

Interazioni tra piante con nettari extraflorali e formiche in zone temperate europee : La riserva naturale delle Bolle di Magadino (cantone Ticino, Svizzera)

Autor(en): **Marazzi, Brigitte**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bollettino della Società ticinese di scienze naturali**

Band (Jahr): **105 (2017)**

PDF erstellt am: **11.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-1003045>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Interazioni tra piante con nettari extraflorali e formiche in zone temperate europee: La riserva naturale delle Bolle di Magadino (Cantone Ticino, Svizzera)

Brigitte Marazzi

Fondazione Bolle di Magadino, 6573 Magadino, Svizzera

marazzibrigitte@gmail.com

Riassunto: Le interazioni tra specie sono una componente essenziale della biodiversità, eppure molti aspetti della loro ecologia sono ancora poco conosciuti a livello di ecosistema. Tra le categorie più comuni di interazioni delle piante, i mutualismi protettivi tra piante con nettari extraflorali (NEF) e formiche sono diffusi e ben documentati nelle zone tropicali e subtropicali, ma invece poco studiati nelle zone temperate. Ciò ha motivato a intraprendere un progetto esplorativo al Sud delle Alpi e in questo lavoro sono presentati i risultati di un anno di osservazioni nella riserva naturale delle Bolle di Magadino (Svizzera). Sono state confermate almeno 12 specie con NEF (indigene e neofite) che rappresentano circa il 1.4% della flora vascolare della riserva. Di queste, solo poco oltre la metà erano funzionali, con il periodo di attività concentrato in primavera ma estendendosi anche durante l'estate in poche specie. Nelle piante con afidi, le formiche erano attratte più dalla melata di questi omotteri che al nettare extraflorale, illustrando la complessità e la variabilità spaziotemporale delle interazioni biotiche. La riserva delle Bolle di Magadino rappresenta un sito di ricerca scientifica ideale e rappresentativo per studiare l'ecologia e l'evoluzione dei NEF e delle rispettive interazioni con le formiche nelle zone temperate europee.

Parole chiave: Antagonismo, clima temperato, commensalismo, formiche, interazioni biotiche, interazioni piante-formiche, mutualismo, nettari extranuziali

Interactions between plants with extrafloral nectaries and ants in European temperate zones: The natural reserve Bolle di Magadino (Canton Ticino, Switzerland)

Abstract: Species interactions are an essential component of biodiversity, yet many aspects of their ecology are still poorly understood at the ecosystem level. Among the most common plant biotic interactions, protection mutualisms between plants with extrafloral nectaries (EFNs) and ants are widespread and well documented in the Tropics and Subtropics, but poorly studied in temperate zones. This prompted an exploratory project in the Southern Alps with one year of field observations in the natural reserve of the Bolle di Magadino (Switzerland); results are presented in this work. At least 12 (native and alien) species were confirmed to bear EFNs, representing about 1.4% of the vascular flora of the natural reserve. EFNs were functional in only a little over half of the species, with the period of activity mainly in Spring, but extending to Summer in a few species. In plants with aphids, ants were more attracted to the homopteran honeydew than to extrafloral nectar, illustrating the complexity and variability in time and space of biotic interactions. The reserve Bolle di Magadino represents an ideal and representative research site to study the ecology and evolution of EFNs and their interactions with ants in European temperate zones.

Key words: Antagonism, ant-plant interactions, biotic interactions, commensalism, extranuptial nectary, mutualism, temperate climate

INTRODUZIONE

Le interazioni tra specie costituiscono un pilastro fondamentale della biodiversità. Eppure, benché le interazioni biotiche siano una componente essenziale della vita di ogni organismo, molti aspetti della loro ecologia sono tutt'oggi ancora poco conosciuti soprattutto a livello di ecosistema (Marazzi et al., 2015). Capire le interazioni significa capire l'origine e l'evoluzione della biodiversità e il funzionamento degli ecosistemi (Rico-Gray & Oliveira, 2007). Lo studio delle interazio-

ni si trova però confrontato con una grande diversità e complessità ecologica (Franklin et al., 2016). In questo lavoro, l'attenzione è rivolta ad un'interazione in particolare, tra piante e formiche, in un luogo geografico determinato, la riserva delle Bolle di Magadino (Svizzera). Per apprezzare il contesto in cui avviene quest'interazione i paragrafi che seguono offrono prima una panoramica sul mondo delle interazioni biotiche, passando poi a presentare il sistema studiato.

