

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA
SCUOLA DI AGRARIA E MEDICINA VETERINARIA
CORSO DI LAUREA IN SCIENZE FORESTALI ED AMBIENTALI

**Confronto dei trend anatomico funzionali dello
xilema in piante giovani e vecchie
di *Picea abies* e *Larix decidua* in due siti di alta
quota nelle Alpi**

Relatore:

Dott. Gai Petit

Correlatore:

Dott. Angela Luisa Prendin

Laureanda:

Valentina Buttò

matricola:

1077941

Indice

Sommario	v
Abstract	vii
1 Introduzione	1
2 Materiali e metodi	9
2.1 Aree di studio	9
2.2 Materiali	10
2.3 Analisi anatomiche	12
2.4 Analisi statistiche	16
3 Risultati	19
3.1 Variazione del diametro idraulico (Dh) nei due siti	21
3.2 Sito di Lötschental	22
3.3 Sito di Croda da Lago	23
3.4 Variazioni dell'indice di incremento di area basale (BAI)	25
4 Discussione	27
5 Conclusioni	31
Bibliografia	33

Sommario

Di tutti gli archivi naturali di cui disponiamo per studiare i cambiamenti climatici gli alberi sono fra quelli più importanti. Lo studio degli anelli e dei parametri ad essi legati ha fornito già molte informazioni sul nostro sistema climatico. Tuttavia, grazie alle moderne tecnologie anche le loro proprietà anatomiche adesso si configurano come una promettente fonte di informazioni. Uno dei parametri anatomici più studiati è il diametro delle cellule xilematiche. Tale caratteristica anatomica è molto importante perchè ha una relazione diretta con l'architettura idraulica della pianta che deve essere adattata, per questioni di sopravvivenza, a vincoli di natura fisica legati alla crescita in altezza durante l'ontogenesi ed alle variazioni delle condizioni ambientali. Alla base di tale adattamento vi è il mantenimento del trend di allargamento basale, detto anche "widening", dei condotti xilematici che prevede un aumento dei diametri dall'apice verso la base del fusto. Ciò è finalizzato alla riduzione della resistenza al flusso idrico che naturalmente cresce all'aumentare della distanza che l'acqua deve percorrere dalle radici alle foglie. Da recenti studi pare che questo meccanismo sia universale e determinato dal "controllo" apicale. Lo studio degli anelli come proxy è dunque strettamente legato all'anatomia, alla fisiologia ed all'ecologia degli alberi stessi e presenta l'ulteriore complicazione determinata dal fatto che, comunque, i trend anatomici possano essere legati a caratteristiche genetiche. Le aree di studio sono costituite da due siti di alta quota nelle Alpi che si trovano in prossimità del limite superiore del bosco (treeline): uno in Svizzera, a Lötschental e l'altro in Italia, in località Croda da Lago. Le piante campionate sono state in tutto 52 ed appartengono a due specie differenti: *Larix decidua* Mill. e *Picea abies* (L.) Karst ed a classi di età differenti. Sono state, difatti, distinte le giovani (di età inferiore ai 50 anni) dalle vecchie (di età superiore ai 50 anni).

Le quote che caratterizzano i due siti permettono di studiare le risposte anatomiche dei diversi individui in un habitat caratterizzato da fattori limitanti quali le temperature, la minore pressione parziale di CO₂ e la bassa evoluzione dei suoli. L'ipotesi è che in risposta al cambiamento climatico dovrebbero verificarsi delle differenze dei trend radiali nelle due classi di età. Da ciascuna pianta è stata estratta una carota della quale sono state caratterizzate le serie anulari dei parametri morfo-anatomici.

Le carote sono state depezzate e dai pezzi ottenuti sono state ricavate delle sezioni fotografate a 40X ingrandimenti. Si è quindi passati alla fase di analisi per mezzo del software Roxas che ha restituito le misure di diversi parametri tra i cui l'ampiezza dell'anello (MRW) ed il diametro idraulico (Dh).

A partire da Dh è stato calcolato il diametro idraulico medio (MDh) che è stato espresso in funzione di CA. I grafici ottenuti hanno mostrato come tutte le piante condividano un trend "universale" che è funzionale al mantenimento dell'efficienza idraulica. Sono poi state messe a confronto le serie temporali di Dh in funzione dell'età cambiale (CA) di piante giovani e vecchie. Mediante un'analisi della covarianza (ANCOVA) è stata verificata la differenza tra le pendenze delle linee di tendenza delle distribuzioni che identificano, per altro, i tassi di accrescimento in altezza delle piante. Dai risultati emerge che il Dh è caratterizzato da un tasso di accrescimento maggiore negli individui giovani di abete rosso nel sito italiano e di larice nel sito svizzero. Per quanto riguarda il larice del sito italiano e l'abete rosso del sito svizzero non si rilevano differenze nei tassi di accrescimento di giovani e vecchi. È stato poi calcolato l'indice di incremento di area basale (BAI) ed espresso in funzione di CA. Sembrerebbe che la risposta al cambiamento climatico sia sito-specifica e specie-specifica e che ad un aumento dei tassi di accrescimento di Dh sia corrisposto anche un aumento dei tassi di accrescimento del BAI. Da ciò risulta che, complessivamente, i sistemi di alta quota hanno una capacità di stoccaggio di carbonio maggiore rispetto al passato.

Abstract

Trees are among the most important natural archives that allow us to study climate change. The study of rings and other related parameters linked with them has already provided a lot of information about the climate system. However, thanks to modern technologies, also their anatomical properties now represent promising sources of information. One of the most studied anatomical parameters is the hydraulic diameter of xylem cells. This anatomical feature is really important for its connection with the hydraulic architecture of plants that must be adapted to physical constraints linked to growth in height during ontogeny and to environmental changes. The reason behind this adaptation is the maintenance of widening of xylem conduits that consist in the increase of the xylem cell's hydraulic diameters from the stem apex downward. This is useful for the reduction of resistance to water flow that increase with the distance from the stem apex and with the length of the path from the roots to the leaf. Recent research indicates that this configuration is universal and determined by an "apical control". The study of rings as a proxy are firmly linked with anatomy, physiology, and ecology of trees taking into consideration that anatomical trends may be linked with genetics. The aim of this study is to sample the differences between the trend of time series of conduits size. The trees sampled were larches (*Larix decidua* Mill.) and norway spruces (*Picea abies* (L.) Karst) at different ages divided 2 sites: one in Switzerland (Lötschental) and the other in Italy (Croda da Lago), near the treeline. The altitude of the sites allow to study the anatomical responses of the individuals that grow in a habitat characterized by different limiting factors like low temperatures, low CO₂ partial pressure and low evolution of the soil. The time series of hydraulic diameter (Dh) against cambial age (CA) were analyzed in 52 trees in order to compare the growth rate between young (<50 years) and old individuals (>50 years). The hypothesis is that the growth rate of the young is higher than the old ones in response to climate change. Every core extracted from each plant was cut with a microtome to obtain slides with micro-sections that were photographed with a microscope at 40X magnification. The pictures of the micro-sections were then stitched with PTGUI and analyzed with the software Roxas, producing output data of hydraulic diameter (Dh) and the mean ring width (MRW) with annual resolution. These variables were

related to the cambial age in order to compare the trends in height and of rings. The relationships show that Dh increased with cambial age at the same rate in young and old spruce in Löttschental but this doesn't happen in Croda da Lago because the young spruces have a greater growth rate than old spruces. These observations were confirmed by ANCOVA. The growth rate of larches is the same for the old and young individuals in Croda da Lago but Dh increased at faster rate in young larches in Löttschental compared to old ones. The charts in with the basal area increment index (BAI) is against CA shows that when the growth rate increased the BAI did the same. So, we can state that responses to climate change is site-specific and species-specific and where there is an increasing in the growth rate of Dh there is also a corresponding increase in BAI. Therefore, the current carbon sink capacity of high altitude forests seem to be greater than in the past.

Introduzione

Dall'ultimo rapporto dell'Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) emerge che il nostro sistema climatico si sta riscaldando. Le quantità di neve e ghiaccio si sono ridotte, il livello del mare si è alzato e le concentrazioni di gas serra sono aumentate con conseguente riscaldamento di atmosfera ed oceani. Il bureau dell'IPCC dichiara inoltre che i dati della temperatura superficiale media globale di terra ed oceano, calcolati in un trend lineare, mostrano un riscaldamento pari a 0.85°C nel periodo tra il 1880 ed il 2012 (Stocker et al., 2014). Stando a quanto riportato in uno studio di Jones et al. (1999) le seguenti affermazioni derivano da osservazioni sul sistema climatico che si basano su misurazioni dirette effettuate mediante adeguata strumentazione da più o meno 150 anni. Le indagini su periodi antecedenti l'avvento dei moderni strumenti di misura si basano su ricostruzioni paleoclimatiche che si affacciano su diverse finestre temporali. Tali ricostruzioni vengono effettuate mediante l'utilizzo di archivi naturali detti "proxy" e che possono essere costituiti da caratteristiche chimico-fisiche di molti elementi come anelli di accrescimento degli alberi, coralli, carote di ghiaccio e sedimenti lacustri e marini (Mann et al., 2003). Il termine proxy è legato al fatto che questi dati non costituiscono segnali climatici diretti ma ottenuti "per procura" che devono dunque essere opportunamente tradotti e ripuliti dal "rumore". Il rumore è costituito da fattori che possono interferire con le osservazioni e dare luogo a stime fuorvianti (Orombelli, 2005). Lo studio degli anelli di accrescimento fornisce dunque importanti contributi nel creare una conoscenza più profonda del nostro sistema climatico e riguarda molto da vicino lo studio dell'ontogenesi degli alberi. Questo insieme di processi è di per sè affascinante ma, negli ultimi anni, grazie ad un approccio multidisciplinare e ad al progresso tecnologico, ha permesso di carpire nuove informazioni su un fenomeno complesso quale è il cambiamento climatico. Il clima, infatti, come già accennato, esercita molteplici influenze sulla crescita degli alberi sia a livello microscopico che macroscopico (Allen et al., 2010). Come tutti gli esseri viventi gli alberi presentano caratteri fenotipici frutto dell'espressione genica

che può essere condizionata, secondo gradi diversi, da fattori ambientali. La genetica, influenzata dalle condizioni ambientali, determina quali processi possano verificarsi e risente a lungo termine soprattutto delle pressioni selettive esercitate dai fattori limitanti (Fritts, 2012). L'accrescimento, che darà luogo all'anello, avviene mediante la sovrapposizione di un nuovo strato legnoso prodotto da un tessuto meristematico, il cambio vascolare, fra la corteccia ed il legno già esistente. Nelle zone temperate e fredde gli anelli vengono, salvo casi eccezionali, prodotti dalla pianta ogni anno e le loro caratteristiche possono variare notevolmente a seconda delle condizioni climatiche e stagionali nel contesto delle quali la pianta vegeta. Nell'ambito dello stesso anello possono inoltre variare anche, in ampiezza e rapporto, il legno primaticcio, che viene prodotto all'inizio della stagione vegetativa e presenta cellule di grosse dimensioni e dalla parete sottile ed il legno tardivo che è il tessuto che si forma alla fine di tale periodo e che presenta, viceversa, cellule dal lume fortemente ridotto e dalla parete cellulare spessa (Berti et al., 2006). Le due tipologie di legno sono spesso distinguibili ad occhio nudo ed al microscopio (fig. 1.1). Ad ogni stagione vegetativa, dunque, le

