

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PADOVA
FACOLTA' DI AGRARIA
DIPARTIMENTO TERRITORIO E SISTEMI AGRO-FORESTALI
TESI DI LAUREA IN SCIENZE FORESTALI ED AMBIENTALI

XILOGENESI IN CONIFERE AL LIMITE SUPERIORE DEL BOSCO
NELLE ALPI E NELL'APPENNINO MERIDIONALE:
CONFRONTO FRA GLI ANNI 2003 E 2004

RELATORE: Prof. TOMMASO ANFODILLO
CORRELATORI: Dr. SERGIO ROSSI
Dr.ssa ANNIE DESLAURIERS

LAUREANDO: CARLO LUPI 546893/AB

ANNO ACCADEMICO 2006-2007

RIASSUNTO

La xilogenesi di alcune specie forestali di limite superiore del bosco è stata studiata tramite analisi istologiche dello xilema in formazione per capire l'influenza delle temperature e delle precipitazioni sulla dinamica cambiale e sulla formazione dell'anello legnoso. Le specie analizzate sono state *Pinus leucodermis* (Ant.), *Pinus cembra* (L.), *Pinus uncinata* (Ram.) , *Larix decidua* (Mill.) e *Picea abies* (L.) Karst. in 4 siti di studio, due nelle Alpi orientali, uno nelle Alpi occidentali e uno nell'Appennino meridionale mettendo a confronto le annate vegetative 2003 e 2004. Dalle microcarote prelevate settimanalmente dal fusto durante la stagione di crescita, sono state tagliate delle sezioni di circa 10 µm, colorate con il *cresyl violet acetate*, per identificare le varie fasi della differenziazione cellulare, e a fine stagione con la safranina per misurare tramite un apposito software le dimensioni cellulari. È stata usata l'analisi della varianza (ANOVA) per verificare effetto del sito e dell'anno per tutti gli alberi e per le singole specie su inizio, fine e durata della differenziazione cellulare; per verificare differenze nel numero di cellule prodotte è stato utilizzato un test t di Student per dati appaiati; per quantificare le differenze nella proporzione di legno tardivo tra i due anni è stato utilizzato un test χ quadro. Nel 2003 tutte le specie hanno dimostrato un anticipo dell'inizio della differenziazione cellulare, mentre la fine e la durata della differenziazione hanno presentato un andamento differente a seconda del sito e della specie. Il numero di cellule mature prodotte è stato simile, tranne che per le piante delle Alpi occidentali, in cui è stato significativamente maggiore nel 2003. Quasi tutte le specie hanno prodotto una maggiore proporzione di legno tardivo nel 2003. Tra i due anni non si evidenziano chiari andamenti comuni per quanto riguarda le dimensioni cellulari nelle diverse specie. L'inizio precoce della differenziazione nel 2003 sembra essere legato ad elevate temperature all'inizio della stagione di crescita. Il numero di cellule sembra aumentare nel 2003 nelle piante della Val di Susa, sito tendenzialmente xerico, per un aumento delle precipitazioni abbinato ad elevate temperature nella stagione di crescita.

ABSTRACT

Xylogenesis of some treeline species has been studied by means of histological analysis of developing wood tissues, to understand the influence of temperature and precipitation on cambial dynamic and wood ring formation. The studied species were *Pinus leucodermis* (Ant.), *Pinus cembra* (L.), *Pinus uncinata* (Ram.) , *Larix decidua* (Mill.) e *Picea abies* (L.) Karst. located in 4 study sites, two in the eastern Alps, one in the western Alps and one in the southern Appennine, the year 2003 and 2004 were analysed. From microcores, collected weekly from the stem, during the growing season, 10 µm sections have been cut, dyed with cresyl violet acetate, to identify various phases of cell development, and at the end of the season with safranin to measure with a proper software cell dimensions. ANOVA test has been used to verify site and year effect for all the trees and for single species on beginning, end and duration of differentiation; a paired Student's t test has been used to test differences in the number of produced cells; a χ -square test has been used to test differences in latewood proportion between the two years. In 2003 all the species showed an early beginning of cell differentiation, while end and duration of differentiation presented a different trend depending on site and species. The number of mature cells produced were similar, except for trees in western Alps which had higher cell production in 2003. Almost all the species produced a higher latewood proportion in 2003. A clear trend between the two years for cell dimensions in the different species was not found. The early beginning of differentiation in 2003 seems to be linked with high temperatures at the beginning of the growing season. Cell number seems to grow in 2003 in Susa Valley trees, quite a xeric site, because of higher precipitation coupled with higher temperatures during the growing season.

Indice

1.	Introduzione	5
1.1.	Il limite superiore del bosco	5
1.2.	Rassegna delle principali metodologie di studio.....	6
1.3.	Il cambio e la xilogenesi	8
1.4.	Obiettivi della ricerca	10
2.	Materiali e metodi	12
2.1.	Descrizione delle aree di studio	12
2.2.	Rilievo dei parametri meteorologici.....	13
2.3.	Scelta delle piante	14
2.4.	Campionamenti	14
2.5.	Preparazione dei campioni	15
2.5.1.	Analisi sullo sviluppo dell'anello.....	17
2.5.2.	Misura delle dimensioni cellulari.....	19
2.6.	Analisi statistiche	20
3.	Risultati	23
3.1.	Andamento delle temperature e delle precipitazioni.....	23
3.1.1.	Temperature: confronto tra i due anni.....	23
3.1.2.	Temperature: confronto tra i due anni nei vari siti.....	24
3.1.3.	Temperature: confronto fra siti per lo stesso anno.....	26
3.1.4.	Precipitazioni.....	26
3.2.	Dinamica xilogenetica.....	28
3.2.1.	Dinamica di formazione dell'anello legnoso: il sito della Val di Susa ...	28
3.2.2.	Inizio della distensione: per sito, anno e a livello di singola specie	29
3.2.3.	Fine della lignificazione	32
3.2.4.	Durata della stagione vegetativa	35
3.2.5.	Numero di cellule prodotte.....	38
3.3.	Analisi delle dimensioni cellulari.....	39
3.3.1.	Proporzione di legno primaticcio e tardivo.....	39
3.3.2.	Andamento di variazione delle dimensioni cellulari tra i due anni.....	40
4.	Discussione	45
4.1.	Inizio della differenziazione.....	45
4.2.	Fine della differenziazione	46
4.3.	Durata della differenziazione	46
4.4.	Numero di cellule prodotte.....	47
4.5.	Differenze interannuali nella proporzione di legno tardivo	48
4.6.	Andamento interannuale nelle dimensioni cellulari.....	49
5.	Conclusioni	50
6.	Bibliografia	51

1. Introduzione

1.1. Il limite superiore del bosco

Il limite superiore del bosco è uno dei più interessanti limiti naturali di vegetazione, ossia una zona ecotonale che può essere definita come quella linea che connette i gruppi isolati di alberi, di almeno tre m di altezza, più avanzati (Sveinbjörnsson 2000, Körner 1998, Körner e Paulsen 2004).

Sono state formulate diverse ipotesi per spiegare l'esistenza del limite superiore del bosco (Stevens e Fox 1991) che Körner (1998) ha così riassunto:

- ipotesi dello stress: danni ripetuti provocati da congelamento e disseccamento invernale o effetti fototossici a seguito di danni da gelo che potrebbero limitare la crescita dell'albero;
- ipotesi del disturbo: danni meccanici da vento, ghiaccio, neve, valanghe, erbivori e patogeni fungini che potrebbero rimuovere, al di sotto di certe temperature, una quantità di biomassa e meristemi simile o maggiore di quella prodotta dalla crescita e dallo sviluppo;
- ipotesi della riproduzione: in alta quota l'impollinazione, la crescita del tubetto pollinico, lo sviluppo e la dispersione dei semi, la loro germinazione e l'affermazione dei semenzali potrebbero essere limitati ed impedire la dispersione e l'affermazione delle piante arboree;
- ipotesi del bilancio del carbonio: la differenza tra assimilazione e perdite di carbonio per respirazione potrebbe essere negativa, a causa della riduzione della durata della stagione vegetativa e l'allungamento di quella di consumo (inverno);
- ipotesi della limitazione della crescita: la *growth limitation hypothesis* propone che i processi di sintesi che conducono dagli zuccheri agli amminoacidi costituenti la complessa struttura della pianta vengano rallentati significativamente dalle basse temperature comportando una ridotta xilogenesi, indipendentemente dalla disponibilità di materie prime, ad es. fotoassimilati. Le basse temperature quindi limiterebbero la produzione di nuove cellule.

