
- la parte meridionale, in larga misura pianeggiante, che, a differenza di molti altri territori pianeggianti prealpini devastati dal glacialismo pleistocenico, ha esplicato pure un ruolo rifugiale, derivatole dalla particolare fisiografia: 1) elevata petrosità per « fenomeno dolomitico » ha consentito e consente tuttora la discesa sottoquota di numerose entità orofile; 2) abbondanza di zone umide e paludose infrigidite dalla trapelazione della falda che ha fornito biotopi sortumosi molto simili alle torbiere basse nordalpine (POLDINI, 1973 a). Oltre a questa importante funzione, che l'accomuna alla precedente sottozona, essa è stata un centro relativamente attivo di neospeciazione postglaciale esplicitasi probabilmente attraverso il patroendemismo. Vi sono rappresentate tutte le entità endemiche di origine occidentale della flora carnica, una considerevole aliquota di specie alpine e ovviamente tutte le autoctone.

Va ribadito inoltre che gli endemismi relittici, a differenza di quanto solitamente si asserisce a proposito di una loro fissità o di una diminuita variabilità genetica, dimostrano talvolta una capacità di originare forme nuove per isolamento geografico (*Gentiana froelichii* —————→ *G. froelichii* subsp., *Spiraea decumbens* —————→ *S. bacquetii*, *Lembotropis emeriflora* —————→ *L. emeriflora* var.)

I nuovi caratteri, almeno quelli ostensibili, sono indifferenti rispetto all'ambiente, non hanno cioè procurato alcun vantaggio, nè d'altra parte danno alla specie. Questi casi hanno ricevuto il nome di « paleoendemismi progressivi » o « attivi » (v. HOLUB e JIRASEK, 1967 che ricordano fra l'altro *Primula auricula* subsp. *balbisii*, *Carex curvula* subsp. *rosae*) o « active epibiotics » (v. RIKLI in BRANWELL, 1972).

Le specie interessate da queste variazioni non dimostrano d'altronde nessuna attitudine a espandere il loro attuale areale e sembrano dotate di scarsa competitività. Col che si potrebbe dedurre che le specie relittiche ed eventualmente antiche non hanno perso tanto la possibilità di variare quanto quella di espandersi.

ZOHARY cit. sostituisce alla bipartizione dell'endemismo in paleo- e neoendemismo, che non può essere fondata né sull'età, né sulla continuità sistematica, né sull'entità della distribuzione quella di endemismo « primario » e « secondario » (relittico). In teoria, un endemismo secondario o relittico potrebbe essere anche recente, perchè sembra del tutto plausibile che con l'aumentare delle Antofite a partire dal Cretacico le specie formatesi per ultime si videro preclusa la possibilità di insediarsi negli habitat dalle specie comparse per prime.

Nel nostro caso l'antichità delle specie oreofile endemiche delle Clautane non è desumibile né dalla loro fissità, che si è dimostrata meno rigida del previsto, né dall'esiguità del rispettivo areale, perchè tale caratteristica potrebbe essere comune anche a qualche specie di recente formazione; essa andrebbe piuttosto ricercata nella struttura cariotipica correlata allo studio delle migrazioni preglaciali.

Al grupo delle oreofite endemiche relittiche va assimilata pure *Brassica glabrescens*, anche se in base alla sua attuale distribuzione altimetrica, del resto ancora mal nota, è specie planare. Tutte le specie affini ruotanti attorno a *B. repanda* s. lat. sono di alta quota (specie oreali). E' probabile che *B. glabrescens* sia scesa in pianura durante le glaciazioni.

In pratica tuttavia le categorie engleriane di « paleo- e di neoendemismo », che sono state criticate anche da FAVARGER e CONTANDRIOPULOS (1961), esercitano tuttora il fascino della semplicità, soprattutto quando una contrapposizione tra forme oreofile relitte e forme planari progressive, quale quella del territorio che qui esaminiamo, trova in esse soddisfacente inquadramento.

3. VICARISMO

Nel passare in rassegna le stirpi vicarianti nelle Alpi Carniche seguiremo il criterio generalmente accettato di prendere in esame esclusivamente le coppie o i gruppi di specie aventi manifesta affinità sistematica, per le quali è pensabile una comune prossima origine e quindi una permanente possibilità di scambiarsi geni.

Come noto, spetta a VIERHAPPER (1919) l'aver definito il concetto di vicarismo e di pseudovicarismo. Lo schema da lui proposto viene sostanzialmente accettato, anche se con modifiche, da HOLUB e JIRASEK (1967):

vicarismo	{	regionale	{	orizzontale
				verticale
		intraregionale		ecologico
				temporale

A ben considerare questo schema si può vedere che parte dei casi ascrivibili al vicarismo regionale è però riconducibile a un vicarismo di tipo ecologico. Non sono infatti la successione in altezza o la successione da S a N fatti tipicamente ecologici?