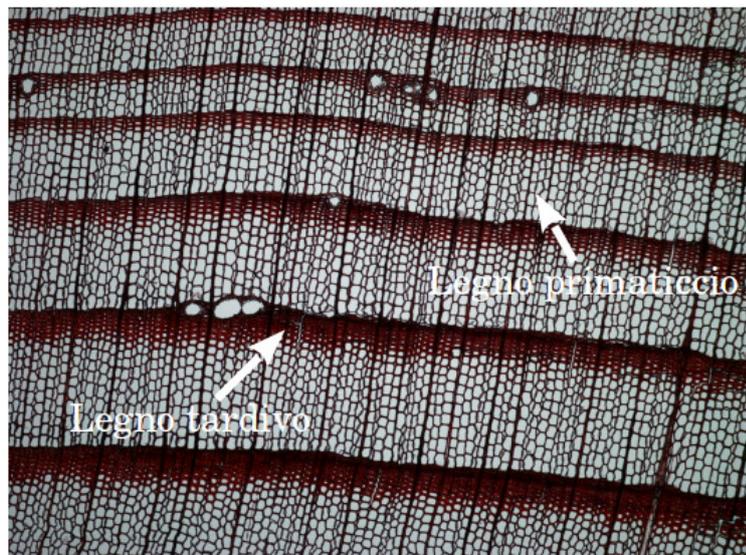


Figura 1.1: Sezione di larice ingrandita a 40X: è possibile vedere il legno primaverile: più chiaro ed il legno tardivo: più denso e scuro.

fluttuazioni climatiche hanno un'influenza sulle caratteristiche degli anelli prodotti. Tali influenze sono correlabili a larghezza, accumulazione di biomassa, modificazioni chimiche ed ad altre caratteristiche anatomiche. Abbiamo quindi a disposizione delle "registrazioni" climatiche su risoluzione annuale che rendono disponibili cronologie molto ampie. Forniscono inoltre la possibilità di utilizzare modelli semplici e lineari che correlano clima e crescita e che possono essere verificati e calibrati (Carrer and Urbinati, 2006). Stando a ciò gli anelli sono caratterizzati da un determinato accrescimento che risulta osservabile non solo in alberi che vivono in una zona ma anche in ceppaie e nel legno di alberi di zone limitrofe. È possibile datare un anello mediante una procedura

chiamata *crossdating*. Tale procedura viene utilizzata per identificare l'anno esatto in cui questi è stato formato in base alla propria larghezza o ad altre caratteristiche quali, ad esempio, la densità o le firme isotopiche di diversi elementi (Grissino-Mayer, 1996). Eventi estremi possono lasciare delle impronte indelebili sugli anelli; tra questi menzioniamo: la mancanza di luce, che costituisce la fonte di energia nella fotosintesi e può determinare una minore produzione di glucosio e quindi una minore quantità di carbonio da allocare (Longo, 1997); le gelate, che possono creare danni da gelo e che si manifestano con la comparsa di un anello da gelo (fig. 1.2). Se queste sono tardive o primaverili (cioè si verificano alla fine della stagione fredda) l'anello sarà danneggiato nella porzione più giovane. Se le gelate sono precoci, dunque estive o autunnali (quindi si verificano all'inizio della stagione fredda o in tarda estate), le variazioni di densità e forme cellulari si collocheranno all'interno dell'anello stesso (Schweingruber et al., 2007). Harris (1934) afferma che la formazione di cristalli di ghiaccio all'interno del tessuto xilematico determina il collasso delle pareti delle cellule che assumono forme anomale molto caratteristiche (fig. 1.2). Bisogna comunque considerare che, oltre che dai trend

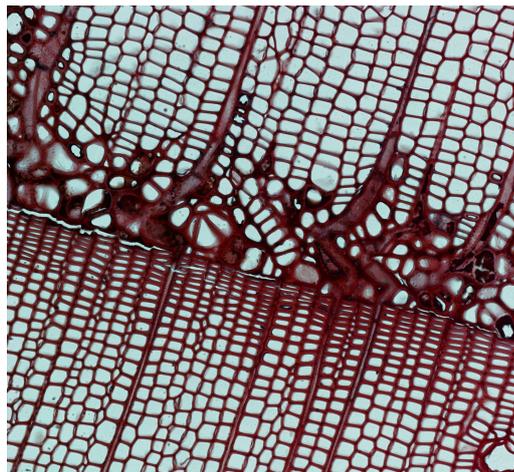


Figura 1.2: Anello da gelo in sezione di Abete rosso fotografata con ingrandimento 100X.

legati al clima, la larghezza degli anelli è condizionata anche da fattori legati al trend biologico. Il progressivo incremento di area del fusto, difatti, per questioni meramente geometriche, è distribuito lungo una circonferenza più ampia e tale circostanza si riflette in una caratteristica e progressiva diminuzione della larghezza dell'anello (Biondi and Qeadan, 2008). Il trend biologico può essere considerato misurando l'area basale che costituisce l'area della sezione trasversale di un albero misurata ad 1,30 m. Viene poi calcolato l'incremento di area basale per ottenere la crescita annuale (Barrows et al., 2007). Dove si vuole amplificare il segnale climatico l'eliminazione del trend radiale è fondamentale e tale operazione viene eseguita mediante l'utilizzo di tecniche differenti finalizzate alla standardizzazione dei dati. Vi sono tuttavia delle informazioni relative all'allometria ed alle prestazioni eco-fisiologiche delle piante che

non è possibile reperire mediante il solo studio degli anelli e della densità del legno come parametri proxy. È per questo che si ricorre allo studio dell'anatomia dello xilema (Carrer et al., 2015). Tra le caratteristiche anatomiche più interessanti ai fini degli studi in atto, nei quali nozioni di anatomia si legano a quelle di ecologia, vi sono le dimensioni delle cellule xilematiche. Questo parametro è correlato all'idraulica della pianta in quanto il trasporto dell'acqua dalle radici agli stomi avviene a livello xilematico. Il tessuto xilematico deve essere "plastico", cioè deve adattarsi ai diversi cambiamenti intrinseci (di matrice ontogenetica) o estrinseci (legati a variazioni delle condizioni ambientali) che possono verificarsi. Al fine di mantenere un adeguato flusso

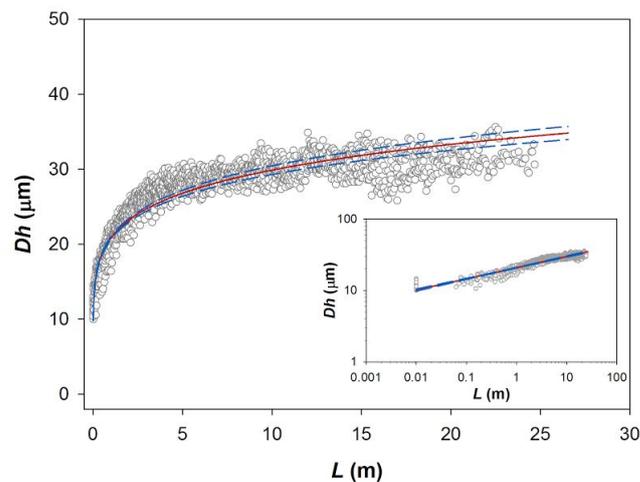


Figura 1.3: Relazione tra diametro idraulico (D_h) e distanza dall'apice (L): i due parametri rappresentati in scala lineare ed in scala $\text{Log}_{10}\text{-Log}_{10}$. In rosso la curva di interpolazione è calcolata con analisi RMA. Le linee tratteggiate blu indicano i limiti di confidenza al 95% (Farinati, 2014)

idrico per la risalita dell'acqua vi sono meccanismi fisiologici che determinano un fenomeno chiamato widening. In virtù di tale fenomeno i segnali ormonali, correlati a produzione e trasporto di auxina, unitamente alla durata dell'espansione cellulare durante la xilogenesi, portano alla formazione di vasi che presentano dimensioni differenti a seconda della distanza dall'apice (Sorce et al., 2013). Ciascun anello di accrescimento, dunque, è costituito da condotti di diametro variabile secondo un trend incrementale dall'apice alla base del fusto, come si può osservare nel grafico (fig. 1.3). Il grafico mette in evidenza, soprattutto nella figura in piccolo dove la scala è logaritmica, la presenza di un trend tipo potenza che lega le dimensioni del diametro idraulico alla distanza dall'apice. Tutto questo è utile ad una riduzione della resistenza idraulica attraverso la compensazione per l'effetto dovuto alla crescita in altezza durante l'ontogenesi. Il principio che governa questo meccanismo è quello secondo il quale il flusso d'acqua attraverso i vasi può essere comparato ad un flusso attraverso tubature capillari a sezione circolare. È possibile, sulla base di tale assunto, benchè questi costituisca una semplificazione, calcolare il tasso di flusso $\frac{dV}{dt}$ attraverso

una tubatura considerando che questi sarà proporzionale alla variazione di pressione lungo la lunghezza percorsa $\frac{dP}{dl}$ ed alla conducibilità idraulica $k_{capillary}$. Il tutto è sintetizzabile nella formula:

$$\frac{dV}{dt} = -k_{capillary} \frac{dP}{dl} \quad (1.1)$$

che rappresenta una delle molteplici espressioni della legge di Darcy (Tyree and Zimmermann, 2013). Il trend di allargamento (widening) dei vasi è dunque funzionale allo smorzamento della componente di lunghezza dell'equazione. Considerando che la resistenza (R) in un condotto, secondo la legge di Hagen-Poiseuille è pari a:

$$R = \frac{8\pi\mu L}{S^2} \quad (1.2)$$

dove μ è la viscosità del fluido, L la lunghezza del percorso ed S la sezione del condotto, risulta evidente il contributo della lunghezza sulla resistenza, rispetto alla quale è direttamente proporzionale ma anche quello della sezione con il quale ha un rapporto di proporzionalità quadratica inversa. Tale variazione lungo il fusto si configura dunque come un aggiustamento anatomico particolarmente efficiente.

Recenti ricerche hanno mostrato, tuttavia, che poichè il widening è solo legato

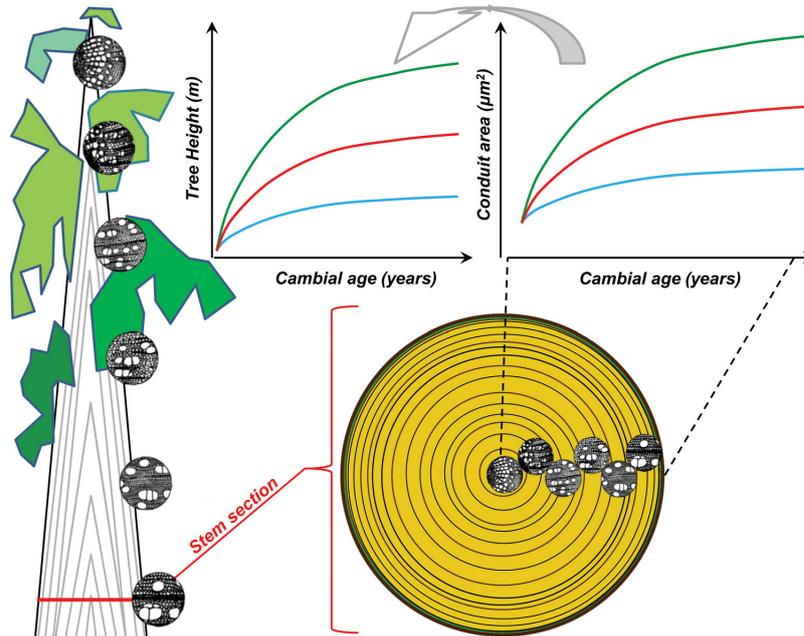


Figura 1.4: Il tipico trend correlato all'età che si può riscontrare nell'altezza dell'albero e il corrispondente cambiamento di dimensione dei vasi rappresentato in due differenti grafici per tre alberi con tassi di crescita differenti. Questa corrispondenza può essere rilevata osservando la dimensione dei vasi sia lungo il fusto all'interno dello stesso anello o attraverso una sezione dal midollo verso l'esterno (Carrer et al., 2015)

all'aumento in altezza con l'ontogenesi, questo determina anche il trend radiale di dimensioni cellulari in funzione dell'età del cambio (Carrer et al., 2015), come è