In realtà la relazione tra clima ed accrescimento arboreo al limite superiore del bosco è assai complessa e dunque un'ipotesi non esclude l'altra al livello locale. Su scala

globale, tuttavia, non esistono ancora teorie sufficientemente convincenti: l'acqua, per esempio, può essere un fattore fondamentale anche in ambienti freddi, qualora caratterizzati da elevata aridità, come osservato per le zone montuose della Sierra Nevada (Lloyd e Graumlich 1997). Tra le ipotesi più accreditate vi sono quelle della rinnovazione sostenuta da Kullman (2007) e l'ipotesi di Körner (1998) della *sink limitation*, che sembrerebbe spiegare più esaurientemente le osservazioni finora condotte in alta quota. Nelle piante di limite, infatti, raramente la fotosintesi appare limitata, ma, viceversa, è sempre presente una elevata quantità di carboidrati non strutturali (Hoch *et al.* 2002, He Li *et al.* 2002). L'accumularsi di carboidrati non strutturali probabilmente è legato al rallentamento dell'attività dei siti di consumo (*sink*) del carbonio nella pianta, ad esempio i meristemi. Le temperature, agendo sulla formazione delle cellule al livello dei tessuti meristemati, avrebbero un ruolo importante. A questo proposito, recenti esperimenti di innalzamento artificiale delle temperature (Gričar *et al.* 2006, Oribe e Kubo 1997) hanno evidenziato in certe specie di conifere di ambiente temperato un aumento dell'attività meristemica. Non è chiaro, d'altra parte, in che modo le temperature agiscano sulle dimensioni cellulari durante le varie fasi di differenziazione e quali siano i vincoli strutturali e funzionali per il loro sviluppo. Ad esempio, la dimensione delle cellule alla base del fusto sembra essere strettamente legata, secondo il modello proposto da West *et al.* (1999), all'altezza dell'individuo. I primi risultati degli esperimenti condotti da Anfodillo *et al.* (2006) sembrano confermare questo modello.

Il limite superiore del bosco è stato studiato da numerosi autori perché si ritiene che la sensibilità delle specie di questi ambienti ai fattori climatici sia particolarmente elevata (Kullman 2007, Anfodillo e Urbinati 2001, Gindl *et al.* 2000, Carrer *et al.* 1998). Essendo ecosistemi sensibili all'aumento della temperatura, essi dovrebbero rispondere rapidamente ai cambiamenti ambientali e quindi le piante di limite superiore sono considerate importanti indicatori delle relazioni fra i fattori meteorologici e l'accrescimento nonché degli eventuali cambiamenti climatici in atto (Anfodillo e Urbinati 2001, Carrer *et al.* 1998).

1.2. Rassegna delle principali metodologie di studio

Molti studi sono stati condotti per spiegare la relazione tra fattori ambientali e crescita radiale negli alberi. Le prime analisi indirette erano basate ad esempio sulla

osservazione della fenologia delle gemme (Grace e Norton 1990). Queste analisi risentono di una mancanza di precisione e non tengono in conto la possibile non coincidenza tra la fenologia delle gemme e l'attività del cambio vascolare. Altre analisi indirette si basavano sul numero di giorni con la temperatura dell'aria o del suolo superiore ad una certa soglia (Körner e Paulsen 2004): essendo le temperature soglia del lavoro di Körner e Paulsen (2004) stimate in maniera approssimativa, anche i risultati, per quanto originali e sicuramente interessanti, potrebbero risentire di una mancanza di precisione.

Le analisi dendrocronologiche basate sul prelievo di carote legnose non permettono indagini precise a scala inferiore all'anno: si può ricostruire adeguatamente l'influenza dei fattori ambientali (Carrer e Urbinati 2004, Oberhuber 2004, Carraro *et al.* 2001, Vaganov *et al.* 1999, Grace e Norton 1990, Hughes *et al.* 1984), ma non è possibile stabilire chiaramente l'influenza dei fattori agenti a cadenza temporale ridotta, cioè a scala giornaliera o settimanale (Rossi e Deslauriers 2003).

Analisi mediante dendrometri (strumenti che permettono la misura in continuo delle dimensioni del tronco durante la stagione vegetativa con una rapida acquisizione delle misure e senza danni per i tessuti xilematici [Carraro *et al.* 2001]) hanno permesso importanti avanzamenti nel comprendere la relazione tra fattori climatici e accrescimento (Deslauriers *et al.* 2007a, Deslauriers *et al.* 2007b, Giovannelli *et al.* 2007, Deslauriers *et al.* 2003b, Pereira da Silva *et al.* 2002). Questi strumenti, però, misurando le variazioni dimensionali del tronco risentono delle fasi di espansione e contrazione legate anche, ma non esclusivamente, all'attività cambiale, e dipendenti dallo stato di idratazione dei tessuti, soprattutto del floema (Deslauriers *et al.* 2003b, Carraro *et al.* 2001).

Numerose sono le metodologie sviluppate o applicate recentemente nello studio della dinamica di formazione dell'anello legnoso durante la stagione vegetativa; alcune di queste, come il *pinning* (Schmitt *et al.* 2004), studiano la risposta del cambio analizzando i tessuti di reazione o traumatici indotti artificialmente ma sono piuttosto invasive e richiedono il taglio della pianta per l'osservazione dei campioni.

La metodologia di analisi cellulare mediante microcarote consente di ricostruire la xilogenesi con osservazioni dirette su campioni prelevati settimanalmente durante la stagione vegetativa (Rossi e Deslauriers 2003, Rossi *et al.* 2006c). Seguendo lo sviluppo dello xilema dalla riattivazione del cambio alla fine della maturazione delle cellule è possibile ricavare informazioni sulle singole fasi di differenziazione. I dati raccolti

abbinati a dati meteorologici dei diversi siti permettono di stabilire direttamente come le piante reagiscano alla variazione dei fattori climatici. Questo tipo di ricerche si è grandemente diffuso in Europa ed in nord America negli ultimi anni (Rossi *et al.* 2007b, Rossi *et al.* 2006a, Heinrichs 2005, Deslauriers *et al.* 2003a, Rossi 2003, Barlow *et al.* 2002, Wimmer 2002, Carraro *et al.* 2001) nonostante richieda tempo, strumentazioni adatte e personale addestrato.

1.3. Il cambio e la xilogenesi

Il cambio è un meristema secondario, costituito da uno strato multicellulare tra xilema e floema che si estende ininterrottamente dall'apice radicale fino a quello dei germogli (Longo 1997). In sezione trasversale il cambio appare formato nel periodo invernale da 5-7 cellule appiattite e disposte radialmente. La formazione del legno inizia dal cambio con la produzione di derivate cambiali: una parte dei tessuti prodotti (cellule iniziali) mantiene la capacità di dividersi, l'altra parte (cellule derivate) dà origine alle cellule del floema, verso l'esterno, o dello xilema, verso l'interno. La produzione xilematica è in genere maggiore di quella floematica; tramite le divisioni periclinali si ha l'aumento della circonferenza del fusto, attraverso le divisioni anticlinali aumenta la circonferenza del cambio (Barlow *et al.* 2002, Plomion *et al.* 2001).

Nelle zone temperate l'attività del cambio è caratterizzata da una forte stagionalità (Catesson 1994). Il tasso di crescita della zona cambiale varia sia con il numero di derivate iniziali sia con la rapidità con cui avvengono le divisioni (Uggla *et al.* 1998). Divisione e differenziazione si sovrappongono parzialmente: in primavera la divisione procede più rapidamente e così aumenta il numero di cellule che costituiscono il cambio fino a che, con l'attivazione della differenziazione, si stabilisce un equilibrio. Infine, il cambio rallenta il ritmo di divisione cellulare fino a arrestarsi tornando al numero di cellule di inizio stagione; numero che verrà mantenuto durante la dormienza (Chaffey 1999, Lachaud *et al.* 1999).

La ripresa primaverile dell'attività vegetativa si ha con il fenomeno dello *swelling*, cioè il riassorbimento d'acqua dopo la stasi invernale (Rossi 2003). In primavera la distensione di una cellula dura più a lungo che in tarda estate portando alla formazione di tracheidi con pareti più sottili e lume cellulare più ampio nelle cellule del legno primaticcio. Terminata la lignificazione, la maturazione della cellula si completa con l'autolisi dei protoplasti e lo svuotamento del lume.

Lo sviluppo xilematico è influenzato da fattori endogeni (ad esempio ormoni, stato fitosanitario (Marion *et al.* 2007, Schmitt *et al.* 2003) ed esogeni (ad esempio temperatura e precipitazioni). La temperatura è ormai da tempo considerata come fattore principale agente sul processo di crescita in alta quota. Poche informazioni sono tuttavia disponibili sulla sua azione durante la stagione vegetativa.

L'inizio della stagione vegetativa sembra essere controllato dalle temperature che agiscono sulla riattivazione del cambio (Rossi *et al.* 2007a, Rossi 2003, Daubenmire 1949): recentemente sono state calcolate soglie termiche che si sono rivelate essere sorprendentemente costanti tra specie e siti differenti (Rossi *et al.* 2007a, Rossi *et al.* 2007b, Del Rosario 2006). Molti studi hanno dimostrato che in genere la temperatura è correlata positivamente con l'attività cambiale (Deslauriers 2003). Va tuttavia sottolineato come temperature estive troppo elevate in stazioni esposte a sud non siano positivamente correlate all'accrescimento, a differenza di quanto visto per versanti esposti a nord (Anfodillo e Urbinati 2001). Anche le precipitazioni sembrano avere un ruolo fondamentale soprattutto nel determinare la distensione delle cellule e quindi per gran parte le loro dimensioni finali. Antonova e Stasova (1997) sostengono che l'effetto delle temperature sia maggiore rispetto a quello delle piogge, come sembra risultare anche da uno studio compiuto sull'arco alpino (Carrer e Urbinati 2006, Anfodillo e Urbinati 2001, Carrer *et al.* 1998).