Ci sembra pertanto più conveniente e più rispondente alla natura del fenomeno lo schema di LANDOLT (1971):

vicarismo	{	climatico	{	verticale
				versante N-S delle Alpi
				bosco-prati
		edafico		natura litologica (pH)
				tenore in acqua
				tenore in N (prati pingui prati magri)

Per rappresentare in maniera esauriente la complessa casistica del vicarismo sarà comunque opportuno integrare i due schemi; a esempio lo schema LANDOLT andrebbe completato con il vicarismo geografico e con quello temporale. In tal modo per le Alpi Carniche avremo:

3.1 Vicarismo climatico

3.1.1 *altitudinale*

E' il più abbondantemente rappresentato e il meglio studiato anche nei suoi meccanismi segregativi

Cystopteris fragilis		C. regia
Athyrium filix-femina		A. distentifolium
Juniperus communis	J. c. subsp. intermedia	J. c. subsp. alpina
Luzula luzuloides		L. l. var. erythranthema
L. campestris		L. sudetica
L. sylvatica		L. sieberi
Anthoxanthum odoratum		A. alpinum
Phleum bertolonii	Ph. pratense	Ph. alpinum
Poa annua		P. supina
P. sylvicola (= P. attica)		P. trivialis
Festuca stenantha (sect. Pumilae)		F. alpina
Koeleria gracilis		K. eryostachia
K. pyramidata		
Crocus napolitanus		C. albiflorus
Rumex acetosa		R. alpestris (= R. arifolius)
Cerastium holosteoides		C. fontanum
(= C. fontanum subsp. triviale)		
Dianthus sylvestris var. inodorus	D. s. var. sylvestris	D. s. var. uniflorus
Arabis hirsuta		A. corymbiflora
Saxifraga aspera		S. bryoides
S. tridactylites		S. adscendens
Sorbus aucuparia		S. a. subsp. glabrata
Coronilla emerus subsp. emeroides		C. emerus
Anthyllis vulneraria subsp. carpathica		A. v. subsp. alpestris
(= A. vulgaris)		
Trifolium pratense		T. p. subsp. nivale
Daphne cneorum		D. striata
Helianthemum ovatum		H. grandiflorum
Pimpinella major		P. m. subsp. rosea
P. saxifraga		P. alpina
Gentiana verna		G. orbicularis
Scrophularia canina		S. juratensis
Verbascum nigrum		V. alpinum (= V. lanatum)
Scabiosa columbaria		S. lucida (e/o S. dubia?)
S. gramuntia		
Campanula rapunculus		C. patula
C. caespitosa		C. cochleariifolia
Solidago virgaurea		S. v. subsp. alpestris
Serratula tinctoria		S. macrocephala

Senecio nemorensis	S. cacaliaster
Senecio fuchsii	
Leucanthemum vulgare	L. maximum s.l.
L. ircutianum	C. j. subsp. haynaldii
Centaurea jacea subsp. gaudinii (= C. bracteata)	
Hieracium umbellatum subsp. umbellatum var. commune	H. u. subsp. umbellatum var. alsaticum

E' interessante distinguere nell'ambito del vicarismo altitudinale fra casi nei quali le specie si sostituiscono senza alcuna penetrazione e casi nei quali si ha sovrapposizione, così che in una data fascia altimetrica — talvolta anche molto esigua — le due entità vicariantisi coesistono. Esempi del primo tipo sono *Dianthus sylvestris* nelle sue tre varietà *inodorus* a quote basse, *sylvestris* a quote intermedie e *uniiflorus* ad alte quote, anche se per le prime due varietà sarà necessario intensificare le osservazioni. Esempio è anche l'esclusione fra *C. emerus* subsp. *emeroides* e *Coronilla emerus*, almeno per quello che riguarda le Alpi sudorientali e i territori carsici. Meriterebbe che le osservazioni venissero estese a tutto il bacino mediterraneo. Esempi del secondo tipo sono le coppie *Festuca stenantha* - *alpina*, *Cerastium holosteoides* - *fontanum*, *Verbascum nigrum* - *alpinum*, ecc.

Ci pare pertanto opportuno distinguere fra questi due tipi di vicarianza altitudinale dai quali dipende la possibilità o meno di interferenze genetiche e di introgressioni, chiamando il primo tipo « vicarismo altimetrico esclusivo » (Fig. 4) e il secondo « vicarismo altimetrico trasgressivo » (Fig. 5).