Panoramica sulle interazioni biotiche terrestri

Nonostante la complessità delle interazioni, vi sono vari modi di classificarle e valutarle: in base al livello trofico, al grado di dipendenza delle specie dall'interazione per la loro sopravvivenza o all'effetto dell'interazione sul loro fitness (Herrera & Pellmyr, 2002; Schoonhoven et al., 2005). Il livello trofico si riferisce alla classica piramide alimentare o meglio rete alimentare (*food webs*), ovvero all'alimentazione di un organismo, partendo dai produttori primari (organismi autotrofi) passando ai consumatori primari (gli erbivori), fino ai consumatori secondari e terziari (p.es., gli animali carnivori; Hairston et al., 1960; Oksanen et al., 1981). Sono di natura un po' diversa invece la dipendenza dall'interazione per la sopravvivenza e l'effetto sul fitness degli individui che interagiscono. Le interazioni sono 'facoltative' quando nessuna specie dipende dall'altra per sopravvivere, mentre riflettono un grado maggiore di dipendenza le interazioni 'obbligate', come le simbiosi e i parassitismi nelle loro varie sfaccettature. La dipendenza di una specie dall'altra si riflette anche nel suo numero di interazioni con altre specie, dove quella con molte interazioni è 'generalista' e l'altra con poche è 'specialista'. Infine, in base all'effetto (positivo "+" o negativo "-") dell'interazione sul fitness dei due individui, si differenziano: le interazioni 'mutualiste', in cui entrambe le specie beneficiano dell'interazione (+/+), quelle 'commensali', in cui solo una delle due beneficia mentre l'altra non ha né benefici né costi (+/0), e quelle 'antagoniste' o 'di sfruttamento', in cui una beneficia a scapito dell'altra (+/-) (Bronstein et al., 2006; Bronstein, 2015). Le simbiosi e i parassitismi rientrano nella prima e nell'ultima categoria, rispettivamente. Molte interazioni biotiche terrestri sono classificate dal punto di vista delle piante, i produttori primari. Per esempio, tra le interazioni antagoniste (+/-) troviamo l'erbivoria, ossia l'ingestione di tessuti e prodotti di una pianta da parte di animali (invertebrati e vertebrati), in cui la pianta subisce unicamente dei danni (Herrera & Pellmyr, 2002). Un esempio comune di commensalismo (+/0) è la facilitazione, ovvero l'interazione tra pianta 'nutrice' e pianta 'beneficiaria', in cui la prima facilita lo sviluppo della seconda (Bronstein, 2009). Questa interazione è comune in zone aride e semiaride, dove ai piedi di alberelli e arbusti (nutrici) si formano dei microambienti ideali che favoriscono la crescita delle piantine di altre specie (beneficarie) (Halvorson et al., 1994; Flores & Jurado, 2003). I classici mutualismi (+/+) piante-animale sono tre: l'impollinazione, la dispersione dei semi (disseminazione) e la protezione dagli erbivori (Bronstein et al., 2006). In ognuno di questi mutualismi la pianta usa gli animali per svolgere una funzione vitale in cambio di una ricompensa. Il nettare florale – ricco di carboidrati – è un esempio di ricompensa per l'impollinazione (Nicolson, 2007). L'arillo o l'elaiosoma – ricchi di lipidi e proteine attaccati ai semi – sono una ricompensa per la disseminazione (Howe & Smallwood, 1982). In quest'ultimo mutualismo, il comportamento tipico dell'animale dispersore permette la "disseminazione indirizzata" (*directed dispersal*): i semi sono depositati in micrositi ricchi di nutrienti e umidità, come, per esempio, sotto un al-

bero che funge da posatoio per gli uccelli o le pile di scarti delle formiche (Wenny, 2001). Il mutualismo di protezione, meno studiato rispetto ai primi due (Bronstein et al., 2006; Marazzi et al., 2013), è trattato di seguito in maggior dettaglio.

Mutualismi protettivi tra piante e formiche

Come nell'impollinazione, anche nel mutualismo di protezione la ricompensa è un nettare ricco di carboidrati. Questo nettare non è però prodotto nei fiori e non è coinvolto nell'impollinazione, infatti sono denominati nettari 'extraflorali' (Caspari, 1848) o 'extranuziali' (Delpino, 1868-1874). Oggigiorno il termine 'extraflorale' è il più usato (Schmid, 1988) e da qui in avanti sarà abbreviato come NEF. La dolce ricompensa è destinata specialmente alle formiche che in compenso fungono da guardie del corpo, proteggendo la pianta dai suoi nemici, perlopiù insetti erbivori (Bentley, 1977; Rico-Gray & Oliveira, 2007). In questo modo le formiche possono influenzare l'ecologia di intere comunità di artropodi (Blüthgen et al., 2000; Heil, 2015). Il nettare è apprezzato inoltre anche da molti altri artropodi: mosche, vespe, ragni, farfalle, coccinelle, ecc. (Koptur, 2005).

Non è da sorprendersi che questa interazione protettiva abbia avuto un ruolo positivo nell'evoluzione delle piante (Weber & Agrawal, 2015). Infatti, i NEF si possono trovare in almeno 104 famiglie di angiosperme e 4 di felci (Weber & Keeler, 2013) e hanno assunto una diversità fenotipica notevole. Praticamente i NEF si possono trovare su qualsiasi organo aereo della pianta (eccetto all'interno dei fiori) e hanno assunto le forme più svariate, da dischi piatti, a tazze e sfere o ovetti (Zimmermann, 1932; Koptur, 1992; Marazzi et al., 2013).

Le interazioni NEF-formiche sono state analizzate soprattutto a livello di singole specie di piante per verificare l'effetto mutualista (cfr. Trager et al., 2010), ossia il reciproco beneficio ottenuto dalla pianta e dalla formica. Sono meno gli studi a livello di comunità vegetali. Queste interazioni sono ben documentate nei tropici e subtropici, dove sono spesso abbondanti ed evidenti, mentre nelle zone temperate sono rare o apparentemente assenti e probabilmente per questo motivo anche meno studiate (Keeler, 1980; Rico-Gray & Oliveira, 2007; Aranda-Rickert et al., 2014) e non esistono, a mia conoscenza, pubblicazioni sulla diversità di queste interazioni a livello di ambienti naturali europei.