possibile vedere in figura 1.4. Da ciò si deduce che il diametro cresce con l'età del cambio a tassi dipendenti da quelli dell'allungamento del fusto. La capacità delle piante crescere in altezza senza avere problemi di stabilità è fortemente correlata a quella di accumulare carbonio. Il carbonio fornisce solidità e struttura alle cellule che andranno a costituire il sistema idraulico; generalmente le piante cercano di investire questo elemento in questi due aspetti che rappresentano forza meccanica ed efficienza idraulica. In condizioni di limiti altitudinali sembrerebbe che l'anatomia del legno sia uno dei driver principali degli adattamenti ai limiti altitudinali in quanto è stato osservato che, ad alte quote, le piante tendono ad avere elementi xilematici più piccoli (Tognetti and Palombo, 2013). Essendo le piante di questi habitat interessate di per sé da dinamiche di fattori limitanti diventa dunque molto interessante capire come queste rispondano ai cambiamenti climatici. Ciò è in accordo con il secondo principio della dendrocronologia secondo il quale i ritmi dei processi vegetali sono vincolati dalla variabile ambientale maggiormente limitante (Grissino-Mayer, 1996). L'ambiente di alta quota per le specie arboree viene chiamato treeline o limite della vegetazione arborea e si configura come un ecotono che presenta caratteristiche ambientali comuni a tutti gli ambienti di alta montagna. Questo ambiente è soggetto ad una vasta gamma di disturbi che comprendono sia quelli legati alle avversità abiotiche che quelli biotici legati anche all'attività dell'uomo. Nelle Alpi questa zona bioclimatica è ubicata tra i 2000 ed i 2350 m.s.l.m (Körner, 2012). Fondamentalmente sono due le ipotesi circa la formazione della treeline intesa come habitat fortemente limitante alla crescita delle specie arboree: la "Carbon Limitation Hypothesis" e la "Sink Limitation Hypothesis". Secondo la prima ipotesi la limitazione di carbonio, dovuta alla presenza di un'atmosfera più rarefatta e quindi di una ridotta pressione parziale di CO₂ ad alte quote, sarebbe legata ad una minore assimilazione di quest'ultima; le basse temperature, inoltre, determinano una minore velocità dei processi ed una riduzione dell'attività della Rubisco (Handa et al., 2005). Più recentemente è stato osservato che vi è un'alta concentrazione di carboidrati non strutturali nelle piante alla treeline e ciò ha condotto alla formulazione della seconda ipotesi. I processi sarebbero "sink limited" in quanto il bilancio tra carbonio assimilato mediante la fotosintesi e carbonio investito per la crescita ed i processi di respirazione sarebbe alterato. Le basse temperature potrebbero dunque giocare un ruolo fondamentale nell'efficacia di allocazione del carbonio. A conferma di ciò potrebbe essere considerato il fatto che se fossero realmente limitati i processi fotosintetici si registerebbero minori quantità di carbonio non strutturale anziché maggiori quantità come effettivamente succede (Körner, 2003). Vi è poi da considerare la struttura di questi popolamenti: le formazioni forestali di alta quota sono generalmente aperte e ciò determina un forte grado di accoppiamento con l'atmosfera acuendo le risposte fisiologiche delle piante che diventano molto sensibili alle sue variazioni. Gli alberi alla treeline vivono quindi a temperature molto prossime

a quelle atmosferiche e ciò si riflette in potenziali limitazioni ai processi fisiologici che si traducono in altezze ridotte. In questo particolare contesto le conifere risultano particolarmente svantaggiate in quanto gli aghi possono accumulare calore in maniera efficiente quando sono presenti in aggregati densi e quando la radiazione solare è forte e la velocità del vento bassa (Smith and Carter, 1988). Da studi condotti su specie che sono adattate a queste particolari condizioni ambientali è emerso che la limitazione alla crescita ha effetti sulla fissazione del carbonio ed il fatto stesso di essere individui arborei, caratterizzati da una certa altezza e soggetti ad esposizione agli agenti abiotici, specialmente in inverno, costituisce un fattore di criticità (Tognetti and Palombo, 2013). Ciò che ci si aspetta è che il riscaldamento globale determini uno spostamento verso l'alto delle treeline nelle aree alpine in quanto queste ultime rappresentano ecotoni determinati dal clima nel contesto dei quali le specie arboree sono particolarmente sensibili ai regimi di temperatura ed al riscaldamento globale (Dullinger et al., 2004). L'aumento delle temperature e della concentrazione di CO₂ è stato collegato ad uno spostamento delle treeline sia in senso altitudinale che latitudinale che è stato osservato nelle ultime decadi. L'obiettivo dello studio è verificare se effettivamente i giovani crescano più rapidamente e meglio rispetto ai vecchi. Ciò è possibile analizzando i trend anatomico-funzionali dello xilema nelle piante e mettendo a confronto diversi parametri. Tale operazione viene condotta anche nell'ottica di contestualizzare i dati in un gradiente altitudinale. L'ipotesi dunque prevede l'esistenza della correlazione tra il diametro idraulico, che costituisce un parametro anatomico e l'altezza, un parametro fisico. Sarebbe così possibile aggiungere una terza dimensione alle analisi dendrocronologiche ed aumenterebbe la nostra conoscenza della fisiologia delle piante. Come già ipotizzato da Farinati (2014) ciò implicherebbe anche la possibilità di risalire alle altezze che la pianta raggiunge nel corso del proprio sviluppo in funzione del diametro idraulico misurato sulla rotella alla base del fusto e si potrebbero dunque fare delle speculazioni sulla storia della pianta o ricostruzioni delle sue caratteristiche o di quelle di un popolamento. Costituirebbe inoltre uno strumento in più per predire le dinamiche forestali e potrebbe supportare la pianificazione di interventi strategici in popolamenti che si trovano in ambienti che stanno cambiando e la cui gestione dovrà essere adattata a tale circostanza.

Materiali e metodi

2.1 Aree di studio

La ricerca è stata condotta a partire da materiale proveniente da due siti differenti: il primo si trova a Lötschental, in Svizzera e l'altro sul massiccio montuoso Croda da Lago (Alpi centrali), appartenente alle Dolomiti Ampezzane (Alpi orientali). Il sito



Figura 2.1: I due siti di studio: a destra il sito di Lötschental ed a sinistra quello di Croda da Lago

di Lötschental si trova a 2200 m.s.l.m nell'omonima valle che si estende per circa 27 chilometri con quote che vanno da 630 a 3178 m.s.l.m. Le formazioni arboree presenti afferiscono alla tipologia foresta subalpina e sono costituite prevalentemente da due specie di conifere: il larice (*Larix decidua* Miller) e l'abete rosso [*Picea Abies* (L.) Karst]. Il suolo è profondo in media 60 cm ed è classificato come un cambisol podzolico (Treydte et al., 2010). La stazione meteo più vicina si trova a Ried, località a 1500 m.s.l.m ed ha registrato una media annua delle temperature di 4.7°C e temperature medie mensili di -3.6°C in Gennaio a 13.9°C in Luglio. Le precipitazioni annue ammontano a circa 1112 mm (Schmidt et al., 2009). Il sito è già oggetto di studio in quanto rientra in un progetto di ricerca dello Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL dal 2007. Costituisce infatti uno degli otto siti creati dall'istituto di ricerca svizzero. Tutte le aree di studio del progetto si trovano a diverse

quote per monitorare gli effetti del cambiamento climatico su specie ecologicamente differenti. La differenza di temperatura dell'aria (circa 3°C) fra il limite del bosco e il fondo valle, coincide grosso modo con la deviazione prevista dalle temperature attuali nei prossimi 100 anni. Tale circostanza rende Löttschental la località ideale per questo genere di studi considerando anche che ha un versante esposto a sud ed uno a nord. Gli individui carotati si trovano tutti nel versante esposto a sud. Il sito di Croda da Lago si trova a 2100 m.s.l.m. nel comune di Cortina D'ampezzo. La formazione boschiva presente è un larici-cembreto di alta quota. Il popolamento è misto e composto da 72% di larice europeo (*Larix decidua*), dal 23% di cirmolo (*Pinus cembra*) e dal 5% da abete rosso (*Picea abies (L.)Karst*). Il suolo è marrone rendzina (Renzinic Leptosols) su dolomite-roccia calcarea (Carrer and Urbinati, 2001). I dati meteo qui riportati provengono da misurazioni della stazione metereologica più vicina che è quella di Cortina D'ampezzo sita a 1275 m.s.l.m. Le temperature massime variano da -25°C a +30°C. Il mese più freddo è Gennaio mentre quello più caldo Agosto. Il valore di precipitazione annua è 1100 mm (Carrer et al., 1998). Come è possibile notare dalle caratteristiche del popolamento questi è stato soggetto, in passato, a disturbi. Studi dendrocronologici sulle ceppaie hanno confermato una progressiva diminuzione delle attività di pascolo ed utilizzazione forestale nel corso del secolo scorso, specialmente dopo la seconda guerra mondiale (Carrer, 1997).

2.2 Materiali

Le piante da campionare sono state scelte seguendo criteri prestabiliti. I fattori ai quali si è dato peso sono stati:

- lo stato di salute: sono state scartate le piante con evidenti segnali di deperimento o danni di natura biotica o abiotica;
- la forma del fusto: le piante dovevano essere prive di biforcazioni o strutture come contrafforti radicali;
- lo stato sociale: sono state scartate le piante aduggiate o dominate.

Si è poi scelto di considerare giovani le piante di età inferiore a 50 anni e vecchie quelle di età superiore. Le piante giovani sono state distinte dalle vecchie sulla base del fatto che le prime hanno un'altezza di inserzione della chioma più bassa rispetto alle seconde perchè si presume che l'autopotatura non sia stata ancora effettuata. Il diametro massimo accordato alle piante giovani è stato di 15 cm. Le carote provengono da 28 piante: 17 da Löttschental e 10 da Croda. A Löttschental i larici campionati sono in tutto 11 (5 giovani e 6 vecchi) mentre gli abeti rossi sono 7 (4 giovani e 3 vecchi). Le

differenze nel numero di individui delle due specie sono legate al numero di piante disponibili al momento del campionamento. A Croda da lago sono state prelevate 7 carote di larice e 7 di abete rosso da individui giovani. Di queste sono state selezionate le cinque migliori per ciascuna specie. I criteri prevedono la selezione delle carote con il centro, senza difetti legati alla pianta come legno di compressione, rami e fratture o all'operatore che può creare dei danni alla corota muovendo troppo il succhiello e creando delle zone più compresse di altre. Le carote, ottenute da una sezione radiale della pianta, sono state prelevate mediante il succhiello di Pressler ad un'altezza di 1,30 m in direzione perpendicolare al fusto della pianta (fig. 2.2). L'obiettivo è quello di evitare il legno di compressione e nel contempo intercettare il midollo in modo da ottenere informazioni più complete possibili.



Figura 2.2: campionamento con succhiello su pianta giovane di pino cembro.

Una volta prelevate, le carote sono state levigate e ne sono state caratterizzate le serie anulari mediante l'utilizzo di uno stereo microscopio (Leica, WILD M3B) annesso ad un supporto dotato di un contatore che viene azzerato ad ogni misurazione. La strumentazione si interfaccia con il software C.A.T.R.A.S. che memorizza la sequenza di informazioni associando a ciascun anno di formazione dell'anello le proprie dimensioni e conta il numero di anelli presenti nella carota. Il file di output è in formato .CAT e viene poi convertito in .csv e .xlsx da TSAP-WIN. I seguenti dati hanno permesso di ricostruire le serie cronologiche delle ampiezze degli anelli di tutte le carote relative a ciascuna pianta. Per ogni individuo selezionato, inoltre, sono stati misurati il diametro e l'altezza. La distribuzione dei due parametri è visibile nei grafici in figura 2.3 e 2.4 nei quali l'altezza (H) è espressa in funzione del diametro (D). Dai grafici è evidente che le piante presenti sono più di quelle che sono state campionate. Al fine di integrare le informazioni sugli adulti del sito Croda da Lago, infatti, sono stati considerati altri 24 individui: 18 di abete rosso e 6 di larice già analizzati dal dipartimento TESAF. Un quadro sintetico delle piante utilizzate nello studio è visibile nella tabella 2.1.