La temperatura dell'aria sembra influenzare anche la lignificazione delle pareti cellulari (Gindl *et al.* 2000, Antonova e Stasova 1997). Quando a fine stagione rimangono alte temperature, con un'adeguata disponibilità idrica, si ha una quantità maggiore di legno tardivo, come osservato da Wodzicki (1971) su pino silvestre in Polonia.

Gindl (2001) ha osservato su pino nero delle relazioni tra stress idrico, contenuto di lignina della cellula e proporzione dell'area della parete cellulare. Il deficit idrico sembra agire sia sulla produzione sia sulla distensione cellulare (Abe *et al.* 2003, Splechtna *et al.* 2000). La variazione di disponibilità idrica del suolo, legata alle precipitazioni, può influenzare il ritmo di produzione e le dimensioni del lume cellulare, condizionando così la densità del legno prodotto (Vaganov 1990). Esperimenti dell'effetto dell'irrigazione su alcuni parametri cellulari sono stati condotti anche su abete rosso da Lundgren (2004) ed eucalipto da Downes *et al.* (1999).

Rossi *et al.* (2006a) hanno osservato come la lunghezza del dì influisca sulla dinamica di accrescimento nelle conifere di ambienti freddi (Rossi *et al.* 2007a, Rossi *et*

al. 2007b). Gli effetti del fotoperiodo sulla fenologia della pianta (in particolare dei getti) erano già stati evidenziati da precedenti studi (Partanen *et al.* 2001, Wareing e Roberts 1956).

Tra i fattori endogeni, gli ormoni hanno un ruolo fondamentale nelle diverse fasi di sviluppo (Uggla *et al.* 2001, Uggla *et al.* 1998). L'auxina è presente in quantità elevate in corrispondenza dell'inizio dell'attività cambiale (Wodzicki 1971), e promuove la differenziazione e la lignificazione (Denne e Wilson 1977). Insieme all'auxina agiscono anche altri ormoni come l'acido ascorbico e le citochinine sebbene gli studi in proposito siano meno frequenti (Antonova *et al.* 2005).

Anche l'età nella pianta gioca un ruolo fondamentale. Piante più vecchie sembrano essere più sensibili all'influenza del clima (Carrer e Urbinati 2004) e tendono ad iniziare l'attività cambiale più tardivamente rispetto alle piante più giovani e, di conseguenza, sembrano avere una stagione vegetativa più breve (Rossi *et al. in press*), sebbene non sia ancora chiaro se il ritardo osservato dagli autori sia dovuto ad un effetto delle temperature o a fattori endogeni legati alla differente altezza delle piante analizzate.

1.4. Obiettivi della ricerca

Lo scopo del presente lavoro è di cercare di capire come temperature e precipitazioni agiscano sulla xilogenesi in individui di ambiente di limite superiore del bosco in cinque diverse specie di conifere (*Larix decidua* (Mill.), *Picea abies* (L.) Karst, *Pinus cembra* (L.), *Pinus leucodermis* (Ant.), *Pinus uncinata* (Ram.)): per fare questo sono stati messi a confronto quattro siti di *treeline*, localizzati nelle Alpi orientali (2 siti), nelle Alpi occidentali e nell'Appennino meridionale in due anni, 2003 e 2004. Si è voluto confrontare a livello italiano la fenologia di formazione del legno tra il 2003 e il 2004 nelle *treeline* italiane.

In particolare le nostre ipotesi sono state che:

- la temperatura controlli sostanzialmente l'inizio della stagione vegetativa e quindi l'inizio della differenziazione delle cellule prodotte dal cambio;
- temperature più elevate portino ad una maggiore produzione di legno tardivo.

Si è voluto poi analizzare l'effetto di temperature e precipitazioni su fine e durata della differenziazione cellulare e numero di cellule prodotte. Infine sono state analizzate le dimensioni cellulari per cercare di capire come i fattori ambientali e in particolare temperature e precipitazioni differenti tra siti e anni ne modifichino le caratteristiche.

Per verificare l'influenza delle precipitazioni sulla xilogenesi è stato incluso il sito della Valle di Susa (Alpi occidentali) che è caratterizzato in genere da ridotte precipitazioni durante il periodo vegetativo rispetto alle Alpi orientali.

2. Materiali e metodi

2.1. Descrizione delle aree di studio

Lo studio è stato effettuato su piante di popolamenti di alta quota e di limite superiore del bosco di quattro siti delle Alpi e dell'Appennino meridionale:

- due siti nelle Alpi orientali, nei pressi del rifugio Cinque Torri, nel comune di Cortina d'Ampezzo (BL), uno esposto a sud (5T1) e uno esposto a nord (5T2) (Gardin 2005, Peloso 2005, Mazzaro 2004) dove sono presenti larice, pino cembro e abete rosso;
- un sito nelle Alpi occidentali, in Val di Susa, nel comune di Clavière (TO), località Mont Fort du Beauf (Crivellaro 2005), dove si trovano larice, pino cembro e pino montano;
- un sito sul Massiccio del Pollino dell'Appennino meridionale, nel comune di San Severino Lucano (Potenza), sulle creste rocciose di Serra del Crispo (Del Rosario 2006, Crivellaro 2005), dove si trova il pino loricato.

5T1 si trova a 2080 m s.l.m., esposto a sud, con inclinazione media tra 5° e 15°, in ambiente di *timberline*, confina con un pascolo magro classificabile come nardeto. Il popolamento è formato da un larici-cembreto rado di circa 60 anni con rari individui di abete rosso.

5T2 si trova a 2130 m s.l.m. con esposizione nord e inclinazione fino a 40°, in ambiente di *treeline*, con piante a gruppi attorno a grosse rocce affioranti o in zone termicamente più favorevoli. La cenosi arborea è costituita essenzialmente da larice e pino cembro, mentre vi è un solo individuo di abete rosso in tutta l'area. Il clima di questi due siti è prettamente alpino, con accentuata continentalità, inverni freddi ed estati fresche e piovose.

Il sito in Val di Susa si trova a 1800 m s.l.m. La cenosi forestale è costituita da un popolamento misto e disetaneo a gruppi con larice e pino cembro, di età tra i 100 e i 150 anni. Esposta ad est su pendenze elevate vi è una pineta di pino uncinato. Il clima è caratterizzato da una spiccata continentalità, rientrando nel distretto endalpico asciutto (Crivellaro 2005), con forti escursioni termiche, estati secche ed inverni rigidi. Le precipitazioni annue sono limitate (circa 355 mm) rispetto a quelle degli altri siti

considerati, con regime equinoziale e massimo assoluto invernale, la temperatura media annua è di circa 4.1 °C (Crivellaro 2005).

Il sito in Pollino si trova a 2100 m s.l.m. Quest'area è occupata da formazioni stramature e rade con esemplari plurisecolari di pino loricato, specie relitta dell'ultima glaciazione. Il clima rientra nel tipo montano mediterraneo rigido, con bassa escursione annuale, temperatura media annua di 4°C, precipitazioni totali di circa 1570 mm, concentrate nel periodo autunno-invernale (Crivellaro 2005). Secondo la classificazione di Pavari, l'area rientra nel *Picetum* appenninico (Del Rosario 2006).

2.2. Rilievo dei parametri meteorologici

Nei siti del Cinque Torri sono in funzione due stazioni meteorologiche per la misurazione in continuo dei parametri ambientali. I sensori sono collegati ad un *datalogger* (CR10X, Campbell Scientific Ltd) connesso ad un modem GSM, che comunica i dati al laboratorio del Dipartimento TeSAF (Territorio e Sistemi Agro-Forestali) attraverso rete telefonica. Tutta la strumentazione è alimentata tramite batterie di notte e da un sistema a celle fotovoltaiche di giorno (Carraro *et al.* 2001). I dati di temperatura e di umidità dell'aria vengono registrati ogni 15 minuti durante tutto l'anno da un sensore ROTRONIC, da cui sono state calcolate le medie giornaliere. Le precipitazioni sono misurate tramite un pluviometro Micros soltanto durante il periodo estate-autunno, ottenendo valori giornalieri dal valore cumulato nell'ora (Peloso 2005).

Anche nei siti Val di Susa e Pollino sono presenti stazioni meteo alimentate da pannelli solari. Sono registrate temperature e precipitazioni. I termometri rilevano un valore di temperatura ogni minuto e forniscono una media di 15 minuti. I dati sulle precipitazioni sono raccolti tramite pluviometro con bascula da 0.2 mm, ottenendo dalla somma delle altezze di pioggia nelle 24 ore la piovosità giornaliera (Crivellaro 2005). In Pollino le temperature sono state registrate solo a partire dal 5 giugno 2003 (giorno giuliano 156). Le temperature precedenti sono stimate tramite regressioni lineari da dati di temperatura raccolti da tre stazioni meteorologiche vicine. Per le precipitazioni, i dati sono stati ottenuti mediando i valori delle tre stazioni vicine: data la ridotta variabilità osservata tra le precipitazioni registrate dalle tre stazioni, si è ritenuto che questa procedura possa dare risultati rappresentativi dell'entità delle precipitazioni del sito in Pollino (Del Rosario 2006).