Studio esplorativo e obiettivi

Un recente studio al Sud delle Alpi (Marazzi et al., 2014) ha mostrato che i NEF di specie esotiche coltivate nel Giardino Botanico delle Isole di Brissago (Lago Maggiore, Svizzera) sono funzionali anche a queste latitudini e capaci di attirare le formiche indigene, facendo sorgere la domanda su quale sia la diversità e l'ecologia di NEF nella flora spontanea nel resto del territorio. Questa domanda ha motivato il lavoro esplorativo nella riserva naturale delle Bolle di Magadino come "sito modello" al Sud delle Alpi.

Uno dei primi passi per lo studio delle interazioni NEF-formiche a livello di ambienti naturali è principalmente

descrittivo: identificare gli attori in gioco (piante con NEF e formiche), ossia quali sono le specie con NEF nel sito studiato e capire se i NEF sono funzionali, ossia se producono il nettare e se attirano le formiche. A tale scopo, ho osservato: 1) la diversità di specie con NEF nella riserva, 2) la diversità morfologica e funzionale dei loro NEF, 3) il periodo approssimativo di attività dei NEF, 4) la presenza di formiche sui NEF e 5) il loro comportamento verso altri artropodi presenti sulla pianta.

MATERIALI E METODI

Il progetto è stato condotto nella riserva naturale delle Bolle di Magadino (46° 09' N 08° 52' E; 193-195 m s.l.m.), una zona umida d'importanza internazionale secondo la Convenzione di Ramsar del 1971. Ubicata sul delta nel Lago Maggiore e comprendente la foce dei fiumi Ticino e Verzasca, la riserva conserva un sistema di ambienti naturali con vari boschi alluvionali, prati umidi (lischeti) e canneti, divisi nelle Bolle meridionali (coperte in gran parte da un bosco dominato *Salix alba* L. e *Alnus incana* (L.) Moench) e le Bolle settentrionali (con boschi misti di *Quercus* spp., *Fraxinus excelsior* L. e *Robinia pseudoacacia* L.; Fondazione Bolle di Magadino, 2017). La riserva è immersa nella parte più piovosa del clima insubrico caratteristico al Sud delle Alpi, con precipitazioni medie annuali di 1700-1900 mm, una temperatura media annua di 10-12 °C e un soleggiamento relativo medio annuale del 54-57% (periodo di riferimento 1981-2010; MeteoSvizzera, 2012).

Per lo studio della diversità tassonomica e funzionale dei NEF, sono partita da una "lista di specie potenziali con NEF", compilata in base a dati pubblicati sulla presenza di NEF nelle stesse specie (indigene o neofite) o in altre specie dello stesso genere (incluso i dati sotto forma di liste consultabili in Weber et al., 2015). La presenza dei NEF e la loro funzionalità (secrezione di nettare o presenza di formiche intente a raccogliere il nettare) sono state confermate con verifiche nella riserva a scadenze regolari (ogni 2 settimane circa, per un totale di 16 verifiche) in giorni favorevoli alla secrezione (asciutti) e durante il periodo vegetativo da inizio maggio a fine novembre 2016 e inizio marzo fino a metà maggio 2017. I dati floristici degli individui osservati sono stati segnalati al centro dati nazionale, Info Flora. Durante queste verifiche regolari ho preso nota dello stadio ontogenetico dell'organo su cui si trova il NEF. Per esempio, se i NEF erano su foglie: foglie all'inizio dello sviluppo, foglie con lamina in espansione, foglie mature con la lamina completamente sviluppata, ecc. Infatti, i NEF sono generalmente attivi soprattutto durante gli stadi giovani, ossia gli stadi più vulnerabili, durante i quali la presenza di formiche dovrebbe limitare i danni degli erbivori.

Benché questo studio esplorativo non abbia contemplato la tassonomia delle formiche, si sono identificate le specie per le quali si sono notati eventuali comportamenti rilevanti (per esempio di aggressività) nei confronti di altri artropodi presenti sulla pianta con NEF al momento delle osservazioni. In questi casi, oltre a

documentare le formiche sui NEF, ho contato anche il numero di formiche coinvolte nei comportamenti di interesse e ho annotato lo stato fenologico della pianta: sterile, inizio fioritura, in piena fioritura, a fine fioritura, ecc. Ogni conteggio è stato effettuato per un periodo d'osservazione di ca. 30 sec ritenuto sufficiente per scandagliare la pianta senza contare due volte la stessa formica. L'identificazione delle formiche si è basata su fotografie macro (Canon EOS Rebel T3i, lente macro Tamron 1:1) con la conferma da parte di un esperto.

RISULTATI

Nella riserva delle Bolle di Magadino sono state confermate almeno 12 specie di piante con NEF, appartenenti a 9 generi e 9 famiglie (Tab. 1, Fig. 1A-C, E-J), di cui 3 sono neofite (incluse due invasive), mentre in una specie, *Populus alba* L., non è chiaro se le strutture identificate come NEF (Fig. 1D) siano veramente dei NEF, pertanto ulteriori verifiche sono necessarie. La maggior parte dei NEF si trova sulle foglie e/o sulle stipule (Fig. 1). I NEF sono apparsi funzionali in otto specie, mentre altre osservazioni sono necessarie in due specie (Tab. 1). Complessivamente, i NEF erano attivi a partire dall'inizio della primavera e fino ad estate inoltrata, con alcune differenze tra specie (Tab. 1). La secrezione coincideva con gli stadi di sviluppo degli organi su cui si trovavano i NEF (giovani foglie, giovani ramoscelli, ecc).