Spesso, ma non sempre, nella fascia di compenetrazione di due specie affini vicarianti trasgressive scattano meccanismi competitivi ai quali le specie ovviano smistandosi in nicchie ecologiche diverse. Ciò è abbastanza evidente fra *Campanula caespitosa* e *C. cochleariifolia*, che intorno ai 1600 m s.m. possono talvolta convivere. In queste condizioni *C. caespitosa* rimane confinata sui materiali lapidei sciolti e *C. cochleariifolia*, che a quote superiore è frequentissima anche su questi sostrati, si limita di preferenza alle rocce compatte.

Talvolta può accadere che nei territori nei quali uno dei due « partner » è assente l'altro possa espandersi in misura maggiore. Questo fenomeno, noto soprattutto fra gli animali (v. per esempio

TISCHLER, 1955), era meno conosciuto fra le piante. Vediamone alcuni casi concreti. Nelle catene del sistema esocarnico sono presenti contemporaneamente *Knautia ressmannii*, endemica dalla Val Canale al Bellunese, e l'alpica *K. longifolia*, ma mentre la prima

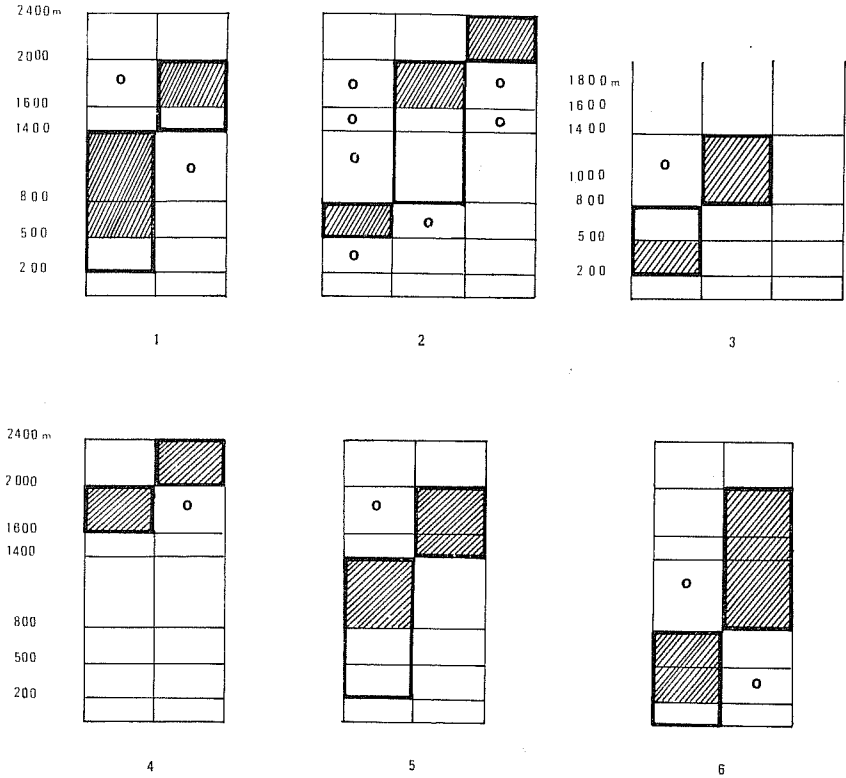
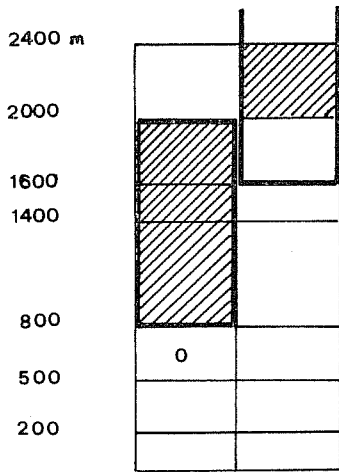
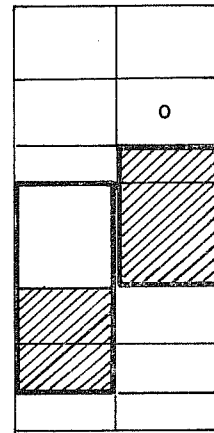


FIG. 4 - Esempi di vicarismo altimetrico esclusivo; ecodiagrammi di: 1 = *Luzula luzuloides* e var. *erythranthema*; 2 = *Dianthus sylvestris* nelle tre varietà *inodorus*, *sylvestris*, *uniflorus*; 3 = *Coronilla emerus* subsp. *emeroides* e *C. emerus*; 4 = *Saxifraga aspera* e *S. bryoides*; 5 = *Pimpinella major* e subsp. *rubra*; 6 = *Pimpinella saxifraga* e *P. alpina*. Gli esempi nei singoli diagrammi vanno letti da sinistra.