2.3. Scelta delle piante

La scelta delle piante nei siti del Cinque Torri è avvenuta nel 2001 sulla base di criteri che riguardavano lo stato vegetativo, la regolarità del fusto, lo sviluppo della chioma e l'assenza di rami basali (Rossi 2003). Al 5T1 sono stati scelti 5 larici, 5 pini cembri e 5 abeti rossi: i larici e cembri si trovano in un'area pianeggiante nelle immediate vicinanze della stazione meteo, mentre gli abeti rossi sono poco più a valle su un'area con pendenze più elevate. Al 5T2, 5 larici, 5 pini cembri ed un solo abete rosso sono stati selezionati: quattro dei cembri si trovano in una zona con grossi massi affioranti che, riscaldandosi al sole, in primavera accelerano lo scioglimento della neve. I larici invece si trovano più a monte dove la copertura del manto nevoso si protrae più a lungo (Gardin 2005).

In Val di Susa ed in Pollino la scelta delle piante è partita da 20 individui di pino loricato, 10 di larice, 10 di cembro e 10 di pino uncinato, scelti in base a stato vegetativo, regolarità del fusto, sviluppo della chioma e assenza di rami basali. Per la scelta delle piante si è deciso di utilizzare la metà delle piante del campione iniziale, effettuando uno studio preliminare sulle dimensioni degli anelli degli anni 1999-2002 e raggruppando le piante all'interno della specie in base ad una *cluster analysis* (Crivellaro 2005). Per il Pollino sono stati dunque scelti 10 individui di pino loricato, mentre per la Val di Susa sono stati selezionati 5 individui per ciascuna specie.

2.4. Campionamenti

Al Cinque Torri, i campionamenti sono stati svolti nel 2003 da fine aprile alla prima settimana di ottobre e nel 2004 da fine aprile all'ultima settimana di ottobre. Dalle piante sono state prelevate settimanalmente delle microcarote di legno di circa 2,5 mm di diametro e lunghezza 2,5 cm, mediante *increment puncher* (Forster *et al.* 2000) nel 2003 e mediante *Trephor* (Rossi *et al.* 2006b) nel 2004 (Gardin 2005, Mazzaro 2004).

In Val di Susa, nel 2003 i campionamenti sono avvenuti con cadenza settimanale dal 8 maggio al 9 ottobre per un totale di 23 prelievi (Crivellaro 2005). Nel 2004 i prelievi sono avvenuti con cadenza settimanale, a partire dall'11 maggio, fino al 15 ottobre per un totale di 20 campionamenti (mancando alcune settimane a giugno e a luglio). Per il prelievo è stato utilizzato un *increment puncher* (Forster *et al.* 2000).

In Pollino, nel 2003 i campionamenti sono avvenuti con cadenza settimanale da metà maggio a poco prima di metà ottobre per un totale di 21 campionamenti, e nel 2004 da maggio ad ottobre per un totale di 20 campionamenti (Del Rosario 2006, Crivellaro 2005) (tabella 2.1). Per il prelievo è stata utilizzata la siringa *Trapsystem*[®] (Rossi et al 2006b). In Val di Susa e Pollino i rilievi sono stati svolti rispettivamente da personale dell'Università di Torino e della Basilicata che hanno partecipato con Padova ad un progetto finanziato dal MIUR (Crivellaro 2005).

	2003			2004		
	Inizio	fine	Numero	Inizio	fine	Numero
5T1	gg119	gg279	23	gg119	gg302	23
5T2	gg119	gg279	23	gg119	gg302	23
VS	gg128	gg282	23	gg132	gg289	20
POL	gg137	gg284	21	gg133	gg293	22

Tabella 2.1 Date di inizio e fine campionamenti espresse in giorni giuliani (gg) e numero di campionamenti svolti nei due anni nei quattro siti.

Ciascun campione conteneva parte della corteccia, la zona cambiale, l'anello legnoso in formazione ed almeno tre anelli degli anni precedenti. Le carote sono state messe in fiale tipo *Eppendorf* in una soluzione di etanolo al 50% in acqua, e conservate ad una temperatura di circa 5°C per evitare il deterioramento dei tessuti, fino al momento dell'inclusione in paraffina.

Al fine di evitare lo sviluppo di legno di reazione e canali resiniferi traumatici, i campionamenti sono stati effettuati facendo attenzione a non prelevare i campioni troppo vicino ai fori delle precedenti estrazioni. L'altezza di campionamento in genere è compresa tra 1.3 e 3 m. Uno schema casuale è stato adottato per la scelta dell'angolo di prelievo attorno al tronco, su 12 diverse direzioni possibili rispetto al nord, con distanza angolare tra i settori di campionamento di 30° (Del Rosario 2006, Crivellaro 2005). Tutti i campionamenti sono stati condotti nel corso di altri lavori di tesi che sono stati portati a termine dal Dipartimento TeSAF.

2.5. Preparazione dei campioni

Il lavoro di laboratorio di questa tesi ha riguardato la preparazione e l'analisi istologica sui campioni della Val di Susa nell'anno 2004.

Con l'ausilio di uno stereomicroscopio a 20-30 ingrandimenti, le microcarote sono state orientate individuando la direzione parallela alle fibre. I campioni, collocati in appositi supporti (biocassette), sono stati disidratati con successive immersioni in etanolo a gradazione crescente, in limonene e quindi in paraffina liquida a 65°C, tramite un processatore automatico Shandon Citadel 1000, secondo il metodo riportato da Rossi (2003). In tabella 2.2 sono mostrati i tempi di inclusione ed i composti usati.

	Concentrazione (%)	durata (min)
etanolo	70	120
etanolo	70	120
etanolo	90	90
etanolo	90	90
etanolo	95	90
etanolo	100	90
etanolo	100	90
limonene	100	90
limonene	100	90
limonene	100	90
paraffina a 65°C		120
paraffina a 65°C		120
		20 h

Tabella 2.2 tempi e composti usati per l'inclusione in paraffina

Una volta inclusi, i campioni vengono fissati su supporti di paraffina utilizzando le biocassette come base. Quando la paraffina è ormai solidificata, i campioni possono essere conservati a temperatura ambiente. Dai blocchetti, con l'ausilio di un microtomo rotativo semiautomatico (Leica RM2145) sono state tagliate delle sezioni trasversali di 8-12 µm. Le sezioni sono state spostate con l'ausilio di un pennellino sopra un bagno d'acqua a 35°C per facilitare la distensione e quindi collocate su vetrini portaoggetto precedentemente trattati con albumina per favorire l'adesione delle sezioni.

Per eliminare la paraffina, i campioni sono stati inseriti in stufa a 75°C, per 60 minuti: questo trattamento talvolta si è rilevato troppo drastico e perciò si consiglia di lasciare i campioni in stufa per minor tempo. Al fine di eliminare completamente la paraffina, sono stati eseguiti dei bagni in β-limonene (Bioclear®) per 20 minuti e quindi in alcool denaturato per 20 minuti. L'eliminazione della paraffina è importante per avere delle sezioni nitide e facilmente osservabili al microscopio, nonché per permettere il corretto assorbimento del colorante.

2.5.1. Analisi sullo sviluppo dell'anello

I vetrini ottenuti dai campioni raccolti nell'arco della stagione vegetativa sono stati immersi in una soluzione di *cresyl violet acetate* allo 0.16% in acqua ed osservati a 400 ingrandimenti mediante microscopio ottico dotato di luce polarizzata. Questa colorazione permette la distinzione delle diverse fasi di differenziazione in cui si trovano le cellule dell'anello in formazione (Rossi e Deslauriers 2003). Queste fasi sono frutto di una suddivisione funzionale ma arbitraria, che quindi non rispecchia per intero la realtà: alcuni autori evidenziano infatti la sovrapposizione di più fasi sulla stessa cellula (Abe et al 1997). Ciò premesso, il metodo è comunque largamente utilizzato ed accettato ed ormai da tempo consolidato (Rossi *et al.* 2006c, Rossi *et al.* 2006a, Deslauriers *et al* 2003a, Rossi *et al* 2003, Antonova e Stasova 1997).

La luce polarizzata consente di discriminare le cellule in distensione da quelle in fase di lignificazione (Rossi *et al* 2006c). Le cellule che passano dalla fase di crescita in diametro a quella in cui si inizia a formare la parete secondaria con deposizione di lignina a partire dagli angoli e dai bordi delle cellule (Antonova e Stasova 1997) brillano alla luce polarizzata, come anche le cellule mature. La parete secondaria è organizzata in tre strati, S1, S2 e S3. Quando inizia la deposizione della parete secondaria, la cellulosa si concentra principalmente nello strato S2, orientandosi in direzione trasversale all'asse maggiore della cellula che per questo risulta brillare alla luce polarizzata (Crivellaro 2005) (figura 2.1 [C]) Invece, nelle cellule in cui vi è solo la parete primaria, in cui le microfibrille di cellulosa sono disposte in maniera disordinata, questo fenomeno non appare visibile (Mazzaro 2004). La parte più opaca e scura, che non brilla alla luce polarizzata, è costituita dalle cellule in distensione e da quelle della zona cambiale che si distinguono tra loro principalmente per le dimensioni, essendo quelle cambiali più piccole e dotate di parete sottile. Inoltre la composizione delle pareti radiali delle cellule del cambio è diversa da quella delle pareti tangenziali, essendo queste ultime estremamente più sottili, specialmente in dormienza (Rossi e Deslauriers 2003).