In base alla Lista floristica della Fondazione Bolle di Magadino (2015), almeno altre sei specie con NEF che non hanno potuto essere osservate durante questo studio potrebbero essere presenti nella riserva (*Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve, *Prunus laurocerasus* L. - neofita, *Prunus serotina* Ehrh. - neofita, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Sambucus racemosa* L., *Vicia sepium* L.; B. Marazzi dati non pubblicati), per un totale di almeno 18 specie con NEF. Se si considera che la flora della riserva ingloba ca. 845 specie di piante vascolari (Lista floristica della Fondazione Bolle di Magadino, 2015), significa che le specie con NEF rappresentano almeno l'1.4% (e forse addirittura il 2.1%) della diversità totale di piante vascolari della riserva.

Benché i rilievi non hanno potuto essere esaustivi su tutta l'area della riserva, le Bolle meridionali sembrano distaccarsi per il numero maggiore di specie con NEF rispetto alle Bolle settentrionali (dati non mostrati). In particolare, i boschi alluvionali sono dominati da *Salix alba*, al loro interno e intorno si trovano molti esemplari di *Sambucus nigra* L. e di *Viburnum opulus* L., vari alberi di *Populus* spp. si trovano per esempio lungo l'argine, e l'invasiva *Impatiens glandulifera* Royle è abbondante localmente.

Per quanto riguarda il comportamento delle formiche, sono stati osservati due tipi di comportamento contrastanti: uno di aggressività e uno di protezione. Nel primo caso, è stato registrato un solo evento di comportamento aggressivo di operaie di *Formica cinerea* Mayr, 1853 su *Vicia sativa* L. nei confronti di un curculionide (Curculionidae) (Fig. 1K). I comportamenti protettivi sono stati osservati in forma di interazioni tra indivi-