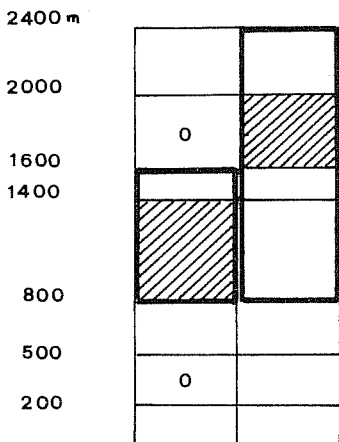
occupa il piano montano collocandosi nei consorzi pionieri (pinete a pino nero, xero-mesogramineti), *K. longifolia* si limita ai prati-pascoli della fascia subalpina. Allorchè manchi *K. ressmannii*, come avviene nel sistema endocarnico, *K. longifolia* scende molto più in



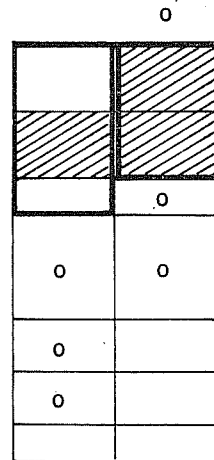
7



8



9



10

FIG. 5 - Esempi di vicarismo altimetrico trasgressivo; ecodiagrammi di: 7 = *Festuca stenantha* e *F. alpina*; 8 = *Cerastium holosteoides* e *C. fontanum*; 9 = *Verbascum nigrum* e *V. alpinum*; 10 = esempio di vicarismo altimetrico trasgressivo simulato da *Saxifraga caesia* e *S. squarrosa* (v. testo).

basso a invadere parte della zona montana. La validità di questo esempio potrebbe essere posta in dubbio poichè gli si può obiettare che la discesa di *K. longifolia* nelle catene interne dipende da ragioni climatiche più confacenti alla specie anziché dalla cessata concorrenza. Altri casi però ci inducono ad attribuire alla concorrenza un ruolo determinante in questi particolari comportamenti. Il caso per esempio di *Centaurea jacea* subsp. *gaudinii* e *C. jacea* subsp. *haynaldii*. Si tratta di entità strettamente imparentate. La prima è abbastanza diffusa sui versanti meridionali delle Alpi, la seconda è endemica sulle Giulie e sfiora le Carniche soltanto con una località sull'Amariana. Nelle Giulie *C. jacea* subsp. *gaudinii* e *C. jacea* subsp. *haynaldii* si sostituiscono intorno ai 1000 (1200) m s.m., la prima essendo tipica dei prati aridi e delle pinete, la seconda del Seslerio-Sempervireto (POLDINI, 1967). Nella gran parte delle Alpi Carniche, dove appunto manca *C. jacea* subsp. *haynaldii*, *C. jacea* subsp. *gaudinii* supera largamente la soglia altimetrica dei 1000 (1200) m s.m.. Questo caso è quindi l'analogo del precedente, ma con segno contrario.

Nel contesto del vicarismo verticale sarà opportuno considerare ancora un aspetto per evitare interpretazioni erranee. Può capitare cioè che coppie di specie simulino un vicarismo d'altitudine mentre l'entità delle stazioni più depresse vi è stata in effetti fluitata dai materiali lapidei. E' questo quanto succede fra *Saxifraga squarrosa* e *S. caesia*, da molti AA. citate quale esempio di vicarianza verticale. In realtà ambedue gravitano nella stessa fascia altitudinale (subalpino-alpina), con la differenza che *S. caesia*, essendo una tipica glareofita, è rinvenibile a quote inferiori perchè portatavi dalle ghiaie, mentre la casmofila *S. squarrosa* rimane *in situ* ancorata alle stazioni rupestri. In effetti quindi, ciò che potrebbe apparire come un vicarismo d'altitudine magari trasgressivo, è a ben vedere un vicarismo edafico (v. più oltre) (Fig. 5, 10).

3.1.2 cenotico

bosco luminoso	prato
<i>Luzula multiflora</i>	<i>L. campestris</i>
<i>Primula veris</i> subsp. <i>columnae</i>	<i>P. veris</i> subsp. <i>veris</i>
<i>Campanula witasekiana</i>	<i>C. scheuchzeri</i>
<i>Centaurea montana</i>	<i>C. triumfettii</i>

Campanula witasekiana - scheuchzeri, qualora si presentino contemporaneamente, si smistano in ambienti diversi, così che la ben più rara *C. witasekiana* si localizza nelle mughete e in genere nelle boscaglie pioniere montano-subalpine, mentre *C. scheuchzeri* si sposta sulle formazioni erbacee aperte. Qualora però manchi *C. witasekiana*, l'altra penetra anche nelle boscaglie pioniere. Questo caso è evidentemente simile a quelli considerati nell'ambito del vicarismo d'altitudine. Tutti, a loro volta, confluiscono nel problema più generale della potenzialità fisiologica di una specie e dell'azione limitativa esercitata da una specie concorrenziale.