La distinzione tra le cellule mature e quelle in formazione della parete (o in lignificazione) è basata sul diverso assorbimento del colorante da parte delle cellule. Nelle cellule in lignificazione, la parete assume un colore rosa-viola chiaro mentre, in quelle mature, il colore diventa blu-azzurro (figura 2.1 [D]).

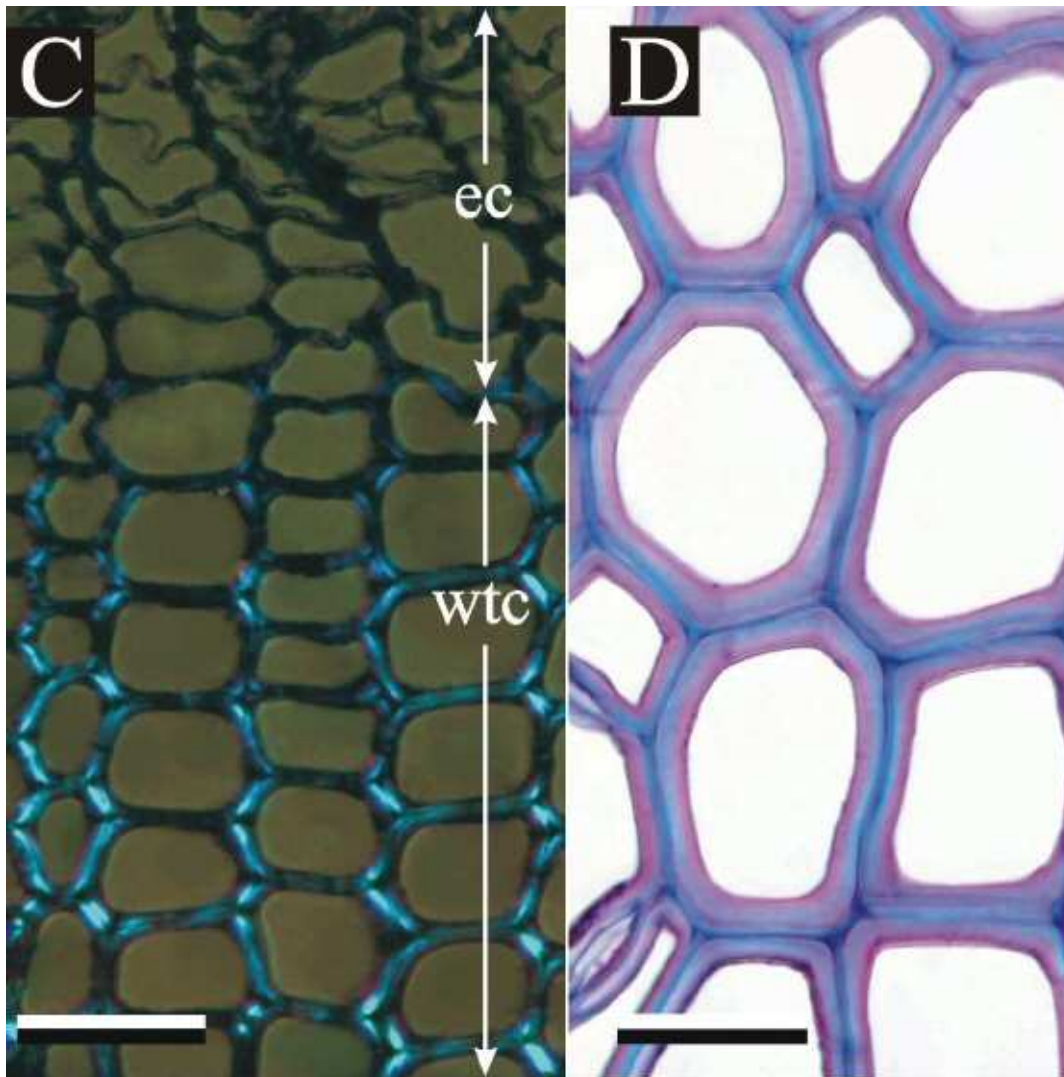


Figura 2.1 (C) cellule in distensione (ec) e in ispessimento della parete (wtc) osservate in luce polarizzata; (D) legno primaticcio di *Larix decidua* con cellule parzialmente lignificate. Le barre, nell'angolo in basso a sinistra, sono lunghe 20 µm. [da Rossi *et al.* (2006c)]

Riassumendo, si possono mettere in evidenza diverse fasi della xilogenesi:

- La zona cambiale costituita dal cambio *sensu stricto* e da cellule iniziali e cellule madri di xilema e floema prodotte dalle iniziali. Questa zona è costituita da cellule allungate dotate di parete sottile (Chaffey 1999, Lachaud *et al.* 1999), che sono perciò molto delicate e tendono a rompersi facilmente al momento della preparazione delle sezioni (Deslauriers *et al.* 2003a, Deslauriers 2003).
- Le cellule in distensione, accanto alle cellule della zona cambiale da cui si differenziano per le dimensioni maggiori, fino a 2-4 volte più grandi, sono dotate di parete sottile che non brilla alla luce polarizzata.
- Le cellule in lignificazione che si distinguono da quelle precedenti perchè brillano in luce polarizzata (Rossi e Deslauriers 2003). Si distinguono dalle

successive perchè il *cresyl violet acetate* dona loro una colorazione violacea legandosi alla lignina che incrosta la parete secondaria, a partire dagli angoli.

- Le cellule mature sono ugualmente brillanti in luce polarizzata, ma alla luce normale presentano un colore azzurro (Rossi e Deslauriers 2003).

Per lo studio della xilogenesi sono state conteggiate le cellule dell'anello in formazione lungo tre file radiali attribuendole alle varie fasi di differenziazione in base ai criteri esposti precedentemente. Le file sono state scelte in modo da essere integre e formate da cellule possibilmente grandi e lontane da canali resiniferi o zone con malformazioni (Gardin 2005).

Su ciascun vetrino, o talvolta direttamente sui campioni inseriti nei blocchetti di paraffina, sono stati misurati gli spessori dei tre anelli precedenti su due file radiali mediante CATRAS® per poter standardizzare i conteggi effettuati su campioni presi in differenti punti attorno al fusto (Rossi *et al.* 2003).

Complessivamente, per la presente tesi, sono stati analizzati, per quanto riguarda la Val di Susa nel 2004, più di 300 campioni e conteggiate quasi 20.000 cellule lungo oltre 900 file radiali.

2.5.2. Misura delle dimensioni cellulari

Al termine della stagione vegetativa sono stati misurati alcuni parametri dimensionali delle cellule. Dopo l'eliminazione della paraffina, i vetrini sono stati colorati con una soluzione 1% in acqua di safranina, secondo i passaggi riportati nella tabella 2.3.

Safranina	10 min
Acqua	10 min
Acqua	10 min

Tabella 2.3 colorazione per misura delle dimensioni cellulari

Una volta asciugate, le sezioni sono state fissate con una resina, Eukitt®, sui vetrini portaoggetto e ricoperte con i coprioggetto. Preparati in questo modo i campioni si mantengono inalterati e possono quindi essere conservati anche per più anni. Sui vetrini così predisposti sono state scattate delle foto ad un ingrandimento di 400x, tramite una macchina fotografica digitale appositamente collegata al microscopio.

Le immagini salvate sono state analizzate tramite il software Wincell™ (Regent Instruments inc. 2000). In ciascuna sezione sono state scelte tre file radiali,

possibilmente adiacenti, caratterizzate da dimensioni delle cellule elevate ed assenza di malformazioni o canali resiniferi, nonché di rotture nella sezione (Deslauriers 1999) e sono stati misurati lo spessore della parete, il diametro del lume cellulare e l'area della cellula.

Le cellule sono state attribuite al legno primaticcio o a quello tardivo grazie alla formula di Mork (in Denne 1988):

$$2 a \geq b$$

dove a è il valore medio della parete della cellula (media della parete sinistra e di quella destra) e b il diametro del lume, in pratica se il diametro del lume è più piccolo della somma delle pareti la cellula appartiene al legno tardivo.

Sono state messe a confronto le medie (senza effettuare analisi statistiche) dei valori misurati relativi allo spessore della parete, ampiezza del lume cellulare, larghezza della cellula (lume e pareti) e area della cellula per legno primaticcio, tardivo e totale, nei due anni, sia per le piante di ciascuna specie che per le piante presenti in ciascun sito. Mettendo a confronto gli alberi di ciascuna specie, tra i siti, si è cercato di individuare una risposta a livello di specie. Mettendo a confronto le piante di tutte le specie, all'interno di ciascun sito, si è cercato di individuare una risposta sito-specifica.