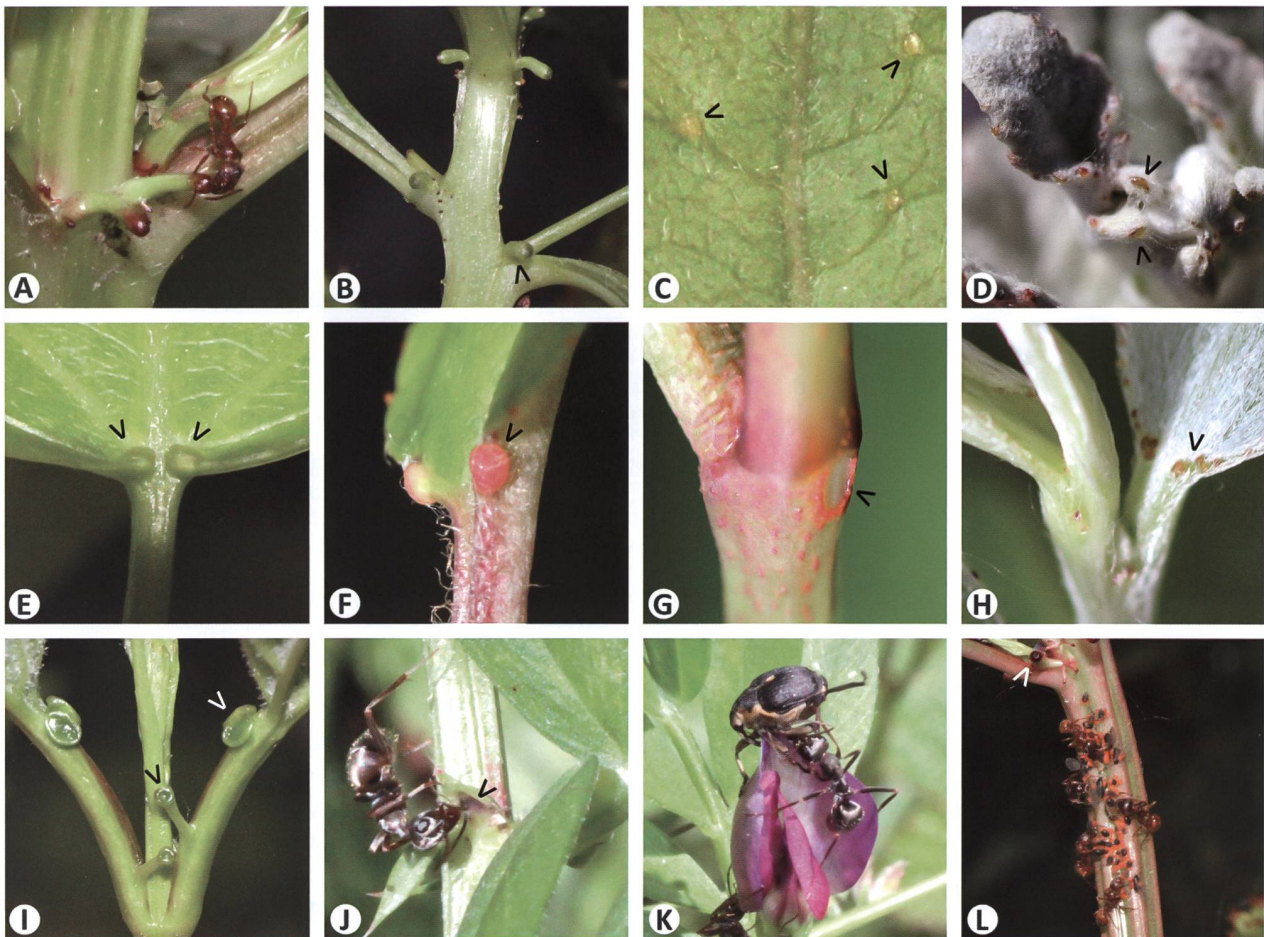


Figura 1: Diversità di specie vegetali con nettari extraflorali (NEF) nella riserva delle Bolle di Magadino (Cantone Ticino, Svizzera). La famiglia delle specie è elencata nella tabella 1. L'asterisco indica specie neofita. Le frecce illustrano la posizione di alcuni NEF. A-B, NEF stipulari; A, *Impatiens glandulifera** Royle con *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758); B, *I. parviflora* DC. C, *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton, NEF puntiformi sulla lamina inferiore. D, *Populus alba* L., possibili NEF sui denti del margine delle giovani foglie. E, *Populus tremula* L., NEF alla base della lamina foliare di una giovane foglia (sono uguali ai NEF di *P. x canescens* (Aiton) Sm., non illustrato qui). F, *Prunus avium* L., NEF alla base della lamina foliare (come pure in *P. cfr. mahaleb* L., non illustrato qui). G, *Reynoutria japonica** aggr., NEF sulla parte superiore degli internodi. H, *Salix alba* L., possibili NEF sul margine foliare. I, *Sambucus nigra* L., NEF tra fogliole di una foglia composta (NEF simili anche al posto delle stipule). J, *Viburnum opulus* L., NEF sul picciolo e alla base della foglia. K, *Vicia sativa* L., NEF sulla lamina ventrale delle stipule, con *Formica cinerea* Mayr, 1853. L, comportamento aggressivo di una formica nei confronti di un curculionide su *V. sativa*. M, afidi su *I. glandulifera* attirando l'attenzione di tutte le formiche.

dui di *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758) e afidi (Aphidoidea) in *I. glandulifera*, una delle tre specie di piante con NEF e anche afidi; Tab. 1). Le interazioni sono state documentate in una stazione di 5 individui (periodo di osservazione: dal 10 giugno 2017 al 20 luglio 2017; in agosto tutti gli individui erano morti). In questi individui, *M. rubra* è risultata essere la specie dominante e la sola con tutte o quasi tutte le sue operaie occupate ad interagire con gli afidi e a raccogliere un liquido espulso dal loro addome (Tab. 2; Fig. 1M) senza mai visitare i NEF. Solo le poche rimanenti erano infatti in ricognizione altrove sulla pianta insieme alle operaie di altre specie.

DISCUSSIONE

Diversità e funzionalità dei NEF

Questo studio è il primo ad esplorare la diversità di NEF a livello di ambienti alle nostre latitudini, ossia nella riserva delle Bolle di Magadino. Come in zone

temperate Nord Americane (p.es. Keeler, 1980), anche i risultati ottenuti suggerirebbero che le specie con NEF rappresentano una piccola percentuale della flora vascolare, che sarebbe ancora minore se non si considerassero le specie neofite. Conoscere la diversità tassonomica delle piante con NEF è comunque il primo passo per capire perché alle nostre latitudini siano così poche in proporzione al resto della vegetazione rispetto ai tropici e ai subtropici. Un prossimo passo sarebbe dunque quello di stimare l'abbondanza e la copertura delle piante con NEF in determinati ambienti naturali. Queste stime forniscono dei valori quantitativi ecologicamente più informativi rispetto ad un elenco di specie, perché possono essere inseriti in un discorso sul ruolo e/o l'importanza dei NEF nella comunità in cui si trovano.

La diversità tassonomica delle piante con NEF, come pure le stime della loro abbondanza e copertura, poco informano sulla presenza, l'abbondanza o l'intensità delle interazioni, poiché queste dipendono dalla funzionalità dei NEF e dal loro periodo di attività. In que-

Tabella 1: Specie di piante vascolari con nettari extraflorali (NEF) nella riserva delle Bolle di Magadino (Cantone Ticino, Svizzera). Specie confermate e dubbiose (contrassegnate con doppio asterisco), in ordine alfabetico per famiglia. Le specie neofite sono sottolineate e quelle invasive (Lista Nera, Info Flora 2014) sono indicate con un asterisco. Sono elencati i dati di funzionalità dei NEF (in base ad un anno di osservazioni) il punto di domanda indica la necessità di altre osservazioni, stima del periodo di attività (in base alle osservazioni nelle rispettive stagioni), la presenza di formiche sui NEF e la presenza di afidi sulla pianta.

Famiglia e specie	Luogo NEF	NEF funzionali	Periodo attività NEF	Formiche	Afidi
Adoxaceae					
<i>Sambucus nigra</i> L.	Foglie, stipule, internodi	Si	Primavera	Si	Si
Balsaminaceae					
<i>Impatiens glandulifera</i> * Royle	Foglie, stipule, internodi	Si	Fine primavera, estate	Si	Si
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	idem	Si	Estate (e primavera?)	Si	No
Betulaceae					
<i>Populus alba</i> L.**	Foglie	No	n/a	No	Si
<i>Populus tremula</i> L.	Foglie	Si	Primavera	No	No
<i>Populus x canescens</i> (Aiton) Sm.	Foglie	?	?	No	No
Cornaceae					
<i>Viburnum opulus</i> L.	Foglie	No	n/a	No	Si
Fabaceae					
<i>Vicia sativa</i> L.	Stipule	Si	Primavera, estate	Si	No
Oleaceae					
<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	Foglie	Si	Primavera	Si	No
Polygonaceae					
<i>Reynoutria japonica</i> * aggr.	Internodi	Si	Primavera, estate	Si	No
Rosaceae					
<i>Prunus avium</i> L.	Foglie	Si	Primavera	Si	No
<i>Prunus</i> cfr. <i>mahaleb</i> L.	Foglie	?	?	?	No
Salicaceae					
<i>Salix alba</i> L.	Foglie	No	n/a	No	No