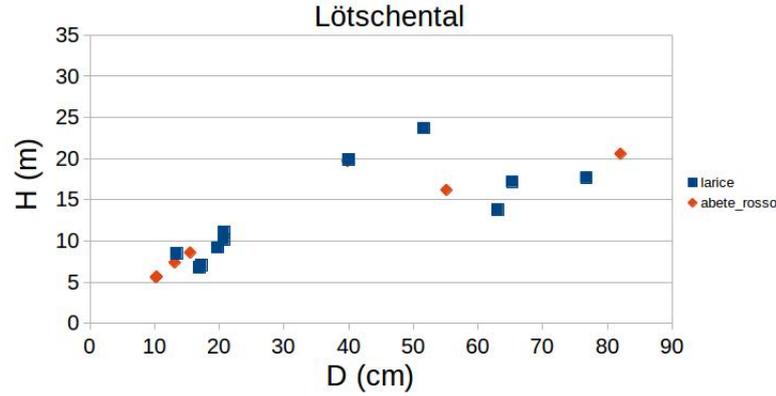


Figura 2.3: Distribuzione delle altezze in funzione del diametro relative alle piante del sito di Lötschental.

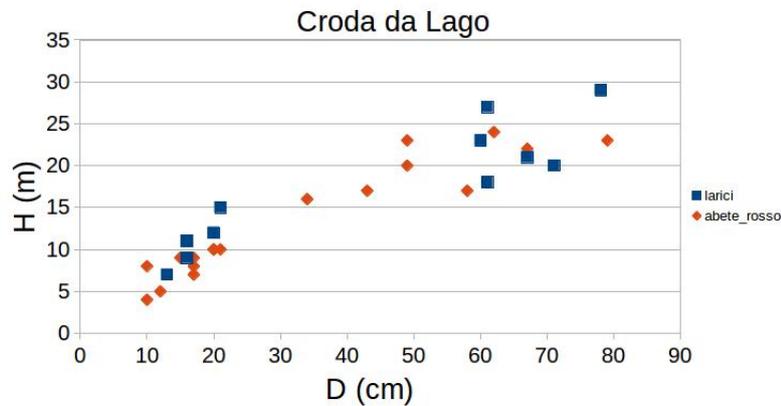


Figura 2.4: Distribuzione delle altezze in funzione del diametro relative alle piante del sito di Croda da Lago.

2.3 Analisi anatomiche

Le carote sono state tagliate in pezzi di circa 4 cm avendo cura di ottenere una sovrapposizione di almeno tre anelli tra una porzione e l'altra mediante un taglio obliquo svolto a favore di fibra. I pezzi sono stati contrassegnati con dei codici identificativi precedentemente stabiliti ed immersi in un becker contenente acqua ed un agitatore magnetico. Sono stati così fatti bollire su una piastra magnetica riscaldante per ammorbidire i tessuti e garantire la fuoriuscita della resina. Per ottenere delle sezioni tangenziali da ciascun campione è stato utilizzato un microtomo rotativo semi-automatico Leica RM2245 (fig. 2.5). Questo strumento permette di ottenere sezioni di un determinato spessore ed, attraverso l'utilizzo di lame affilate, un taglio preciso. Lo spessore medio delle sezioni è di 12 μm e sono state ottenute in modo da avere le pareti cellulari integre con dei tagli perpendicolari alle fibre che permettesero una visione ortogonale delle cellule. Le sezioni, una volta poste sul vetrino e risciacquate con acqua, sono state sbiancate con poche gocce di ipoclorito di sodio: tale procedura amplifica l'azione del colorante che risulta avere una presa più efficace

Lötschental		Croda da lago	
abete rosso	larice	abete rosso	larice
7	11	23	11
Giovani			
3	5	15	5
Vecchi			
4	6	8	6
TOTALE		52	

Tabella 2.1: Piante campionate



Figura 2.5: microtomo rotativo

sul campione. Successivamente è stata utilizzata la seguente procedura: le sezioni vengono risciacquate con acqua e colorate mediante una soluzione di safranina (1%) ed astrablue (0,5%). I due coloranti appena menzionati evidenziano rispettivamente in rosso la lignina ed in blu i tessuti non lignificati; un successivo risciacquo con acqua rimuove l'eccesso di colore ed è propedeutico al processo di disidratazione che viene condotto mediante l'utilizzo di una soluzione di etanolo al 50% seguito da un successivo trattamento con una soluzione di etanolo al 96%. A questo punto viene rimosso l'alcol con della carta assorbente e si procede alla fissazione del campione con il mezzo di montaggio acrilico per vetrini istologici e citologici Eukitt®. Questo prodotto permette l'adesione del vetrino coprioggetti e la conservazione del campione. I vetrini sono infine posti tra due strisce in plastica resistente al calore su un piano in metallo ed al di sopra di essi vengono posti dei magneti che appiattiscono la sezione ostacolando la formazione di bolle d'aria all'interno del vetrino (Fig. 2.6). Una volta asciutti e ripuliti dagli eccessi di Eukitt®, i vetrini sono stati fotografati mediante l'utilizzo del microscopio ottico con fotocamera Nikon Eclipse 80i (Nikon, Tokyo, Giappone), con un ingrandimento di 40X (fig. 2.7). Le foto sono state scattate avendo cura di ottenere una sovrapposizione tra le immagini di 1/3 dell'area. Questo accorgimento è finalizzato alla

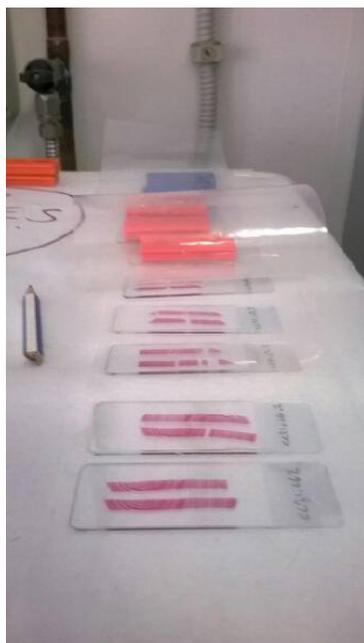


Figura 2.6: Vetrini su supporto metallico

buona riuscita dei panorami che sono stati ottenuti utilizzando PTGui. La dimensione massima del panorama che verrà poi analizzato è 32.768 pixel per limiti legati al software che viene utilizzato nello step successivo. I panorami sono stati analizzati mediante il software Roxas® (von Arx and Carrer, 2014): uno strumento di analisi delle immagini che permette la quantificazione dell'anatomia della xilema in campioni circolari o lineari ottenuti da angiosperme e conifere. Il file di output del software è



Figura 2.7: microscopio Nikon Eclipse 80i

un foglio excel nel quale è possibile leggere una serie di parametri come il numero di cellule, la larghezza dell'anello ecc... Per tutti i panorami analizzati è stata definita una calibrazione spaziale (pixel, μm) in funzione dell'ingrandimento con il quale sono state scattate le foto. Al fine di ottenere dati il più possibile attendibili in fase di

elaborazione dei risultati sono stati presi degli accorgimenti specifici legati soprattutto al modo in cui lavora Roxas. Prima dell'analisi vera e propria si è tracciata per ogni panorama un'area di interesse che è la porzione di panorama che viene analizzata dal software. I confini dell'area sono sempre stati tracciati in modo da seguire i raggi nel muoversi da un anello al successivo ed avere, indicativamente, lo stesso numero di file di cellule di legno tardivo e legno primaverile in tutti gli anelli. È possibile tracciare anche delle aree di esclusione qualora vi siano degli oggetti particolarmente estesi che devono essere esclusi dall'analisi che viene fatta nello step successivo. Un esempio di oggetto di questo tipo potrebbe essere una discontinuità nella sezione che si è rotta durante il taglio o durante le fasi di colorazione. Mediante la funzione "Analyze" è stato possibile analizzare l'area di panorama prescelta ed ottenere dei file di output in cui sono contenuti i parametri anatomici. Tale operazione può essere ripetuta sistematicamente per più panorami, precedentemente caricati, effettuando un "Batch process". Successivamente gli anelli sono stati tracciati manualmente in modo da rispettare la precisione richiesta dallo studio e crossdatati con l'ausilio delle curve ricavate dalle letture dello stereoscopio. Per la corretta datazione di ciascun anello viene utilizzato il parametro di larghezza media dell'anello (MRW) al quale corrisponde un anno di formazione. In un file excel vengono riportate le letture dello stereoscopio affiancate a quelle generate da Roxas. La larghezza media dell'anello viene così espressa in funzione del proprio anno di formazione in un grafico a linee. Si ottiene una curva che viene utilizzata come riferimento e alla quale vengono sovrapposte quelle generate dall'interpolazione degli stessi dati ma stavolta presi dai vari file di output ottenuti dall'analisi di Roxas (Fig. 2.8).

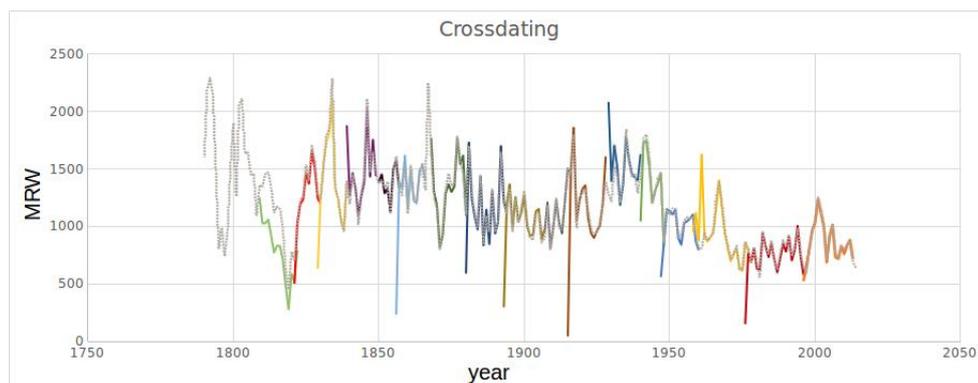


Figura 2.8: Larghezza media dell'anello (MRW) espressa in funzione dell'anno. La linea tratteggiata esprime la lettura dello stereoscopio alla quale vengono sovrapposte, in vari colori, quelle generate dai dati che si trovano nel file output di Roxas.

La fase successiva è stata quella di pulizia dei panorami analizzati da errori nel riconoscimento delle cellule in quanto spesso vengono riconosciute come tali canali resiniferi, raggi parenchimatici o più cellule che vengono inglobate in una. Questa operazione viene effettuata mediante il tool "Perform for large conduits" che permette

di trovare gli elementi più grandi presenti nell'immagine. Dall'analisi di ciascun panorama sono stati ottenuti dunque diversi file di output Excel i quali, mediante una funzione specifica di Roxas che si chiama "summurize outputs" sono stati riassunti in un unico file scegliendo il criterio che prevede, in caso di sovrapposizione di anelli dei medesimi anni, la selezione di quello che presentasse il maggior numero di cellule. Si è dunque svolta un'operazione di controllo dei dati e si sono eliminati quelli frutto di analisi parziali. L'eliminazione è scaturita da difetti riscontrabili nei panorami analizzati e riconducibili a vari fattori quali:

- presenza di anelli da gelo molto grandi che occupano quasi tutta la superficie dell'anello di quell'anno;
- anelli composti da poche cellule a causa di defogliazioni determinate dalle pullulazioni periodiche di Tortrice grigio (*Zeiraphera diniana Gn.*). Questo tuttavia vale solo per il larice e per il sito di Lötschental (Weidner et al., 2010);
- presenza di legno di compressione che influisce sul diametro idraulico medio per quell'anno abbassandolo notevolmente.
- anelli con poche cellule.