2.6. Analisi statistiche

È noto che nelle conifere di limite superiore del bosco, in zone caratterizzate da un ritmo annuale di accrescimento (foreste temperate e boreali) l'andamento del numero di cellule prodotte dal cambio e quindi delle cellule che entrano in fase di distensione e successivamente in lignificazione, ha tipicamente un andamento campaniforme durante la stagione vegetativa, a differenza dalle cellule mature che partono da zero a inizio stagione per raggiungere il valore massimo definitivo a fine stagione (Rossi e Deslauriers 2003). Per le cellule che entrano in fase di distensione e per la successiva fase di lignificazione il numero parte da zero a inizio stagione, per poi raggiungere un massimo e tornare a zero ad una certa data, mentre il cambio è costituito ad inizio stagione da un numero minimo di cellule che va aumentando durante il periodo di attività cambiale per poi diminuire e ritornare circa al livello iniziale ad una certa data e rimanere costante durante il periodo di dormienza (Rossi *et al* 2006c).

Le analisi statistiche e i confronti svolti sono stati effettuati utilizzando i dati direttamente ottenuti in laboratorio (piante della Val di Susa nel 2004) e quelli ricavati

nel corso di altri lavori di tesi, opportunamente citati in bibliografia. Per ogni albero è stata calcolata la data (calcolata in giorni giuliani) di inizio della distensione, come la prima data in cui il numero medio di cellule in distensione tra le tre file radiali era maggiore o uguale ad uno. Analogamente è stata calcolata la data di fine lignificazione, come l'ultima data in cui il numero medio di cellule in lignificazione tra le tre file radiali era maggiore o uguale ad uno. Dalla differenza tra la data di fine lignificazione e quella di inizio distensione si ha una stima della durata della stagione vegetativa.

Sulle date di inizio distensione è stato effettuato un test ANOVA (*Analysis of variance*) fattoriale con due fattori (anno e sito) e con interazione anno per sito. Le ipotesi nulle da testare erano:

- Nessuna differenza nell'inizio della formazione del legno tra i due anni (effetto dell'anno)
- Nessuna differenza nell'inizio della formazione del legno tra i siti (effetto del sito)
- Nessuna interazione tra gli anni e i siti, cioè l'effetto dell'anno sull'inizio della formazione è indipendente dai siti e viceversa

Analogamente sono stati svolti test ANOVA per la fine della lignificazione e per la durata della stagione vegetativa per testare l'effetto dell'anno, del sito e della loro interazione. (Fowler e Cohen 1993)

Si è poi proceduto ad una analisi più di dettaglio effettuando degli ANOVA con due fattori (anno e sito) a livello di specie. Per le specie come il pino loricato ed il pino montano, che erano presenti soltanto in un sito, rispettivamente in Pollino e in Val di Susa, non essendo possibile valutare l'effetto del sito, è stata utilizzato un ANOVA ad un fattore. Per ciascuna delle specie che erano presenti in più siti (larice e cembro) è stata effettuato un ANOVA fattoriale con due fattori. L'abete rosso è stato trattato come fosse presente in un solo sito, essendo presente al sito 5T2 con una sola pianta, che non è stata utilizzata nei confronti statistici.

Per il pino loricato, il pino montano e l'abete rosso l'ipotesi nulla da testare è che non vi fosse differenza tra i due anni (a livello di specie) nelle date di inizio della distensione. Sono state testate ipotesi analoghe per le date di fine lignificazione e per la durata della stagione vegetativa. Per larice e pino cembro, presenti in tre siti (5T1, 5T2 ed in Val di Susa) ciascuno con cinque piante per sito, sono state testate a livello di specie le ipotesi nulle già testate a livello nazionale per tutte le specie assieme,

relativamente ad inizio della distensione, fine della lignificazione e durata della stagione vegetativa.

Il numero di cellule prodotte è stato calcolato come media delle somme del numero di cellule in distensione più quelle in lignificazione più quelle mature a partire da una data prossima a fine stagione vegetativa, in cui non si verifica più divisione cellulare, stabilita arbitrariamente, nel nostro caso a partire da settembre. Sono state poi calcolate le medie annuali per le specie, all'interno dei siti per effettuare dei confronti.

I confronti tra il numero di cellule sono stati effettuati tra i due anni (2003 e 2004) per ogni specie all'interno di ciascun sito utilizzando il test t appaiato a due code per testare la differenza delle medie. Si è voluto verificare l'effetto dell'anno sul numero di cellule prodotte per ogni specie separatamente, a livello di singolo sito: in questo caso l'ipotesi nulla è che non vi sia differenza nel numero medio di cellule prodotte dalla data specie tra i due anni in un dato sito.

Infine è stato verificato, tramite un test Chi-quadro, se le differenze tra gli anni nella proporzione di legno primaticcio e tardivo rispetto al totale, prodotto da ciascuna specie in ciascuno dei siti, sono significative. Il livello di significatività utilizzato è di 0,05.

3. Risultati

3.1. Andamento delle temperature e delle precipitazioni

3.1.1. Temperature: confronto tra i due anni

Mettendo a confronto la temperatura media mensile, calcolata come media tra i quattro i siti, si è osservato come in genere il 2003 sia stato l'anno più caldo (figura 3.1). In particolare, durante la stagione vegetativa (da maggio a settembre) le temperature medie mensili nel 2003 sono state sempre superiori a quelle del 2004, tranne a settembre, quando la temperatura del 2004 era superiore a quella del 2003 di quasi un 1°C.

La maggior differenza fra i due anni è stata misurata in maggio, che corrisponde all'inizio della ripresa vegetativa delle piante (vedi paragrafi successivi riguardanti la xilogenesi), in cui sono stati osservati quasi 4°C in più nel 2003 (figura 3.1).

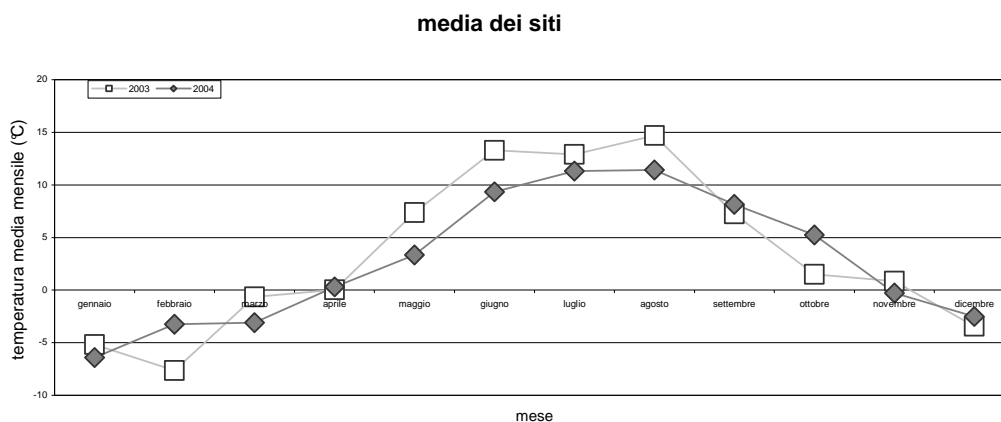


Figura 3.1 Andamento delle temperature medie mensili (°C) nei due anni. 2003 linea grigio chiaro con quadrati bianchi, 2004 linea grigio scuro con rombi grigi.

L'influenza delle temperature sull'attività cambiale al di fuori della stagione vegetativa dovrebbe essere minima. Il cambio in dormienza è meno sensibile e temperature altrimenti letali vengono tollerate adeguatamente dalle specie di ecosistemi freddi (Körner e Paulsen 2004): a meno di temperature così basse da danneggiare il cambio (il TL50 delle specie indagate, di norma, è inferiore a -50°C), si ritiene che l'effetto delle temperature al di fuori della stagione vegetativa possa essere trascurato senza per questo inficiare i risultati del presente lavoro. Fatta questa premessa, si riporta

che le temperature medie mensili sono state inferiori nel 2003 rispetto all'anno seguente nei mesi di febbraio (con differenze di 4,4 °C), settembre (quasi 1°C), ottobre (circa 4°C) e dicembre (quasi 1°C).

Confrontando la media annuale delle temperature (media aritmetica delle medie giornaliere di tutti i siti) si hanno valori che differiscono di più di 0,5 °C tra il 2003 (3,48°C) ed il 2004 (2,81°C). Analizzando il valore medio annuale per ogni sito, la differenza maggiore (quasi 0,9°C) è stata osservata al Cinque Torri. Se si controlla la media annuale delle temperature massime, la maggiore differenza si è verificata nel sito 5T1, con circa 1,4°C in più complessivamente nel 2003.

3.1.2. Temperature: confronto tra i due anni nei vari siti

Osservando l'andamento delle temperature durante la stagione vegetativa, nel sito 5T1, si è presentata a maggio una differenza tra i due anni di circa 4,4°C, che è andata gradualmente diminuendo nei due mesi successivi per poi aumentare di nuovo in agosto: poco più di 4,3°C a giugno, 1,7°C a luglio e 3,9°C ad agosto (figura 3.2a). A settembre, come negli altri siti, nel 2003 la temperatura mensile è stata inferiore a quella dell'anno successivo, di circa 0,5°C. Nel sito 5T2 l'andamento delle medie mensili di temperatura è stato del tutto analogo a quello del sito 5T1 con una differenza a maggio di quasi 4,4 °C(figura 3.2b).