3.2 Vicarismo edafico

3.2.1 dipendente dalla natura litologica del sostrato (concentrazione idrogenionica)

CaO	SiO ₂
Juncus monanthos	J. trifidus
Poa minor	P. laxa
Hutchinsia alpina (*)	H. alpina subsp. brevicaulis (*)
Rhododendron hirsutum	Rh. ferrugineum
Soldanella minima	S. pusilla
Gentiana clusii	G. kochiana
Veronica fruticulosa	V. fruticans
Gnaphalium supinum (calcescisti)	G. hoppeanum
G. sylvaticum (calcescisti)	G. norvegicum
Carduus crassifolius	C. carduelis
C. defloratus	

(*) I rapporti fra queste entità nelle Alpi Giulie sono oggetto di un recente studio (TRPIN, 1974) che dimostra esistere colà la nuova entità *Hutchinsia alpina* subsp. *austro-alpina* con caratteristiche intermedie fra *H. alpina* subsp. *alpina* e *H. alpina* subsp. *brevicaulis*. Se così fosse anche per le Alpi Carniche, l'esempio di *Hutchinsia* dovrebbe essere eliminato dai casi di vicarismo edafico. In realtà il materiale carnico, rivisto gentilmente dall'Autrice, è risultato ripartirsi fra *H. alpina* subsp. *alpina* e forme indecifrabili identificate quali « *H. alpina* subsp. *austro-alpina* ad subsp. *brevicaulem vergens* ».

In attesa di ulteriori precisazioni e proprio perché tali forme d'interferenza rendono plausibile la presenza di *H. alpina* subsp. *brevicaulis*, per lo meno nella porzione occidentale del territorio, mantengo questo esempio di vicarismo edafico per le Alpi Carniche.

Un caso a parte costituisce la coppia *Thlaspi rotundifolium* e *Th. rotundifolium* subsp. *cepaefolium*, endemismo progressivo delle Alpi Giulie, che sostituisce la razza nominale su calcari ricchi in galena.

3.2.2 dipendente dal tenore in acqua

suoli		
a umidità costante	a umidità variabile	secchi
Molinia caerulea	Poa sylvicola	P. trivialis
Sesleria uliginosa	M. arudinacea	S. varia
	Plantago altissima	P. lanceolata
	Carex ferruginea	C. austroalpina
Centauraea jacea subsp.		C. jacea subsp. angustifolia

3.2.3 dipendente dal tenore in N

suoli	
magri	pingui
Centauraea jacea subsp. angustifolia	C. jacea
C. jacea subsp. gaudinii	C. nigrescens

Questo sottotipo di vicarismo edafico è povero di esempi anche perchè disponiamo di pochi dati circa la nutrizione delle piante non coltivate e sul ruolo che i microelementi possono esercitare sulla distribuzione di dettaglio. GEBERT (1972) ha condotto sperimentazioni molto significative sui nitrati che influenzano la distribuzione e i rapporti concorrenziali fra *C. jacea* e *C. angustifolia*.

3.2.4 *dipendente dal tenore in scheletro e dallo stato meccanico della roccia*

rocce compatte	macereti	suoli evoluti (con profilo)
	Poa angustifolia	P. pratensis
	Koeleria gracilis	K. pyramidata
Saxifraga squarrosa	S. caesia	
Leontodon tenuiflorus	L. berinii	L. incanus
	L. hyoseroides	
L. hispidus var. brumatii	L. hispidus subsp. opimus	L. danubialis
	var. carnicus	
	Carduus crassifolius	C. carduelis
	C. defloratus	
	Dianthus monspessulanus	D. monspessulanus
	subsp. waldsteinii	
	Silene vulgaris subsp. glarëosa	S. vulgaris

Un commento a parte merita il comportamento di *Leontodon tenuiflorus*. Il suo areale gravita tra la Presolana e il lago di Garda. L'abbiamo incluso fra le specie subendemiche perchè molte stazioni proseguono anche nelle Alpi Carniche per arrivare addirittura fino alle Giulie.

Mentre nell'epicentro della distribuzione è legato abitualmente ai prati aridi delle zona montana (Seslerio-Xerobrometi), nelle Carniche e nelle Giulie non compare mai al di fuori dell'ambiente più rigidamente rupestre. POLDINI (1973 b), lo considera specie caratteristica territoriale dello *Spiraeo-Potentilletum caulescentis* delle Alpi Carniche. Questo cambiamento di abitudini può essere ricondotto al tentativo da parte della specie, al limite della sua distribuzione e quindi dotata di scarsa competitività, di sottrarsi alla concorrenza. Comportamenti analoghi sono noti anche per altri casi, ma più spesso per specie ad ampia distribuzione latitudinale (es. classico il leccio che a nord si lega ai calcari). Era invece fenomeno meno noto all'estremo longitudinale della distribuzione. Altre volte ancora talune specie, alle soglie delle loro distribuzioni, manifestano un'insolita vigoria vegetativa. Sono questi alcuni casi di policormia (v. JAKUCS, 1969).