sto ambito, un risultato inaspettato è stata la mancanza totale di secrezione (e nemmeno presenza di formiche) nei NEF di due delle 12 specie con NEF confermati: in *Salix alba*, albero dominante dei boschi alluvionali delle Bolle meridionali, e *Viburnum opulus*, un arbusto frequente nel sottobosco. Nessuna delle specie indigene con NEF è rara o minacciata in Svizzera. L'assenza di secrezione (o di NEF in alcuni individui) può avere almeno due possibili spiegazioni. Il periodo di attività potrebbe essere talmente breve da non aver coinciso con i giorni di osservazione. Questo è assai improbabile, visto che il periodo di secrezione, nelle specie con NEF attivi si estendeva per almeno alcune settimane durante lo sviluppo delle foglie e ramoscelli in primavera (ad esempio *Prunus avium* L.), se non addirittura fino ad estate inoltrata (*Impatiens glandulifera*) (Tab. 1). Un'altra spiegazione potrebbe essere che la pianta regola la secrezione dei suoi NEF, attivandoli e disattivandoli a seconda delle necessità. È risaputo che svariati sistemi di difesa indiretti delle piante sono inducibili (Karban et al., 1999; Arimura et al., 2005).

La secrezione di molti NEF può infatti essere indotta o rinforzata a seguito di eventi di erbivoria, come riportato, per esempio, in specie di *Populus* nel Nord America (Li et al., 2012).

Interazioni NEF-formiche

Nei mutualismi protettivi mediati da NEF le formiche fungono da guardie del corpo diminuendo i danni che gli erbivori causano alla pianta. Il periodo di secrezione coincide spesso con gli stadi giovanili degli organi su cui sono presenti i NEF, quando la presenza delle formiche può essere determinante per evitare danni agli organi in pieno sviluppo (giovani foglie, bottoni florali, giovani frutti, ecc.) (Rico-Gray & Oliveira, 2007). Anche nelle specie studiate qui i NEF sono attivi quando si sviluppano le nuove foglie e/o i nuovi rami, anche se questo aspetto non è stato studiato in dettaglio e la funzione protettiva delle formiche nettari-vivore presenti alle Bolle di Magadino rimane da accertare. In questo studio, le formiche attratte dai NEF attivi si sono raramente imbattute in altri artropodi e solo

Tabella 2: Interazione tra formiche e afidi in una stazione di *Impatiens glandulifera* Royle alle Bolle di Magadino (Cantone Ticino, Svizzera). Sono elencati lo stato fenologico degli individui, l'attività dei nettari extraflorali (NEF), la presenza di afidi, il numero totale di individui di formiche rispetto a quello di individui della specie dominante *Myrmica rubra* [Linnaeus, 1758] e il numero totale di specie osservate, il numero di individui di *M. rubra* e proporzione di individui sugli afidi rispetto al totale di individui di *M. rubra*.

Data e individuo pianta	Stato fenologico	NEF attivi?	Afidi presenti?	Numero totale individui	Numero individui <i>M. rubra</i>	Numero specie di formiche	Numero individui <i>M. rubra</i> su afidi	Numero individui di altre formiche su afidi	Percentuale <i>M. rubra</i> su afidi
10.6.2016									
1	Inizio fioritura	Si	No	3	3	1	0	0	0
2	Sterile	Si	No	2	2	1	0	0	0
3	Sterile	Si	Si	11	11	1	8	0	72,7
4	Sterile	Si	Si	10	10	1	7	0	70
5	Sterile	Si	Si	10	10	1	10	0	100
23.6.2016									
1	In piena fioritura	Si	Si	20	14	3	10	0	71,4
2	In piena fioritura	Si	Si	9	8	2	5	0	62,5
3	In piena fioritura	Si	Si	3	3	2	0	0	0
4	In piena fioritura	Si	Si	2	1	2	0	0	0
5	In piena fioritura	Si	Si	4	2	2	2	0	100
20.7.2016									
1	Fine fioritura	No	Si	10	10	1	10	0	100
2	Fine fioritura	No	Si	0	0	0	0	0	0
3	Morto	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
4	Morto	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
5	Fine fioritura	No	Si	21	21	1	21	0	100

in un'occasione ho osservato un comportamento aggressivo. Difficilmente si può però concludere che le formiche abbiano una funzione protettiva in base a mere osservazioni del loro comportamento. L'effetto dell'interazione sulla pianta dipende dal contesto ecologico in cui avviene l'interazione (*context dependency*; Chamberlain & Holland, 2008, 2009; Chamberlain et al., 2014). Per esempio, se nell'ambiente dove cresce una determinata specie con NEF la presenza di erbivori dannosi varia stagionalmente, vi saranno periodi in cui le formiche non avranno un nemico da cui proteggere le piante. L'effetto di una stessa interazione tra due specie può infatti variare nel tempo e nello spazio (Bentley, 1977; Ness, 2006): può essere mutualista in un certo contesto spaziotemporale e commensalista o antagonista in un altro e viceversa. Questa variazione è più marcata nelle interazioni facoltative, più effimere e dunque meno prevedibili ma molto più diffuse in natura delle interazioni obbligate, più costanti e più semplici da studiare (Davidson & McKey, 1993; Futuyma

& Agrawal, 2009); ciò spiegherebbe la gran quantità di studi su quest'ultime.