In Pollino , si sono avuti quasi 5°C di differenza tra le temperature medie di maggio tra i due anni, poi la differenza è andata attenuandosi (3,2°C a giugno, oltre 1°C a luglio ed agosto). A settembre nel 2003 si è registrata una temperatura inferiore di quasi 1°C rispetto al 2004 (figura 3.2c).

In Val di Susa la differenza a maggio è più ridotta rispetto alle altre zone con 2,3°C in più del 2004 (figura 3.2d). È interessante notare che, a differenza degli altri siti, anche nel mese di aprile la temperatura è stata superiore nel 2003 (quasi 0,7°C in più). A giugno la differenza è aumentata, così nel 2003 si hanno quasi 3,5°C in più. A luglio ed agosto si è osservata una leggera flessione anche se le temperature dei due anni hanno continuato a divergere di 1,7 e 4 °C. A settembre 2003, anche in Val di Susa, si è avuta una media mensile più bassa, di circa 2°C.

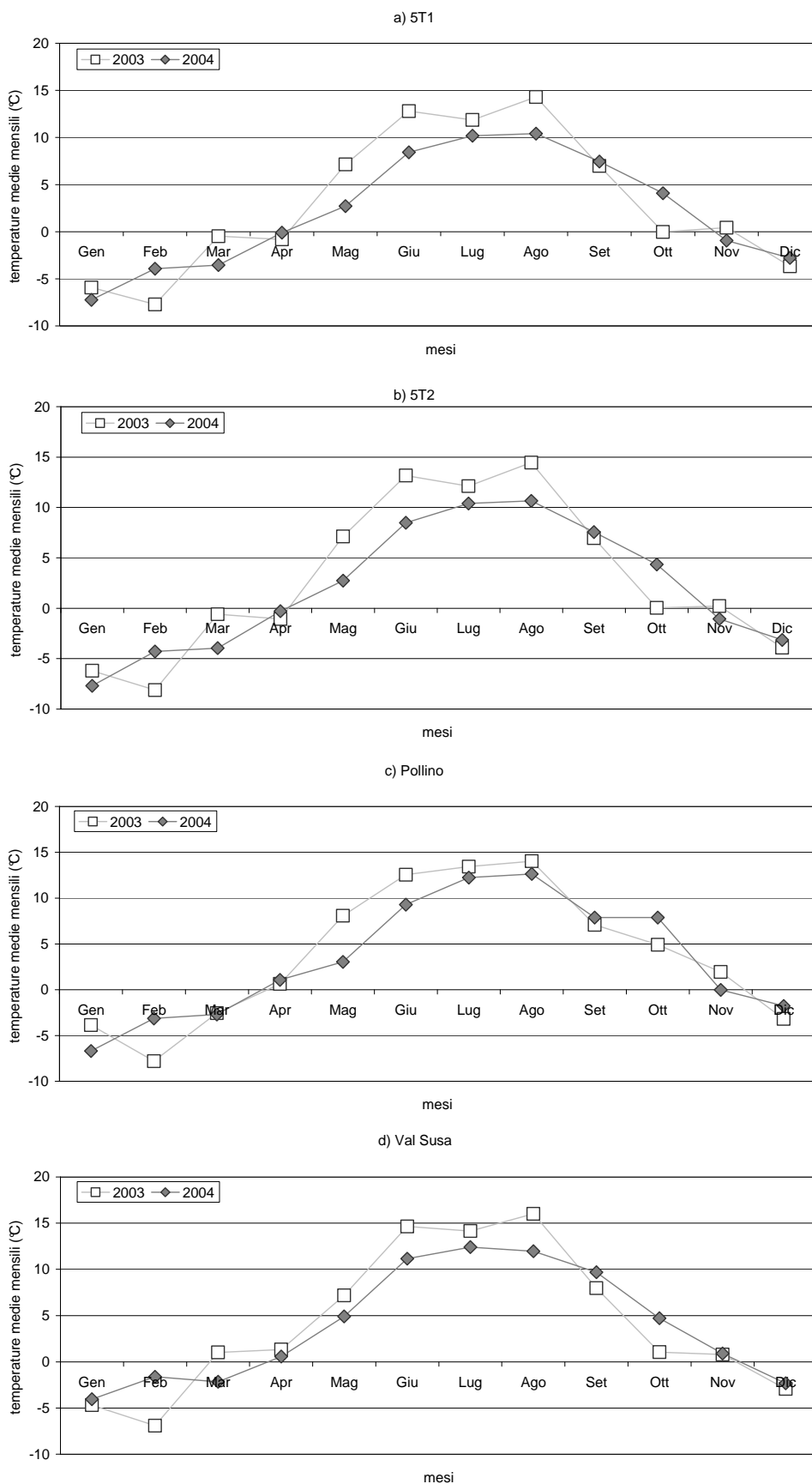


Figura 3.2 Andamento temperature medie mensili (°C) nei due anni nei siti a) 5T1 b) 5T2 c) Pollino d) Val Susa. 2003 linea grigio chiaro con quadrati bianchi, 2004 linea grigio scuro con rombi grigi.

3.1.3. Temperature: confronto fra siti per lo stesso anno

Mettendo a confronto i diversi siti per l'anno 2003, si è evidenziato come, durante la maggior parte della stagione vegetativa, in Val di Susa si sono registrate temperature maggiori (medie mensili) per il periodo giugno-settembre. A maggio invece, la temperatura maggiore si è verificata in Pollino (8,1°C). L'andamento delle temperature medie mensili nei siti 5T1 e 5T2 procede praticamente in modo parallelo, essendo i siti molto vicini anche se ad esposizioni differenti. Il 5T1 è leggermente più caldo in inverno e più fresco in estate rispetto al 5T2. Il Pollino ha presentato le temperature maggiori in gennaio, maggio, ottobre e novembre.

Nel 2004, Pollino e Val di Susa hanno avuto temperature superiori a quelle del Cinque Torri. In maggio e giugno il sito più caldo è stato la Val di Susa, mentre il Pollino è stato il più caldo in agosto, per poi tornare ad essere più fresco in settembre, allineandosi quasi alle temperature del Cinque Torri. In Ottobre, il Pollino ha presentato un valore decisamente più alto della temperatura media, 7,9 °C contro i circa 4-5°C degli altri siti.

3.1.4. Precipitazioni

Dal confronto delle precipitazioni tra Pollino e Val di Susa, si è evidenzia una netta differenza: il Pollino manifesta maggiore similitudine con le stazioni nelle Alpi orientali, con oltre 1200 mm annui, mentre la Val di Susa presenta precipitazioni totali che non raggiungono i 400 mm (tabella 3.1).

	5T1		5T2		POLLINO		VAL SUSÀ	
	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004
Media annuale delle temperature medie giornaliere dell'aria (°C)	2.97	2.08	2.92	1.99	3.84	3.33	4.20	3.86
Media annuale delle temperature minime assolute giornaliere dell'aria (°C)	-0.91	-1.49	-0.45	-1.08	1.47	0.90	0.69	0.29
Media annuale delle temperature massime assolute giornaliere dell'aria	8.21	6.81	6.80	5.52	6.65	6.27	8.89	8.82
Precipitazioni annuali (mm)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d	1212.93	1467.30	355.80	279.40
Media delle temperature medie giornaliere del periodo lug-set (°C)	11.09	9.36	11.23	9.56	11.56	10.95	12.76	11.37
Somma delle precipitazioni giornaliere del periodo lug-set (mm)	291.20	320.80	291.20	320.80	192.00	118.40	116.80	92.80

n.d.=non disponibili

Tabella 3.1 Medie annuali delle temperature medie, minime assolute e massime assolute giornaliere dell'aria e precipitazioni annuali, e valori stagionali, per i quattro siti di studio durante gli anni 2003 e 2004

Analizzando i dati disponibili si è evidenziato come in Val di Susa (figura 3.3a) durante la stagione vegetativa 2003 vi sia stato un luglio assai siccitoso, circa 10 mm di pioggia, preceduto però da mesi abbastanza piovosi, tra cui un giugno molto piovoso (70 mm) seguito da un agosto con discrete precipitazioni (circa 60 mm). Nel 2004 ad una primavera con scarsissime precipitazioni (meno di 10 mm nel trimestre marzo-maggio), è seguito il mese di giugno poco piovoso, circa 10 mm e due mesi, luglio (circa 30 mm) e agosto (circa 60 mm), discretamente piovosi. In settembre si sono avute di nuovo scarse precipitazioni (4 mm), che poi sono aumentate ad ottobre (quasi 90 mm).

In Pollino (figura 3.3b), la primavera del 2003 ha presentato meno precipitazioni (130 mm nel trimestre marzo-maggio) rispetto a quelle dell'anno successivo (circa 450 mm nel trimestre marzo-maggio) ed è stata seguita da un'estate abbastanza piovosa (210 mm da giugno ad agosto), con valori superiori (quasi il doppio) a quelli del 2004 (111 mm da giugno ad agosto). Come si osserva dalla figura 3.3b, in Pollino le precipitazioni sono state relativamente abbondanti e si ritiene improbabile un deficit idrico estivo.