Qualche cosa di simile ho potuto osservare per *Thlaspi praecox*, specie francamente illirica, che nel Friuli ha i suoi limiti di distribuzione verso occidente. Qui essa presenta robustezza, dimensioni e intensità di accostamento non riscontrabili nei territori di origine.

3.3 Vicarismo geografico

Consideriamo prima alcuni casi di sostituzione ovest-est che, a nostro modo di vedere, sono i soli per i quali si possa parlare di un'effettiva equivalenza ecologica delle specie (specie isoecie o isocenotiche). Esse infatti, a diversa longitudine, vengono a occupare nicchie ecologiche equivalenti poste nelle stesse fasce altitudinali. In altre parole il vicarismo geografico di tipo longitudinale è condizione necessaria, anche se non sufficiente, perchè si realizzi una corrispondenza ecologica fra le entità interessate.

territori a est del bacino del Piave	Alpi Carniche	
	occidentali	orientali
Ranunculus bilobus	R. alpestris Aquilegia atrata Spiraea hacquetii	R. traunfellneri (?) A. nigricans S. decumbens
Pedicularis foliosa	P. hacquetii	P. hoermanniana
Pedicularis tuberosa	P. elongata Phyteuma betonicifolium	(?) P. julica Ph. zahlbruckneri
Festuca varia	F. alpestris	(?) F. calva
Senecio incanus	S. carniolicus	
S. adonidifolius	S. abrotanifolius	
Primula spectabilis	P. wulfeniana	

E' più difficile invece reperire casi di vicarismo geografico nord-sud (latitudinale).

sistema esocarnico	sistema endocarnico
Achillea distans (= A. tanacetifolia)	A. stricta
Carduus crassifolius	C. defloratus

3.4 Vicarismo temporale

Tralasciamo gli esempi, ormai a tutti noti, del pseudodifilismo stagionale dei gen. *Gentianella*, *Odontites*, *Euphrasia*, *Rhinanthus*. Desidero qui ricordare dei fatti forse meno noti:

<i>Bromus erectus</i> var. <i>pubiflorus</i>	<i>B. erectus</i> var. <i>hackelii</i>
<i>Arabis hirsuta</i>	<i>A. corymbiflora</i>
<i>Verbascum nigrum</i>	<i>V. alpinum</i>

Nel primo caso si tratta di uno sfasamento antesico di circa una quindicina di giorni fra due piccole entità nell'ambito del polimorfo *B. erectus*, solitamente mescolate fra loro in diverse proporzioni e facilmente riconoscibili perchè il primo ha glume e glumette densamente pelose mentre nel secondo sono glabre. Le due piccole varietà non riescono a ibridarsi grazie appunto allo sfasamento antesico e mantengono quindi inalterati i caratteri differenziali (POLDINI, 1966).

Con gli altri due casi (*Arabis*, *Verbascum*) i rapporti sono più complessi perchè accanto al vicarismo temporale sussiste anche una vicarianza altitudinale fra le due coppie di specie. Essi ci introducono nel

3.5 Vicarismo pleotropo (o multiplo)

Con questo termine vogliamo indicare un aspetto del vicarismo che mi pare non sia stato finora preso nella dovuta considerazione. Può capitare infatti che nell'ambito di uno dei tipi o sottotipi testè esaminati se ne innesti un altro. Per esempio in *Arabis* e in *Verbascum* vediamo, per l'appunto, che alla sostituzione in altezza si associa anche uno sfasamento nella fioritura. In altri casi può succedere che nell'ambito del vicarismo verticale si determini uno slittamento dell'ecologia di uno dei due partner.

Le combinazioni più frequenti sono: vic. verticale + vic. edafico, vic. orizzontale + vic. edafico, più rara sarà la combinazione vic. verticale + vic. temporale.