2.4 Analisi statistiche

I parametri anatomici utilizzati nello studio sono stati il diametro idraulico (Dh) e la larghezza dell'anello (MRW). Dh è ricavato dalla formula:

$$Dh = \frac{\sum dn^5}{\sum dn^4} \quad (2.1)$$

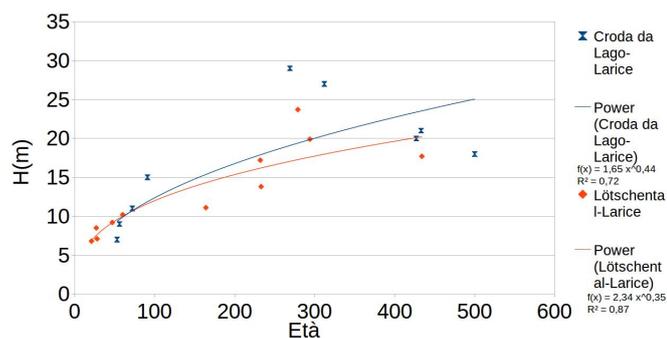
dove Dn rappresenta il diametro idraulico (Dh) della cellula ennesima. La formula è strutturata in maniera tale da attribuire un peso maggiore ai condotti più ampi. Difatti si ipotizza che i Dh delle singole tracheidi siano correlati alla loro conduttanza idraulica e che questa sia proporzionale a d^4 (Sperry et al., 1994) e (Mencuccini et al., 1997). I Dh ottenuti sono stati espressi in funzione dell'età cambiale (CA) per studiarne l'andamento. Da Dh è stato ricavato il diametro idraulico medio (MDh) che è stato espresso in funzione dell'età cambiale (CA) per le due specie e per sito. Gli assi del grafico sono stati espressi su scala logaritmica e la linea di tendenza tracciata su questa serie di grafici ha una funzione di tipo potenza:

$$y = Kx^B \quad (2.2)$$

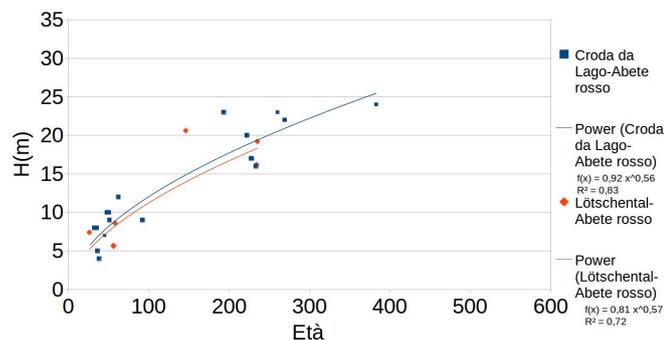
dove K è la costante allometrica e B è l'esponente di scala. E' stata poi effettuata un' analisi della covarianza per saggiare le differenze tra le pendenze delle linee di tendenza. L'ANCOVA costituisce un insieme di tecniche di analisi statistiche dei dati che consente di combinare un'analisi di regressione ad un'analisi della varianza per l'applicazione della quale, in questo studio, è stato utilizzato il software statistico R. L'analisi ha evidenziato quanto rilevanti fossero le differenze tra le linee di tendenza ottenute dai grafici. E' stato poi calcolato l'indice di incremento di area basale (BAI) delle diverse piante e messo in relazione con CA per vedere se ad un incremento del tasso di accrescimento di Dh fosse corrisposto anche un incremento del tasso di accrescimento del BAI.

Risultati

In un primo momento sono state verificate le differenze morfologiche tra le piante analizzate. Ciò è stato fatto esprimendo l'altezza delle piante (H) delle due specie in funzione dell'età all'anno del prelievo.



a: larice



b: abete rosso

Figura 3.1: Altezza delle piante (H) delle due specie espressa in funzione dell'età nei due siti. I trend rappresentati mediante una linea di tipo potenza sono molto simili tra le specie dei due siti

Si è ottenuta così una prima coppia di grafici (fig. 3.1) nei quali è stata tracciata una linea di tipo potenza. In generale le piante del sito svizzero sono più basse e questo è dovuto anche al fatto che siano più giovani. In entrambi i siti il larice raggiunge età più elevate ma l'andamento delle curve è condizionato dal fatto che non vi è lo

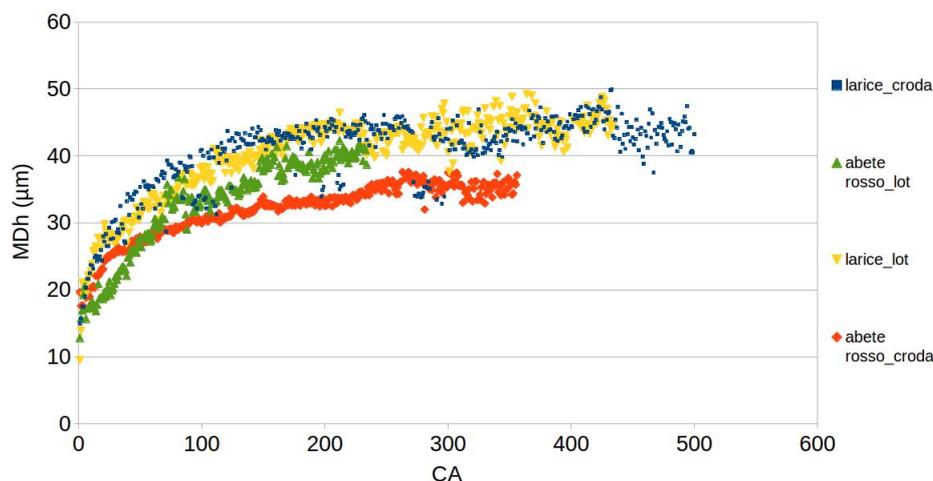


Figura 3.2: Diametro idraulico medio (MDh) espresso in funzione dell'età cambiale /CA) nelle diverse specie e nei diversi siti. La distribuzione dei punti palesa la presenza di un andamento "universale" dei diametri idraulici nonostante la diversità di specie e sito

stesso numero di piante per ciascuna età per ogni specie nei due siti. Dai grafici emerge che, comunque, le due specie presentano dei trend di altezze molto simili. Tale circostanza permette di considerare molto affini, dal punto di vista morfologico, le piante oggetto di studio. Una volta indagate le caratteristiche morfologiche delle piante sono stati calcolati i diametri idraulici medi (MDh). Questi sono stati ottenuti mediando i diametri idraulici (Dh) delle cellule prodotte nello stesso anno delle piante della stessa specie e dello stesso sito. I valori di MDh sono stati così espressi in funzione dell'età cambiale (CA) per ottenere il grafico in figura 3.2. Nel grafico è possibile osservare in colori diversi i punti afferenti alle distribuzioni di MDh delle due specie nei due siti. Ciò che è possibile osservare è che il trend di accrescimento di MDh è molto simile in tutte le piante confermando l'ipotesi che questi sia, in generale, "universale" (Carrer et al., 2015). Le differenze tra le curve sono probabilmente legate alla diversa provenienza delle piante che appartengono, comunque, a specie diverse. Le variazioni dei trend nell'ambito della medesima curva sono legate al fatto che, in alcuni casi, vi sono piante che presentano valori di Dh maggiori che incidono sulla media, determinando una risalita più veloce della nuvola di punti, che si interrompe quando questa categoria cessa di esercitare la propria influenza. Per mettere in evidenza i trend di accrescimento giovanili in epoche storiche differenti, sono stati analizzati i Dh di giovani e vecchi in funzione di CA per ogni specie e sito. Dal grafico ottenuto (fig. 3.3) è possibile ricavare diverse considerazioni. Le differenze di accrescimento tra giovani e vecchi, in generale, non sono sempre riscontrabili. Gli abeti giovani di Croda da Lago presentano trend di accrescimento molto affini a quelli dei vecchi di Lötschental. I larici vecchi di dei due siti presentano tassi di accrescimento molto simili.

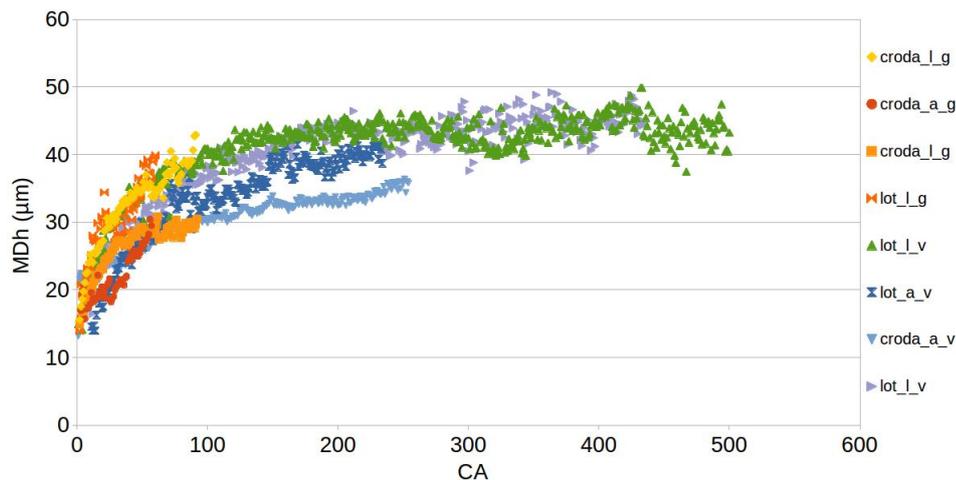


Figura 3.3: Diametro idraulico medio (MDh) espresso in funzione dell'età cambiale (CA) per le piante raccolte per classe (g: giovani;v: vecchi) e per i due siti (Lot: Löttschental; Croda: Croda da Lago). Si possono qui osservare le variazioni di MDh tra classi, specie e sito.

3.1 Variazione del diametro idraulico (Dh) nei due siti

Le variazioni di diametro idraulico (Dh) sono state espresse in relazione all'età cambiale (CA). Ciò è stato fatto per i due siti oggetto di studio e per le due specie in analisi per cogliere le differenze, nel dettaglio, tra tassi di accrescimento di Dh in epoche storiche differenti. Questo rende possibile confrontare i trend giovanili delle due classi di età in quanto la classe dei vecchi era giovane prima dell'inizio del fenomeno dei cambiamenti climatici. Sono stati così ricavati i grafici di seguito riportati ed al fine di renderne più fruibile l'interpretazione ogni individuo è contrassegnato con una sigla ed un simbolo differente. Per rendere più riconoscibili le differenze tra i trend radiali delle due classi di età nell'ambito dello studio della stessa specie in un sito le stesse informazioni sono state espresse su scala logaritmica ma utilizzando il MDh. Inoltre, poichè la rinnovazione necessita di alcuni anni per affermarsi, sono stati eliminati quelli in cui l'andamento delle curve suggeriva una situazione di aduggiamento della rinnovazione. In questo modo è stato considerato il tasso di accrescimento della pianta nel pieno delle proprie potenzialità. A ciascuna distribuzione è stata attribuita una linea di tendenza di tipo potenza caratterizzata da una funzione della quale i parametri sono riportati in tab. 3.1.

3.2 Sito di Löttschental

Dal grafico in fig. 3.4 si evince che il tasso di accrescimento dei giovani è maggiore rispetto a quello dei vecchi. Sembra difatti che i giovani abbiano raggiunto Dh maggiori rispetto a quelli raggiunti dai vecchi alla medesima età cambiale. In fig. 3.4, in basso a destra, è presente il grafico su scala logaritmica nel quale è espresso il MDh delle piante giovani e vecchie in funzione di CA.