Altri contesti ecologici che possono alterare l'effetto dell'interazione NEF-formiche è quando le formiche sono attratte da altre ricompense. Ciò avviene per esempio nelle interazioni tra formiche e afidi, un noto mutualismo protettivo animale-animale, dove le formiche sono attratte dalla melata degli afidi, ossia un'escrezione liquida e zuccherina prodotta da questi insetti (Buckley, 1987; Holldobler & Wilson, 1990). Come osservato tra afidi e operaie di *Myrmica rubra* su *I. glandulifera*, le formiche nettarivore preferiscono la melata al nettare dei NEF (Koptur, 2005). La funzione dei NEF non è infatti quella di distrarre le formiche dagli afidi (Rico-Gray & Oliveira, 2007).

La funzione dei NEF in un dato ambiente naturale può dunque essere capita unicamente tenendo conto anche delle altre interazioni che coinvolgono le formiche. Nel caso degli afidi, la loro presenza sulle piante con NEF era assai variabile, trovandosi in alcune specie (e alcuni

individui) ma non in altre (Tab.1, 2). Come membro di una comunità o di un ecosistema, una stessa specie interagisce solitamente con varie altre specie, formando delle reti di interazioni (Stanton, 2003; Ings et al., 2009). Queste reti non sono statiche ma dinamiche: ogni singola interazione dipende dal momento e dal luogo d'incontro tra gli individui che interagiscono e perciò sono effimere, ossia variano nel tempo e nello spazio e si influenzano a vicenda (Strauss & Irwin, 2004).

Conclusioni e prospettive

Il carattere esplorativo di questo lavoro permette di delineare alcune linee di ricerca su un'interazione poco conosciuta nelle zone temperate europee. A livello di specie, un prossimo passo può essere quello di studiare l'ecologia comparativa dei NEF delle singole specie: fenologia, secrezione, quantità e composizione del nettare, interazioni con le formiche e/o con altri artropodi, ecc. Tramite i cosiddetti esperimenti di esclusione, si può testare l'effetto protettivo delle formiche nettari-vore, identificando anche la causa dei danni subiti dalla pianta in assenza delle formiche. Oppure ci si può concentrare sul rapporto NEF-formiche-afidi. Insomma, le singole specie possono diventare l'oggetto di studio per rispondere a domande fondamentali di ecologia ed evoluzione delle interazioni e degli stessi NEF.

A livello di comunità di un ambiente naturale, un prossimo passo può essere quello di stimare l'abbondanza e la copertura di specie con NEF rispetto a quelle senza NEF e ricostruire le reti d'interazione con le formiche in quell'ambiente. In questo modo si può capire meglio il ruolo ecologico dei NEF in un dato ambiente e compararlo con altri ambienti nel mondo (Aranda-Rickert et al., 2014). Si può anche scomporre il ruolo delle specie indigene rispetto a quello delle neofite che occupano lo stesso posto.

In termini di storia naturale, nella riserva delle Bolle di Magadino si possono trovare dei tipi di vegetazione ancora relativamente naturali rispetto al resto del Piano di Magadino. Assumere che questi rappresentino un'approssimazione della vegetazione locale prima che l'uomo alterasse considerevolmente i fondovalle al Sud delle Alpi (soprattutto controllando fiumi e laghi), potrebbe aiutarci a comprendere un po' di più la storia evolutiva dei NEF nel nostro territorio e alle nostre latitudini.

RINGRAZIAMENTI

Ringrazio sentitamente la Fondazione Bolle di Magadino per finanziare gran parte di questo lavoro e permettermi così di continuare le mie ricerche scientifiche in questo ambito. Vorrei ringraziare inoltre l'Ufficio cantonale della natura e del paesaggio per le autorizzazioni necessarie alle ricerche in campo, Anya Rossi-Pedruzzi per l'aiuto nell'identificazione delle formiche, Nicola Patocchi per introdurremi al mondo affascinante delle Bolle e i commenti costruttivi ad una versione iniziale del manoscritto, e Mauro Jermini e Marco Moretti per le revisioni e i suggerimenti costruttivi di questo manoscritto.

BIBLIOGRAFIA

- Aranda-Rickert A., Diez P., & Marazzi B. 2014. Extrafloral nectar fuels ant life in deserts. *AoB Plants*, plu068.
- Arimura G.I., Kost C. & Boland W. 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids*, 1734: 91-111.
- Bentley B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pug-nacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 407-427.
- Blüthgen N., Verhaagh M., Goitia W., Jaffe K., Morawetz W. & Barthlott W. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125: 229-240.
- Bronstein J.L., Alarcón R. & Geber M. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172: 412-428.
- Bronstein J.L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97: 1160-1170.
- Bronstein J.L. 2015. The study of mutualism. Pp 3-19 in J.L. Bronstein, ed. *Mutualism*. Oxford University Press, New York.
- Buckley R.C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 1-135.
- Caspary R. 1848. *De nectariis*. Adolphum Marcum, Bonn, 56 pp.
- Chamberlain S.A. & Holland J.N. 2008. Density-mediated, context-dependence consumer-resource interactions between ants and extrafloral nectar plants. *Ecology*, 89: 1364-1374.
- Chamberlain S.A. & Holland J.N. 2009. Quantitative synthesis of context dependency in ant-plant protection mutualisms. *Ecology*, 90: 2384-2392.
- Chamberlain S.A., Bronstein J.L. & Rudgers J.A. 2014. How context dependent are species interactions? *Ecology letters*, 17: 881-890.
- Davidson D.W. & McKey D. 1993. Evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research*, 2: 13-83.
- Delpino F. 1868-1874. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, 11: 265-332 (1868); 12: 21-141, 179-233 (1869); 13: 167-205 (1870); 16: 151-349 (1873); 17: 266-407 (1874). [Secondo Schmid, 1988, la parte sui nettari appare in 16:233-275 e, anche se datata 1873, è stata in realtà pubblicata nel 1874; l'intera opera è stata pubblicata separatamente in 1875, con una nuova impaginazione].
- Flores J. & Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, 14: 911-916.
- Franklin K., Sommers P.N., Aslan C., Lopez B.R., Bronstein J.L., Bustamante Ortega E., Burquez A., Medellín R.A. & Marazzi B. 2016. Plant biotic interactions in the Sonoran Desert: Current knowledge and future research perspectives. *International Journal of Plant Science*, 177: 217-234.
- Fondazione Bolle di Magadino. 2017. Cartografia ufficiale aggiornata in continuazione.
- Futuyma D.J. & Agrawal A.A. 2009. Evolutionary history and species interactions. *Proceedings of National Academy of Science USA*, 106: 18043-18044.
- Hairton N.G., Smith F.E. & Slobodkin L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94: 421-425.