Il vicarismo pleotropo è più probabile che si manifesti negli aggregati di specie affini. Altrettanti esempi di sostituzioni multiple si possono infatti avere in:

Festuca	{	varia alpestris calva	Silene	{	angustifolia vulgaris glareosa	Pedicularis	{	julica tuberosa elongata
Euphrasia	{	versicolor picta kernerii	Campanula	{	rotundifolia carnica scheuchzeri witasekiana	Carduus	{	defloratus crassifolius carduelis
			Achillea	{	stricta distans millefolium s. str. collina roseo-alba			

In altri termini nel gruppo della *Festuca varia* s.l. si realizza contemporaneamente vicarianza edafica fra *F. alpestris*, *F. varia* da una parte (rocce carbonatiche) e *F. varia* (rocce silicee) dall'altra e vicarianza geografica est-ovest fra *F. calva* (orientale) e *F. alpestris* (occidentale). Nel gruppo *Silene vulgaris* si avrà vicarianza geografica nord-sud fra *S. vulgaris* cfr. subsp. *commutata* (nord) e *S. vulgaris* subsp. *angustifolia* (sud) e vicarismo edafico fra queste (formazioni erbacee chiuse) e *S. vulgaris* subsp. *glareosa* (macereti a vegetazione discontinua). Un bell'esempio di vicarismo cenotico combinato con vicarismo geografico nord-sud lo si ha nel gruppo di *Achillea millefolium* s.l. e nel *Carduus defloratus* s.l.

Il vicarismo multiplo può manifestarsi anche fra due sole entità:

Crocus napolitanus	C. albiflorus
Luzula luzuloides	L. luzuloides var. erythranthema
Rumex acetosa	R. alpestris
Hutchinsia alpina	H. alpina subsp. brevicaulis
Solidago virgaurea	S. virgaurea subsp. alpestris
Hieracium umbellatum subsp. commune	H. umbell. subsp. commune var. alsaticum

Crocus napolitanus, specie nemorale di basse quote, ad altitudini superiori viene sostituita dalla prativa *C. albiflorus*. *Luzula luzuloides*, da specie montana nemorale passa con la var. *erythranthema* nella fascia subalpina ai Rodoreto-Vaccinieti e ai prati magri; *Rumex*

acetosa dei prati montani sfalciabili (Arrenatereti e Triseteti) viene sostituita da *R. alpestris* nelle Ontanete ad *Alnus viridis* e nei Romiceti nitrofilo delle malghe; *Hutchinsia alpina* nei ghiaioni calcarei sopramontano-subalpini, *H. alpina* subsp. *brevicaulis* nelle vallette nivali su roccia silicea; *Solidago virgaurea* nemorale montana, *S. virgaurea* subsp. *alpestris* subalpino-alpina dei Nardeti; *Hieracium umbellatum* subsp. *commune* dei boschi di latifoglie (querce e faggete termofile), *H. umbellatum* subsp. *commune* var. *alsaticum* alpino e subalpino dei « fieni selvaggi », ecc.

3.6 Conclusioni

E' pertanto evidente che il vicarismo è fenomeno piuttosto complesso che va direttamente collegato con i fenomeni di speciazione e di segregazione. A mio avviso lo si potrà meglio intendere, soprattutto all'interno di gruppi polimorfi, se lo si considererà anche alla luce di un più complesso meccanismo etologico, atto a evitare la concorrenza inter- e infraspecifica.

Scarsissimi sono infatti i casi nei quali entità affini simpatriche non attuino separazione a mezzo di un qualsiasi vicarismo (incluso lo sfasamento antesico). Ci sono noti soltanto dalle coppie *Cerastium carinthiacum* - *C. carinthiacum* subsp. *austroalpinum*, che nelle Alpi sudorientali sono entità simpatriche isocenotiche; *Centaurea pseudo-phrygia* - *C. nervosa*, che spesso abbiamo potuto osservare concomitanti nelle stesse formazioni, così è anche per *Arabis pumila* - *A. pumila* subsp. *stellulata* (v. TITZ, 1973) e *Veronica barrelieri* (gruppo *V. spicata* v. FISCHER, 1974) - *V. barrelieri* subsp. *nitens*, le quali in un numero limitato di casi sembrano presentarsi contemporaneamente.

RIASSUNTO

Vengono passati in rassegna l'endemismo e il vicarismo delle Alpi Carniche. La maggior parte degli endemismi carnici, a differenza di quanto succede per le Alpi considerate nel loro complesso, non sono delle orofite ipsofile, ma piuttosto specie di media altitudine.

Due sembrano essere i centri di concentrazione e forse di formazione dell'endemismo carnico: i gruppi montuosi sudoccidentali (Prealpi Clautane) e l'avanterra alpino. Particolarmente ricco in endemiche locali è il gen. *Leontodon* subgen. *Apargia*.

Nel considerare il vicarismo sono stati seguiti gli schemi integrati di VIERHAPPER e di LANDOLT. Viene proposta la nuova categoria di « vicarismo pleotropo » o multiplo.

Il vicarismo, oltre che essere collegato con i processi di speciazione, andrebbe visto anche quale meccanismo etologico messo in atto per attenuare la concorrenza inter- e infraspecifica.