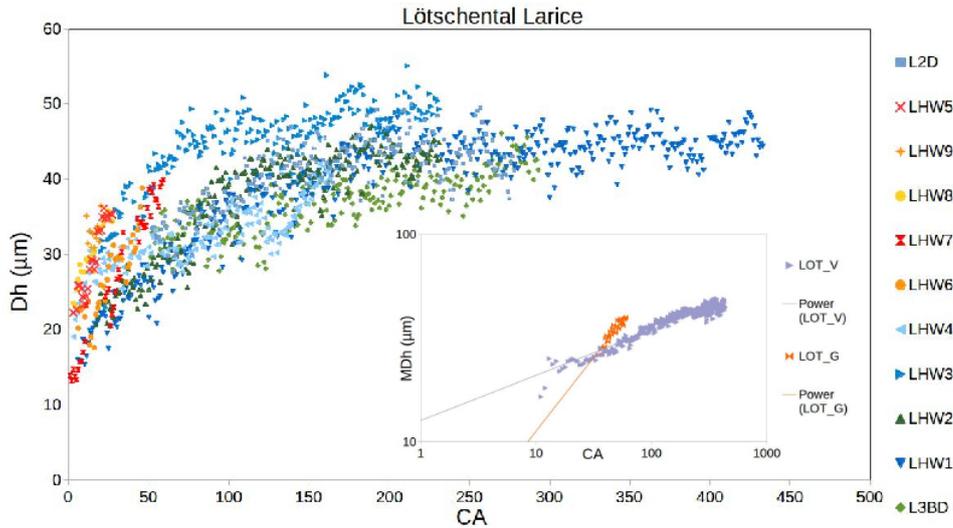


Figura 3.4: Diametro idraulico (Dh) espresso in funzione dell'età cambiale (CA). I giovani (in colori caldi) evidenziano una distribuzione differente dai vecchi (in colori freddi). Riquadro: diametro idraulico medio (MDh) espresso in funzione di CA. Funzione delle linee di tendenza G(giovani): $2.19 \cdot CA^{0.71} \cdot 2.19$; $R^2=0.85$; V(vecchi): $12.67 \cdot CA^{0.22}$; $R^2=0.92$ (vedi tab. 3.1)

Al fine di avere un dato medio attendibile è stata eliminata la pianta LHW3 in quanto si discosta eccessivamente dalla distribuzione che caratterizza le piante vecchie, com'è ben visibile nella medesima figura. Si può vedere infatti che la pianta, di circa 200 anni è anche la più giovane della propria classe. Si vede così distintamente la differenza nei tassi di accrescimento di giovani e vecchi ben espressa anche dai parametri delle funzioni delle linee di tendenza espressi nella tab. 3.1. Gli andamenti dei tassi di accrescimento di Dh nell'abete rosso sono riportati nel grafico in fig. 3.5. Ciò che si vede distintamente è che i tassi di accrescimento degli abeti rossi giovani e vecchi sono rimasti invariati. Ciò è riscontrabile anche nel grafico in basso a destra in fig. 3.5 dove è possibile vedere il MDh in relazione a CA.

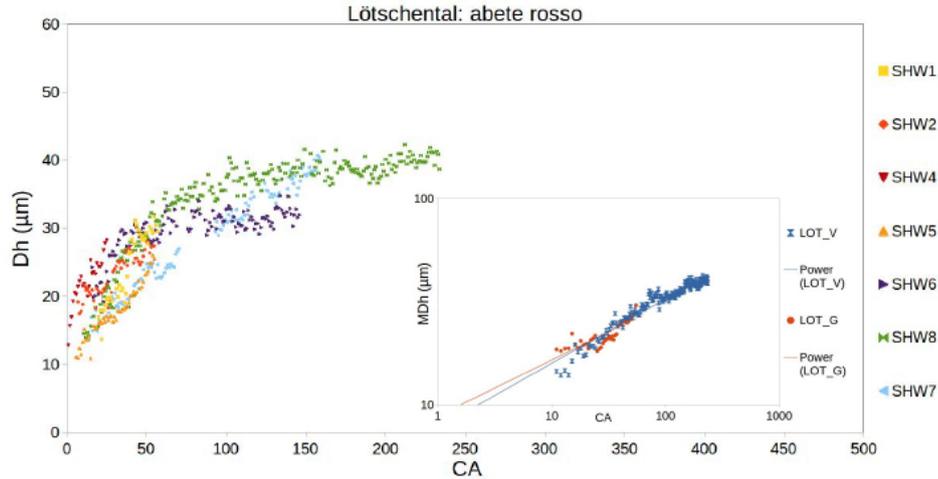


Figura 3.5: Diametro idraulico (Dh) espresso in funzione dell'età cambiale (CA). I trend dei giovani (colori caldi) e quelli dei vecchi (colori freddi) mostrano uguale andamento. Riquadro: le linee di tendenza sono quasi sovrapponibili. Funzione delle linee di tendenza G(giovani): $7.79 \cdot CA^{0.31}$; $R^2=0.93$; V(vecchi): $8.85 \cdot CA^{0.27}$; $R^2=0.74$ (vedi tab. 3.1)

3.3 Sito di Croda da Lago

La serie temporale di Dh dei larici del sito italiano è visibile nel grafico in fig. 3.6. I tassi di accrescimento risultano invariati nelle due classi di età come conferma anche il grafico su scala logaritmica presentato in basso a destra. Nel caso degli abeti rossi il

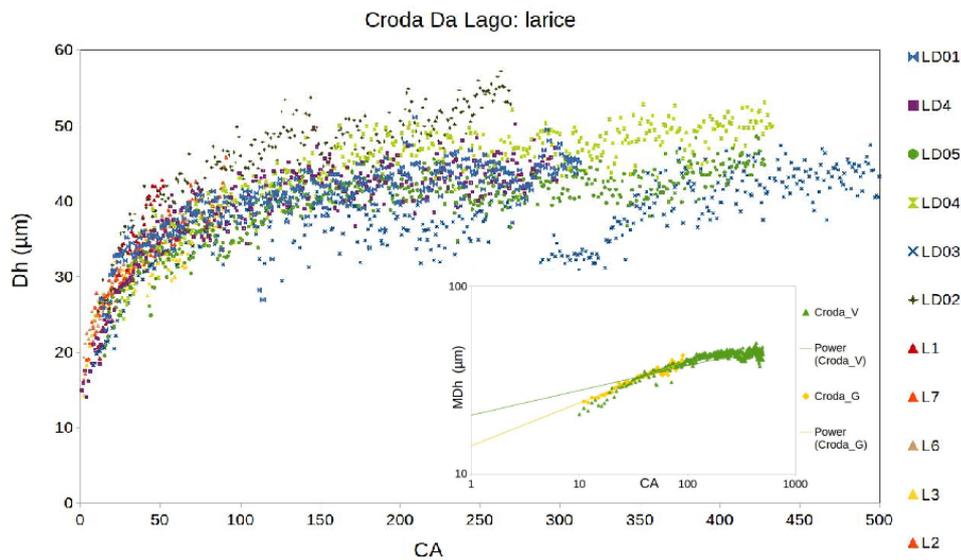


Figura 3.6: Diametro idraulico (Dh) espresso in funzione dell'età cambiale (CA). Le distribuzioni dei punti rappresentanti la classe dei giovani (in colori caldi) e quella dei vecchi (in colori freddi) non manifestano differenze. Riquadro: grafico su scala logaritmica che rappresenta il MDh in funzione di CA. Funzione delle linee di tendenza G(giovani): $14.05 \cdot CA^{0.17}$; $R^2=0.97$; V(vecchi): $11.41 \cdot CA^{0.26}$; $R^2=0.97$ (vedi tab. 3.1)

grafico che mette in relazione Dh e CA evidenzia delle differenze tra gli abeti giovani

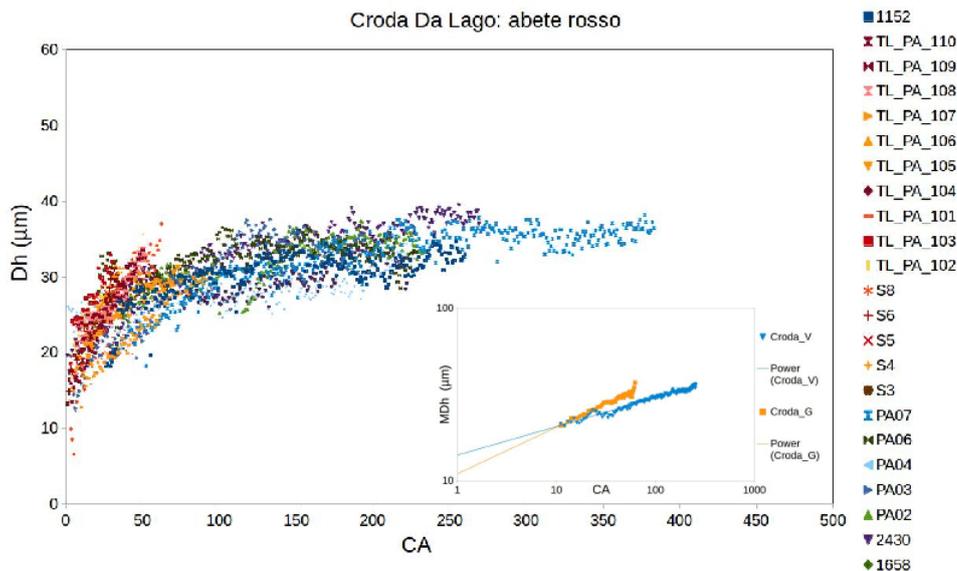


Figura 3.7: Diametro idraulico (Dh) espresso in funzione dell'età cambiale (CA). La classe dei giovani (in colori caldi) si discosta da quella dei vecchi (in colori freddi) mediante una risalita più ripida. Riquadro: distribuzione del diametro idraulico medio (MDh) in funzione di CA. Funzione delle linee di tendenza $14.12 \cdot CA^{0.23}$; $R^2=0.94$; V(vecchi): $20.59 \cdot CA^{0.13}$; $R^2=0.74$ (vedi tab. 3.1)

e quelli vecchi. Il distacco dei punti in tonalità calde è particolarmente evidente nel grafico in fig. 3.7. Le differenze nei tassi di accrescimento di dh sono confermate dal grafico in scala logaritmica in piccolo nella stessa figura. Al fine di ottenere un dato medio attendibile sono state eliminate le piante TL_PA_101; TL_PA_105; TL_PA_107 delle classe d'età giovani in quanto si discostavano dalla media delle età per la loro classe. Le tre piante erano difatti più vecchie di circa 30 anni.

Sito	Giovani			Vecchi		
	K	B	R ²	K	B	R ²
Larice						
Lötschental	2.19	0.71	0.85	12.67	0.22	0.92
Croda da Lago	14.05	0.17	0.97	11.41	0.26	0.97
Abete rosso						
Lötschental	7.78	0.31	0.93	8.85	0.27	0.74
Croda da Lago	14.12	0.23	0.94	20.59	0.13	0.74

Tabella 3.1: Parametri delle funzioni delle linee di tendenza potenza dei grafici di MDh espresso in funzione di CA. K= costante allometrica; B= esponente; R²= coefficiente di regressione

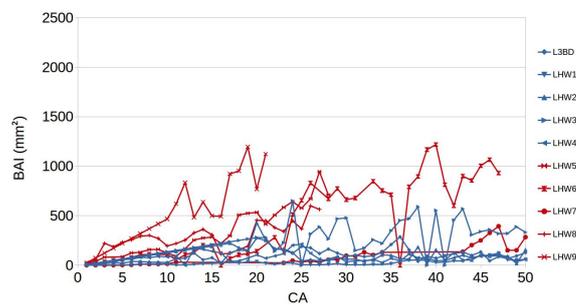
In tabella 3.2 sono riportati i valori di F e di P dell'ANCOVA che confermano la sussistenza delle differenze tra le classi di età dei larici di Lötschental e di Croda da Lago.