- Heil M. 2015. Extrafloral nectar at the plant-insect interface: A spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. *Annual Review of Entomology*, 60: 213-232.
- Herrera C.M. & Pellmyr O. 2002. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell Science, Oxford, 312 pp.
- Holldobler B. & Wilson E.O. 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 743 pp.
- Howe H.F. & Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Ings T.C., Montoya J.M., Bascompte J., Blüthgen N., Brown L., Dormann C.F., Edwards F., Figueroa D., Jacob U., Jones J.I. & Lauridsen R.B. 2009. Review: Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78: 253-269.
- Karban R., Agrawal A.A., Thaler J.S. & Adler L.S. 1999. Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 443-447.
- Keeler K.H. 1980. Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate communities. *American Midland Naturalist*, 104: 274-280.
- Koptur S. 2005. Nectar as fuel for plant protectors. Pp. 75-108 in Wäckers F., van Rijn P.C.J., Bruin J. eds. Plant-provided food for carnivorous insects. Cambridge: Cambridge University Press.
- Li T., Holopainen J.K., Kokko H., Tervahauta A.I. & Blande J.D. 2012. Herbivore-induced aspen volatiles temporally regulate two different indirect defences in neighbouring plants. *Functional Ecology*, 26: 1176-1185.
- Marazzi B., Bronstein J.L. & Koptur S. 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of Botany*, 111: 1243-1250.
- Marazzi B., Rossi-Pedruzzi A., Giacalone-Forini I. & Maspoli G. 2014. Ant-plant interactions between native ants and non-native plants with extrafloral nectaries: New insights from the Brissago Islands (Canton Ticino, Switzerland). *Bollettino della Società Ticinese di Scienze Naturali*, 102: 47-56.
- Marazzi B., Sommers P.N., Lopez B.R., Bronstein J.L., Bustamante Ortega E., Burquez A., Medellín R.A., Aslan C. & Franklin K. 2015. Plant biotic interactions in the Sonoran Desert: Conservation challenges and future directions. *Journal of the Southwest*, 57: 457-502.
- MeteoSvizzera. 2012. Rapporto sul clima – Cantone Ticino 2012, rapporto di lavoro MeteoSvizzera, p. 63.
- Ness J.H. 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos*, 113:506-514.
- Nicolson S.W. 2007. Nectar consumers. Pp. 289-342, in Nicolson S.W., Nepi M., Pacini E. eds. Nectaries and Nectar. Springer, Dordrecht.
- Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J. & Niemela P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118: 240-261.
- Rico-Gray V. & Oliveira P.S. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. The University of Chicago Press, Chicago, 346 pp.
- Schmid R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries: Historical perspective and terminological recommendations. *Botanical Review*, 54: 179-232.
- Schoonhoven L.M., van Loon J.J.A. & Dicke M. 2005. Insect-plant biology, 2nd edn. Oxford University Press, New York, 440 pp.
- Stanton M.L. 2003. Interacting Guilds: Moving beyond the Pairwise Perspective on Mutualisms. *The American Naturalist*, 162: 10-23.
- Strauss S.Y. & Irwin R.E. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35: 435-466.
- Trager M.D., Bhotika S., Hostetler J.A., Andrade G.V., Rodríguez-Cabal M.A., McKeon C.S., Osenberg C.W. & Bolker B.M. 2010. Benefits for plants in ant-plant protective mutualisms: a meta-analysis. *PLoS ONE*, 5:e14308. doi:10.1371/journal.pone.0014308.
- Info Flora. 2014. Lista delle neofite invasive in Svizzera. Buholzer S., Nobis M., Schoenenberger N., Rometsch S. Stato Agosto 2014. Disponibile online: <https://www.infoflora.ch/it/flora/neofite/liste-e-schede.html> (consultato maggio 2017).
- Weber M.G. & Keeler K.H. 2013. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany*, 111: 1251-1261.
- Weber M.G. & Agrawal A.A. 2014. Defense mutualisms enhance plant diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 16442-16447.
- Weber M.G., Porturas L.D. & Keeler K.H. 2015. World list of plants with extrafloral nectaries. www.extrafloralnectaries.org (consultato in dicembre 2015).
- Wenny D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary and Ecological Research*, 3: 51-74.
- Zimmermann J.G. 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beihefte zum Botanischen Centralblatt, 49: 99-196.