SUMMARY

Endemism and vicarism on the Carnic Alps are here examined. The most Carnic endemic entities, with a difference respecting the Alps as a whole, are not typical orophytes, but species of middle altitude.

Two centres of concentration and perhaps of formation of the Carnic endemism seem to exist: the southwestern mountain-chains (Prealpi Clautane) and the adjacent plain. The ge. *Leontodon* subgen. *Apargia* is particularly rich in local endemic forms.

The integrated schemes of VIERHAPPER and LANDOLT are followed in the study of the vicarism. The new category of « pleotropic or multiple vicarism » is proposed.

The vicarism is not only linked with speciation mechanism but it is also an ethological behaviour aiming the diminution of the inter- and infraspecific concurrence.

BIBLIOGRAFIA

- BRANDWELL D., 1972 - Endemism in the Flora of the Canary Islands. In VALENTINE D. H., Taxonomy Phytogeography and Evolution. - Academic Press. London/ New York.
- ENGLER A., 1901 - Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. - Notizbl. Königl. bot. Gart. u. Mus. Berlin.
- FAVARGER C., 1972 - Sur quelques *Arenaria* d'Europe et d'Asie occidentale. - Bot. Notiser, **125** (4), pp. 465-476.
- FAVARGER C. e CONTANDRIOPULOS J., 1961 - Essai sur l'endémisme. - Bull. Soc. Bot. Suisse, **71**, pp. 384-408.
- FISCHER M., 1974 - Beitrag zu einer systematischen Neubearbeitung der Gruppe um *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Opiz (= *Veronica spicata* L.). - Phytion (Austria), **16** (1-4), pp. 29-47.
- GEBERT R., 1972 - Konkurrenzversuche mit *Centaurea jacea* L. und *C. angustifolia* Schrank. - Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, **41**, pp. 25-34.
- HOLUB J. e JIRASEK V., 1967 - Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. - Folia Geobot. & Phytotx., Praha, **2** (1), pp. 69-113.
- JAKUCS P., 1969 - Die Sprosskolonien und ihre Bedeutung in der dynamischen Vegetationsentwicklung (Polykormonsukzession). - Acta Bot. Croat., **28**, pp. 161-170.
- LANDOLT E., 1967 - Gebirgs- und Tieflandssippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizerflora. - Bot. Jb., **86** (1-4), pp. 463-480.
- LANDOLT E., 1971 - Ökologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen im Gebiet der Schweizerflora. - Boissiera, **19**, pp. 129-148.
- PAWLOWSKI B., 1970 - Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. - Vegetatio, **21** (4-6), pp. 181-243.
- POLDINI L., 1966 - Osservazioni sul *Bromus erectus* Huds. s.l. nel Triestino. - Giorn. Bot. Ital., **73**, pp. 214-216.

- POLDINI L., 1967 - *Centaurea baynaldii* Borb. subsp. *julica* (Hayek) E. Mayer, nuova per la Flora italiana. - Ibid., **51** (2), pp. 87-95.
- POLDINI L., 1973 a - Die Pflanzendecke der Kalkflachmoore in Friaul (Nordostitalien). - Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel Zürich, **51**, pp. 166-178.
- POLDINI L., 1973 b - Lo *Spiraeo-Potentilletum* associazione rupicola delle Alpi Carniche. - Atti Mus. Civ. St. nat. Trieste, **28** (2), pp. 451-463.
- POLDINI L., 1974 - Primo tentativo di suddivisione fitogeografica delle Alpi Carniche. - « In Alto » (Udine), **58**, pp. 258-279.
- REHDER H., 1965 - Die Klimatypen der Alpenkarte im Klimadiagramm- Weltatlas (WALTER u. LIETH) und ihre Beziehungen zur Vegetation. - Flora, Abt. B., **156**, pp. 78-93.
- TISCHLER W., 1955 - Synökologie der Landtiere. - Fischer Verlag. Stuttgart.
- TITZ W., 1973 - *Arabis pumila* Jacq. subsp. *pumila* (4x) und subsp. *stellulata* (Bertol.) Nyman (2x) als chromosomal und morphologisch verschiedene Taxa. - Österr. Bot. Zeitschr., **122**, pp. 227-235.
- TRPIN D., 1974 - Rod *Hutchinsia* R. Br. v jugovzhodnih apneniskih Alpah. - Biol. vestn. (Ljubljana), **22** (1), pp. 57-66.
- VIERHAPPER F., 1919 - Über echten und falschen Vikarismus. - Österr. Bot. Zeitschr., **68** (1-4), pp. 1-22.
- ZOHARY M., 1972 - Geobotanical Foundation of the Middle East. 2. - Fischer Verlag. Stuttgart.