Sito	Valore di F	Valore di P
Larice		
Lötschental	74.47	<0.0001
Croda da Lago	0.03	0.87
Abete rosso		
Lötschental	0.01	0.90
Croda da Lago	38.22	<0.0001

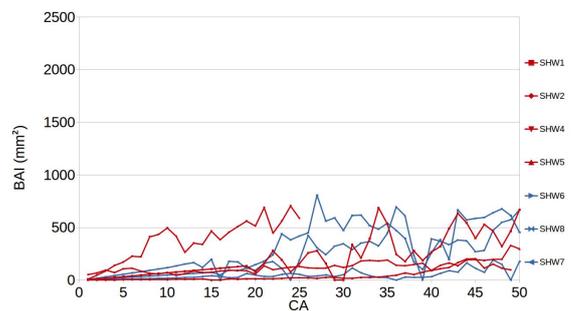
Tabella 3.2: Valori di F e di P risultanti dell'ANCOVA

3.4 Variazioni dell'indice di incremento di area basale (BAI)

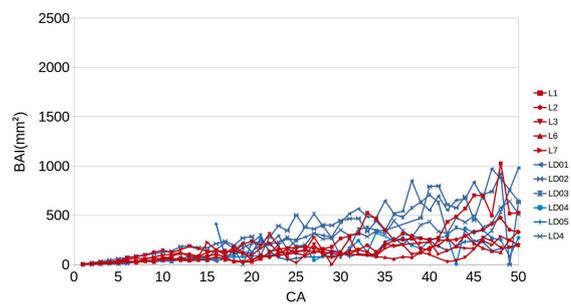
Per verificare se le differenze dei tassi di accrescimento di Dh siano corrisposte da un maggiore incremento delle sezioni è stato espresso l'indice di area basale (BAI) in funzione dell'età cambiale (CA). Il BAI è stato ricavato a partire dalla larghezza media degli anelli (MRW) e permette di osservare con una risoluzione annuale l'espansione del fusto. Per apprezzare meglio le differenze negli andamenti del BAI per le varie piante sono state prese in considerazione solo le serie annuali del BAI fino a 50 anni. Questo è funzionale all'efficacia del confronto tra le classi di età in quanto per questi anni si hanno informazioni sia per i vecchi che per i giovani ed è così possibile osservare l'andamento dei trend giovanili. I grafici ottenuti sono stati raccolti in fig. 3.8: si evince che l'andamento del BAI nei larici giovani del sito svizzero (fig. 3.8.a) è molto diverso da quello dei vecchi. La serie, in rosso, che rappresenta l'andamento del BAI dei larici giovani, difatti, si colloca in una posizione molto superiore a quelle dei vecchi (in blu). Lo stesso accade nel caso degli abeti rossi del sito italiano (fig. 3.8.d). Nel caso degli abeti rossi del sito svizzero e dei larici del sito italiano l'andamento del BAI riportato nei grafici (fig. 3.8.b e 3.8.c) non subisce variazioni.



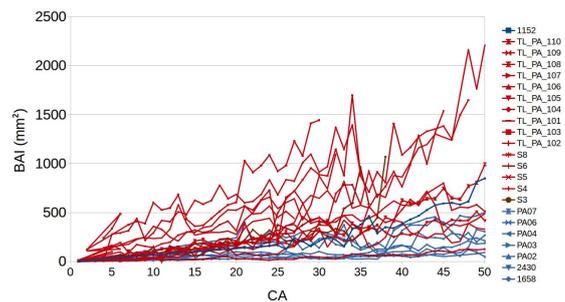
a: Lötschental: larice



b: Lötschental: abete rosso



c: Croda da Lago: larice



d: Croda da Lago: abete rosso

Figura 3.8: Variazione dell'indice di incremento di area basimetrica (BAI) espresso in funzione dell'età cambiale (CA). La classe d'età giovani è rappresentata dalle serie in rosso, quella dei vecchi in blu nei diversi siti e diverse specie

Discussione

Il fatto che i trend del diametro idraulico medio (MDh) abbiano tutti lo stesso andamento si riconcilia bene con il modello di Enquist (2002) secondo il quale la selezione naturale abbia condotto le piante arboree ad un'architettura universale del sistema di trasporto idrico. Ciò è legato all'esigenza di rendere la resistenza al flusso idrico indipendente dalla lunghezza del percorso. Inoltre, lo stesso principio, fa sì che questo trend, che è correlato all'età, sia simile a quello riscontrabile nell'altezza dell'albero. Le dimensioni dei condotti xilematici, difatti, aumentano dall'apice alla base del fusto (Anfodillo et al., 2013).

Lo studio mostra che è possibile analizzare gli andamenti dei trend giovanili attraverso un approccio dendroanatomico (Carrer et al., 2015).

Gli alberi sono organismi straordinariamente longevi che, come archivi naturali, forniscono informazioni su una finestra temporale nell'ordine delle centinaia o migliaia di anni. Le piante della classe dei vecchi che sono state analizzate, erano giovani in un'epoca in cui le attività dell'uomo non avevano ancora esercitato effetti sul sistema climatico. È anche rilevante il fatto che la serie temporale ottenuta abbia una risoluzione annuale

La relazione deterministica tra diametro idraulico (Dh), l'architettura idraulica della pianta e la sua crescita in altezza ci permette di utilizzare le informazioni registrate a livello anatomico (Carrer et al., 2015).

Tuttavia, nel confronto tra le serie temporali di Dh ottenute dall'analisi delle sezioni bisogna tenere conto dell'eterogeneità del materiale di partenza, costituito fondamentalmente da carote.

Le carote utilizzate nello studio non presentano tutte il centro della pianta dalla quale sono state prelevate e questo ha determinato una perdita di informazioni legata agli anelli mancanti. Un'ulteriore criticità legata a questa circostanza è costituita dal fatto che l'età della pianta sia solo stimata in quanto non si è a conoscenza del reale numero di anelli che mancavano al momento del prelievo per raggiungere il centro

del fusto. Ciò ha determinato un potenziale spostamento delle curve che descrivono la distribuzione di Dh in funzione di CA, modificandone potenzialmente, anche se in modo leggero, la pendenza.

Inoltre il trend, che descrive anche l'accrescimento in altezza, può risentire delle condizioni in cui la pianta vegeta. Ad esempio, nel caso di una pianta che viene liberata da una condizione di aduggiamento il tasso di accrescimento di Dh sarà molto basso nei primi anni per poi aumentare a seguito della rimozione del fattore limitante.

In condizioni di alta quota, le piante tendono a formare dei gruppi la cui dimensione e densità può influire sull'accrescimento delle piante che ne fanno parte, poichè al momento dell'insediamento della rinnovazione la competizione è molto alta. Solo una volta che la selezione naturale avrà eliminato alcuni individui le piantine rimanenti potranno affermarsi e manifestare le proprie potenzialità di accrescimento (Del Favero, 2004).

Ciò comporta che il confronto tra carote che provengono da piante che sono cresciute in gruppi formati da un numero di individui diversi e con caratteristiche diverse potrebbe incidere sul trend di accrescimento che poi si riscontra.

I trend di Dh, comunque, mostrano come la risposta al cambiamento climatico possa verificarsi o meno a seconda del sito e della specie. Il fatto che ad un tasso di accrescimento di Dh maggiore siano corrisposti dei valori di indice di incremento di area basale (BAI) più alti potrebbe confermare un'effettiva risposta al segnale climatico dei larici di Lotschental e degli abeti rossi di Croda da Lago se si considera che proprio quest'ultimo parametro risponde soprattutto alla temperatura come dimostrato nello studio di King et al. (2013). Un aumento del BAI, unitamente a quello dell'altezza, indica un aumento della capacità delle piante di sequestrare carbonio e questo diventa molto interessante considerando il ruolo che le piante, come autotrofi, hanno nel bilancio del carbonio. Quando si parla di segnale climatico alla treeline, tuttavia, si unisce l'effetto della variazione di due grandi componenti: la temperatura e la concentrazione di CO₂ in atmosfera. In molti esperimenti è stato isolato o studiato contestualmente l'effetto di queste variazioni. Questo ci permette di fare delle ipotesi circa le motivazioni delle risposte specie-specifica e sito-specifica ottenute dalle analisi.

Dallo studio di Rossi et al. (2007), condotto su due siti delle Alpi Orientali, è emerso che per le specie analizzate la soglia di temperatura che determina l'inizio della xilogenesi è differente. L'abete rosso è l'ultimo, in ordine cronologico, ad iniziare la xilogenesi. Questo ritardo potrebbe riflettersi nei due siti oggetto di questo studio in maniera differente considerando le variazioni contingenti legate, per esempio, al verificarsi di gelate tardive in periodi verosimilmente differenti nei due siti. Le piante, difatti, non subiranno danni se queste si verificano in corrispondenza di un periodo in cui non è iniziata la xilogenesi. Dunque l'esistenza di soglie di temperatura diverse per l'inizio della xilogenesi di ogni specie determina, in partenza, una risposta

potenzialmente specie-specifica. Lo stesso processo di xilogenesi è influenzato dalle temperature anche nel numero e nelle dimensioni dei condotti xilematici (Castagneri et al., 2015), cosa riscontrata anche nello studio in atto.

Questa circostanza riflette la necessità di adattamento del sistema idraulico alle basse temperature in alberi che vegetano ad alta quota e si traduce in accrescimenti longitudinali minori che determinano altezze più basse. Ciò è emerso da uno studio di Petit et al. (2011) dove è stato riscaldato l'apice di alberi in un sito ubicato alla treeline ed in un sito ad una quota più bassa per due anni. È stato osservato come l'apice costituisca una sorta di "antenna" per le temperature e come le piante di alta quota abbiano reagito al riscaldamento differenziando tracheidi più numerose e di dimensioni maggiori. Con la temperatura atmosferica si prevede anche un aumento della temperatura del suolo. Tuttavia, stando agli studi di Martin et al. (2010) e Rossi et al. (2007), l'aumento di temperatura del suolo sembra non essere fra i fattori che maggiormente limitano l'accrescimento. Per quanto riguarda gli effetti delle variazioni di concentrazione di CO₂ in atmosfera, che è in graduale aumento, alla treeline, sono stati condotti diversi esperimenti che hanno confermato una risposta specie-specifica. L'esperimento di Dawes et al. (2011) che prevedeva l'esposizione di alcuni alberi ad alte concentrazioni di CO₂ (free-air CO₂ enrichment) in un sito a Stillberg, in Svizzera, ha messo in evidenza le diverse risposte delle due specie target. L'esperimento, che è durato 9 anni, ha difatti mostrato che *larix decidua*, in risposta ad irrorazioni di aria arricchita con una maggiore concentrazione di anidride carbonica, ha risposto con maggiori accrescimenti mentre non si sono registrate variazioni negli accrescimenti di *pinus uncinata*, la seconda specie target. Tuttavia, in un esperimento simile, che ha avuto luogo nello stesso sito, Martin et al. (2010) hanno osservato che molte piante, cresciute in ambiente arricchito di CO₂, hanno manifestato una maggiore vulnerabilità alle gelate che si verificano in corrispondenza del periodo vegetativo.

È possibile, inoltre, elaborare diverse congetture di ordine selvicolturale. Non si hanno molte informazioni sulla storia del popolamento del sito di Lötschental. Stando a quanto riportato nello studio sulle dinamiche vegetazionali in diversi siti svizzeri di Horsch et al. (2001), sembrerebbe che l'area sia stata soggetta a disturbi di natura abiotica e di natura antropogenica. I disturbi di natura abiotica sono costituiti da eventi come: ritiro dei ghiacciai, colate detritiche e smottamenti che si sono verificati in tempi geologici, o che tuttora si verificano, innescando processi di successione primaria e secondaria. La componente antropica è legata alle attività di zootecnia montana e di utilizzazione forestale, oramai cessate da secoli. Al giorno d'oggi il popolamento è lasciato alla libera evoluzione. I precedenti utilizzi silvo-pastorali della zona potrebbero spiegare il fatto che, in generale, gli abeti rossi campionati, che erano comunque tutti quelli presenti nell'area, non superano i 250 anni al contrario dei larici che sfiorano i 450 anni. È da segnalare inoltre che tutti gli individui presenti

sono piante in gruppi composti da pochi individui. Potrebbero esservi dunque altri fattori limitanti, oltre a quelli legati al clima. Tali fattori potrebbero essere costituiti, ad esempio, dall'azione del vento o di qualche altra caratteristica stazionale, dalla frequenza di valanghe o frane che non di rado percorrono il territorio. Dunque, cessato il disturbo antropico, l'abete rosso di Löttschental ha un trend di accrescimento più ripido rispetto a quello che si può osservare negli individui vecchi di Croda da Lago ma molto assimilabile a quello degli individui giovani di Croda da Lago mentre il larice presenta una maggiore attitudine ecologica al sito che ben si presta all'insediamento di una pioniera.

Nel sito di Croda da Lago il popolamento è costituito da un larici-cembreto di alta quota la cui utilizzazione è stata sospesa da almeno due secoli anche se potrebbero essere avvenuti locali e parziali tagli (Carrer and Urbinati, 2001). Popolamenti del genere sono diffusi nell'arco alpino e sono stati soggetti a disturbi legati soprattutto alla zootecnia montana che è andata incontro ad una consistente contrazione a causa dei flussi migratori della popolazione locale verso le Americhe (Del Favero, 2004). Benchè le differenti gestioni dei vari popolamenti affini implicino una grande varietà nell'ambito della medesima categoria è possibile attuare delle osservazioni che si adattino a tale contesto legate alle possibili dinamiche forestali considerando che il popolamento è adesso lasciato alla libera evoluzione. In linea di massima i larici sono più vecchi degli abeti e questo, probabilmente, perchè il larice è una specie ben tollerata in contesto alpicolturale. Gli individui più anziani potrebbero essere, dunque, un residuo di questa attività. Tuttavia il fatto che la copertura sia sempre più elevata con l'andare del tempo, ostacola la rinnovazione del larice, una specie eliofila e potrebbe essere dunque questo l'aspetto che più di ogni altra cosa determina l'uguaglianza tra i trend di accrescimento del Dh dei giovani e dei vecchi. È molto probabile che invece gli abeti rossi fossero eliminati in un contesto alpicolturale ma la buona presenza di rinnovazione di abete rosso potrebbe essere legata ai secoli che separano il popolamento dall'abbandono dell'attività pascolativa. La dinamica in questione prevede la graduale affermazione di nuclei di abete rosso ed è possibile che un aumento delle temperature abbia determinato l'aumento della pendenza del trend di accrescimento nei giovani. Contestualmente questo potrebbe portare, in una scala temporale chiaramente più grande, ad un innalzamento della fascia altitudinale della foresta subalpina tipica.

Conclusioni

L'approccio utilizzato nello studio è innovativo e si basa sul fatto che al giorno d'oggi esistano delle tecnologie di analisi dell'immagine applicate all'anatomia del legno, più evolute rispetto al passato. Questo ci permette di considerare altri aspetti oltre a quelli legati alle serie temporali della larghezza o della densità degli anelli (Carrer et al., 2015). Al fine di interpretare le informazioni fornite dai nuovi dataset è necessaria una conoscenza dettagliata dei processi fisiologici e morfologici a monte di questi. Solo in questo modo è possibile effettuare una valutazione ponderata delle variazioni nell'ambito dei parametri anatomici legate ad una risposta al segnale climatico. Il confronto di serie temporali dei trend anatomici giovanili di individui che hanno centinaia di anni costituisce una meravigliosa occasione per coglierne le variazioni attraverso il confronto con i trend degli individui più giovani. Questo perchè gli individui più vecchi sono cresciuti in un momento in cui il sistema climatico non era condizionato in maniera così pregnante dall'uomo. Dunque, analizzando serie storiche di parametri anatomici di piante cresciute in epoche diverse è possibile avere una migliore conoscenza di come le piante crescessero in passato. Una migliore conoscenza del passato può supportare delle ipotesi sulla crescita degli alberi in futuro alla luce dei cambiamenti climatici in atto. Gli studi alla treeline offrono inoltre l'occasione di isolare alcuni effetti dovuti alle variazioni di concentrazione di anidride carbonica nell'atmosfera e di temperatura. Difatti secondo Smith et al. (2009) i popolamenti arborei di alta quota costituiscono il campanello che ci permetterà di cogliere precocemente l'eco delle risposte di tutte le cenosi forestali al cambiamento climatico. Probabilmente, il riscaldamento globale porterà ad una risalita delle treeline nelle aree alpine mentre quelle che si trovano negli ambienti artici si sposteranno verso i poli (Körner, 1998). È dunque plausibile che la composizione specifica dei popolamenti presenti muterà notevolmente (Dullinger et al., 2004). Le prove raccolte sin ora, difatti, testimoniano che in risposta a cambiamenti climatici avvenuti in passato, le specie hanno reagito più migrando invece di adattarsi geneticamente. Dunque è più facile

che le popolazioni presenti in un habitat che diventa loro, in qualche modo ostile, si spostino. In virtù di ciò (Huntley., 1991), nel proprio studio, sostiene che sia di vitale importanza per la sopravvivenza delle specie che vi siano corridoi ecologici funzionali alle migrazioni che permettano loro di raggiungere habitat più ospitali. Inoltre, le relazioni in corso di studio che legano il diametro idraulico D_h (parametro anatomico), con l'età della pianta (parametro temporale) e con l'altezza della pianta (parametro spaziale) offrono una formidabile occasione alla dendrocronologia di aggiungere la terza dimensione. L'approccio utilizzato nello studio, dunque, ha permesso di aggiungere un'informazione di tipo tridimensionale alla quantità di carbonio stoccata dalle piante. Dal confronto tra queste quantità è emerso che in alta quota la capacità di stoccaggio del carbonio, adesso, è, nel complesso, più alta benchè le risposte al cambiamento climatico siano sito-specifiche e specie-specifiche e dipendano soprattutto dalle condizioni di contorno, dalla storia del popolamento e dal modo in cui il territorio è stato gestito in passato.

Bibliografia

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. T., et al. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4):660–684.
- Anfodillo, T., Petit, G., and Crivellaro, A. (2013). Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA Journal*, 34(4):352–364.
- Barrows, F., Brown, M., Broege, M., Eschtruth, A., Nguyen, M., Osborn, A., Osha, J., and Upmeyer, M. (2007). Tree rings method. <http://www.yale.edu/fes519b/saltonstall/trmethods.htm>.
- Berti, R. N., Berti, S., Macchioni, N., and Fioravanti, M. (2006). *La struttura anatomica del legno ed il riconoscimento dei legnami italiani di più corrente impiego*. CNR-Ivalsa.
- Biondi, F. and Qeadan, F. (2008). A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, 64(2):81–96.
- Carrer, M. (1997). *Analisi dendroecologica e della struttura spaziale in una cenosi del limite superiore nelle Alpi orientali*. PhD thesis, PhD Thesis, University of Padova.
- Carrer, M., Anfodillo, T., Urbinati, C., and Carraro, V. (1998). High-altitude forest sensitivity to global warming: results from long-term and short-term analyses in the eastern Italian Alps. In *The impacts of climate variability on Forests*, pages 171–189. Springer.
- Carrer, M. and Urbinati, C. (2001). Spatial analysis of structural and tree-ring related parameters in a timberline forest in the Italian Alps. *Journal of Vegetation Science*, 12(5):643–652.

- Carrer, M. and Urbinati, C. (2006). Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. *New Phytologist*, 170(4):861–872.
- Carrer, M., von Arx, G., Castagneri, D., and Petit, G. (2015). Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. *Tree physiology*, page tpu108.
- Castagneri, D., Petit, G., and Carrer, M. (2015). Divergent climate response on hydraulic-related xylem anatomical traits of *Picea abies* along a 900-m altitudinal gradient. *Tree physiology*, page tpu085.
- Dawes, M. A., Hättenschwiler, S., Bebi, P., Hagedorn, F., Handa, I. T., Körner, C., and Rixen, C. (2011). Species-specific tree growth responses to 9 years of CO₂ enrichment at the alpine treeline. *Journal of Ecology*, 99(2):383–394.
- Del Favero, R. (2004). *boschi delle regioni alpine italiane*. CLUEP.
- Dullinger, S., Dirnböck, T., and Grabherr, G. (2004). Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of ecology*, 92(2):241–252.
- Enquist, B. J. (2002). Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree physiology*, 22(15-16):1045–1064.
- Farinati, A. (2014). Approccio top down allo studio dell'architettura dello xilema nelle sue variazioni durante l'ntogenesi in un individuo di abete rosso. Master's thesis, Università degli studi di Padova.
- Fritts, H. (2012). *Tree rings and climate*. Elsevier.
- Gärtner, H. and Schweingruber, F. H. (2013). *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Kessel.
- Grissino-Mayer, H. D. (1996). The Science of Tree Rings. Available on line.
- Handa, I. T., Körner, C., and Hättenschwiler, S. (2005). A test of the treeline carbon limitation hypothesis by in situ CO₂ enrichment and defoliation. *Ecology*, 86(5):1288–1300.
- Harris, H. A. (1934). Frost ring formation in some winter-injured deciduous trees and shrubs. *American Journal of Botany*, pages 485–498.

- Hörsch, B. et al. (2001). *Zusammenhang zwischen Vegetation und Relief in alpinen Einzugsgebieten des Wallis (Schweiz)*. PhD thesis, Universitäts- und Landesbibliothek Bonn.
- HUNTLEY, B. (1991). How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Annals of Botany*, 67(suppl):15–22.
- Jones, P. D., New, M., Parker, D. E., Martin, S., and Rigor, I. G. (1999). Surface air temperature and its changes over the past 150 years. *REVIEWS OF GEOPHYSICS-RICHMOND VIRGINIA THEN WASHINGTON-*, 37:173–200.
- King, G. M., Gugerli, F., Fonti, P., and Frank, D. C. (2013). Tree growth response along an elevational gradient: climate or genetics? *Oecologia*, 173(4):1587–1600.
- Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4):445–459.
- Körner, C. (2003). Carbon limitation in trees. *Journal of ecology*, 91(1):4–17.
- Körner, C. (2012). *Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits*. Springer Science & Business Media.
- Longo, C. (1997). *Biologia vegetale: Forme e funzioni*. Utet.
- Mann, M. E., Ammann, C., Bradley, R., Briffa, K., Crowley, T., Hughes, M., Jones, P., Oppenheimer, M., Osborn, T., Overpeck, J., et al. (2003). On past temperatures and anomalous late-20th century warmth. *Eos*, 84(27):256–258.
- Martin, M., Gavazov, K., Koerner, C., Hättenschwiler, S., and Rixen, C. (2010). Reduced early growing season freezing resistance in alpine treeline plants under elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 16(3):1057–1070.
- Mencuccini, M., Grace, J., and Fioravanti, M. (1997). Biomechanical and hydraulic determinants of tree structure in scots pine: anatomical characteristics. *Tree Physiology*, 17(2):105–113.
- Orombelli, G. (2005). Cambiamenti climatici. *Geog Fis Dinam Quat Suppl*, 7:15–24.
- Petit, G., Anfodillo, T., Carraro, V., Grani, F., and Carrer, M. (2011). Hydraulic constraints limit height growth in trees at high altitude. *New Phytologist*, 189(1):241–252.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., and Carraro, V. (2007). Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152(1):1–12.

- Schmidt, S., Weber, B., and Winiger, M. (2009). Analyses of seasonal snow disappearance in an alpine valley from micro-to meso-scale (Loetschental, Switzerland). *Hydrological processes*, 23(7):1041–1051.
- Schweingruber, F. H., Börner, A., and Schulze, E.-D. (2007). *Atlas of woody plant stems: evolution, structure, and environmental modifications*. Springer Science & Business Media.
- Smith, W. K. and Carter, G. A. (1988). Shoot structural effects on needle temperatures and photosynthesis in conifers. *American Journal of Botany*, pages 496–500.
- Smith, W. K., Germino, M. J., Johnson, D. M., and Reinhardt, K. (2009). The altitude of alpine treeline: a bellwether of climate change effects. *The Botanical Review*, 75(2):163–190.
- Sorce, C., Giovannelli, A., Sebastiani, L., and Anfodillo, T. (2013). Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees. *Plant cell reports*, 32(6):885–898.
- Sperry, J. S., Nichols, K. L., Sullivan, J. E., and Eastlack, S. E. (1994). Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology*, pages 1736–1752.
- Stocker, T., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., and Midgley, P. M. (2014). *Climate change 2013: The physical science basis*. Cambridge University Press Cambridge, UK, and New York.
- Tognetti, R. and Palombo, C. (2013). Take a tree to the limit: the stress line. *Tree physiology*, 33(9):887–890.
- Treydte, K., Boda, S., Battipaglia, G., Fonti, P., Gessler, A., Graf-Pannatier, E., Saurer, M., Siegwolf, R., and Werner, W. (2010). The pathway of oxygen isotopes from soil to wood (Loetschental, Swiss Alps). *TRACE—Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*, 8.
- Tyree, M. T. and Zimmermann, M. H. (2013). *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer Science & Business Media.
- von Arx, G. and Carrer, M. (2014). Roxas—a new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers. *Dendrochronologia*, 32(3):290–293.

Weidner, K., Heinrich, I., Helle, G., Löffler, J., Neuwirth, B., Schleser, G., and Vos, H. (2010). Consequences of larch budmoth outbreaks on the climatic significance of ring width and stable isotopes of larch. *Trees*, 24(3):399–409.