I dati per i siti al Cinque Torri si riferiscono ad un periodo limitato e leggermente diverso nei due anni, ma nel pieno della stagione vegetativa non sembra siano mancate le precipitazioni, infatti durante il trimestre giugno-agosto vi sono più di 350 mm di pioggia (mensilmente più di 100 mm) in entrambi gli anni.

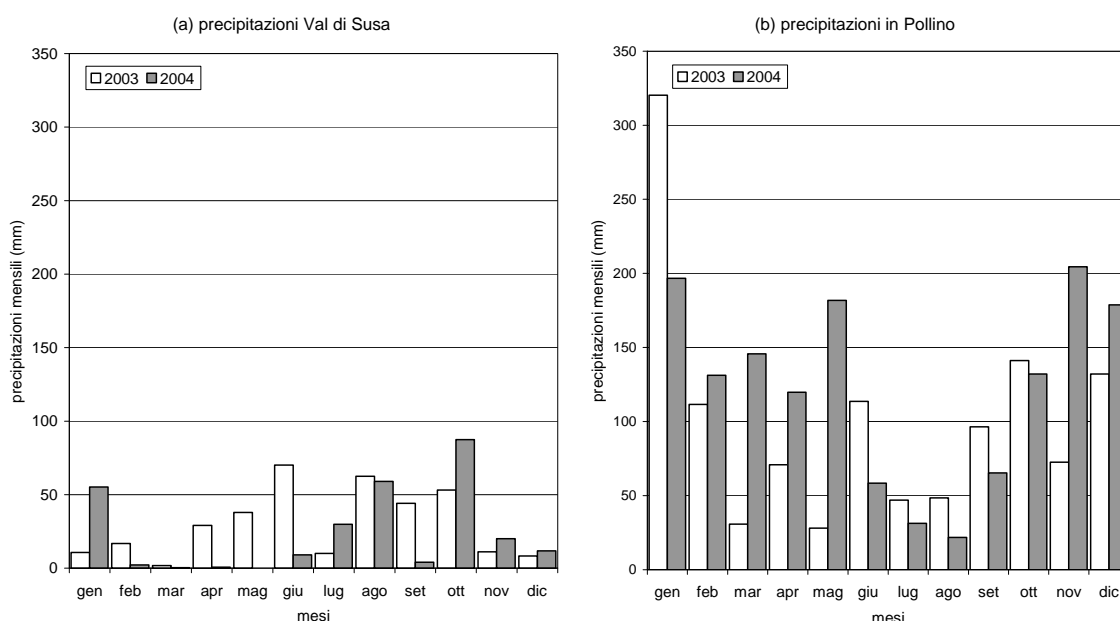


Figura 3.3 Precipitazioni mensili in Val di Susa (a) e Pollino (b) nel 2003 (barre bianche) e nel 2004 (barre grigie)

3.2. Dinamica xilogenetica

3.2.1. Dinamica di formazione dell'anello legnoso: il sito della Val di Susa

Le dinamiche di produzione delle cellule xilematiche hanno un tipico andamento periodico: come esempio, sono riportati i grafici relativi alle tre specie presenti in Val di Susa (figura 3.4). Integrando i dati relativi al 2004 (ottenuti dal lavoro in laboratorio) con quelli riportati da Crivellaro (2005), si può effettuare un confronto visivo tra i due anni.

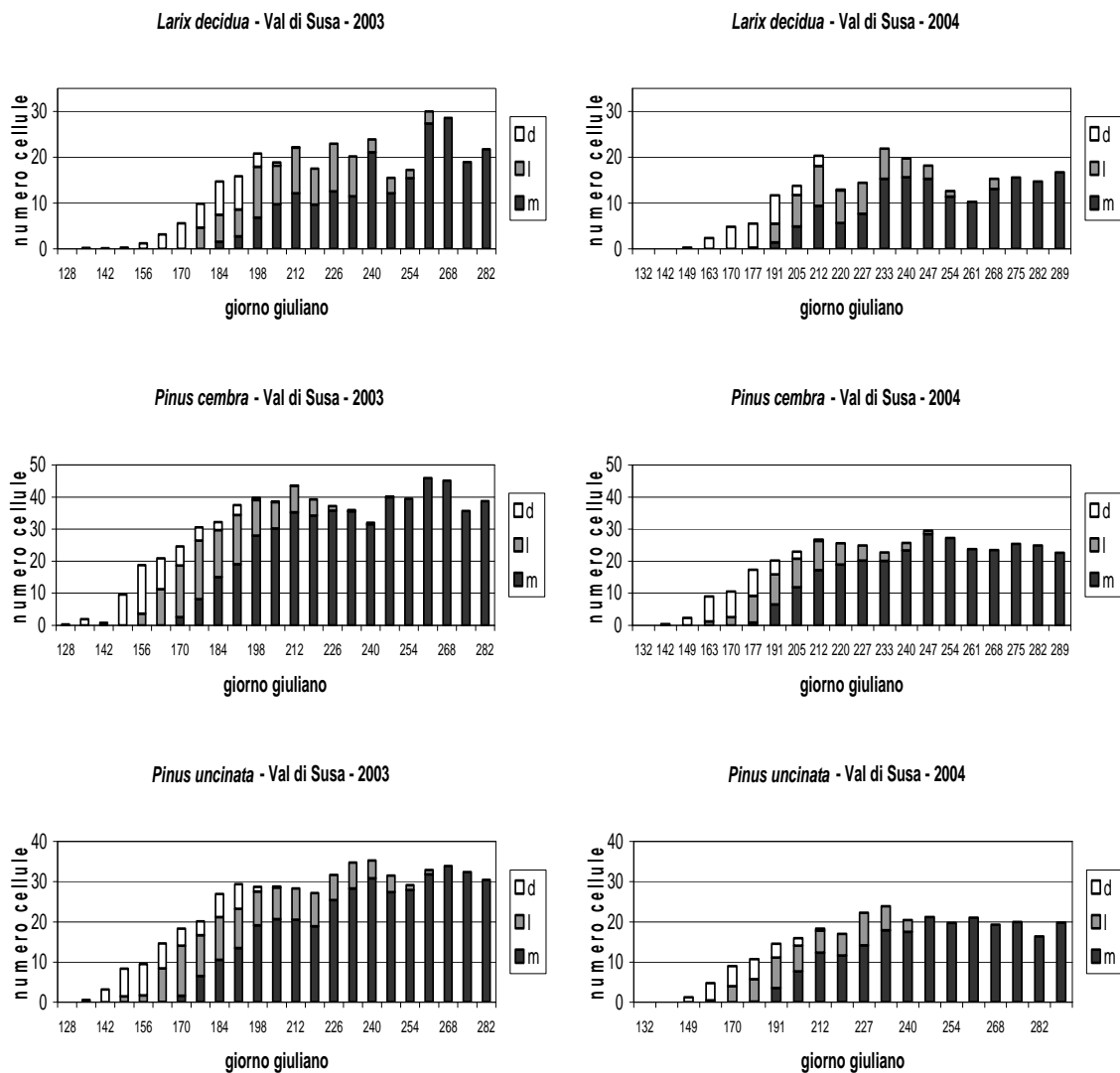


Figura 3.4 Dinamica della xilogenesi per larice (*Larix decidua*), pino cembro (*Pinus cembra*) e pino montano (*Pinus uncinata*) della Val di Susa nel 2003 e 2004. In ascissa sono riportati i giorni dell'anno in cui sono stati fatti i campionamenti, in ordinata il numero di cellule osservate nelle fasi di distensione (d), lignificazione (l) e di cellula matura (m)

La prima cosa che si nota osservando la figura 3.4 è una differenza nei due anni nei valori di cellule contate: per tutte le specie il numero di cellule prodotte è stato più alto nel 2003 rispetto al 2004, e la data di inizio della distensione sembra anticipata nel 2003 di un paio di settimane.

Il numero massimo di cellule nella zona cambiale non è variato significativamente tra i due anni per il larice, con 13 cellule nel 2003 e 12 nel 2004. Per il pino cembro la differenza è stata più marcata, arrivando ad avere fino a 20 cellule nel 2003 e 11 nel 2004. Anche nel pino montano la differenza è stata marcata, 19 cellule nel 2003 e solo 12 nel 2004.

Il numero massimo di cellule cambiali nel larice degli altri siti non ha presentato una differenza marcata tra i due anni: nelle piante del 5T1 si sono avute 14 cellule nel 2003 e 15 nel 2004, mentre in quelle del 5T2 sono state contate 14 e 12 cellule rispettivamente. Anche per il pino cembro la differenza è stata di 2 cellule al massimo. Dunque, rispetto alle piante della Val di Susa, negli altri siti sembra che larice e pino cembro non abbiano dimostrato una forte variabilità interannuale nel numero massimo di cellule del cambio.

3.2.2. Inizio della distensione: per sito, anno e a livello di singola specie

L'analisi della varianza ha evidenziato che vi sono significative differenze nelle date di inizio della distensione cellulare tra le piante nei siti e tra gli anni (tabella 3.2). Non sono state evidenziate invece sostanziali interazioni sito-anno, cioè le piante nei diversi siti rispondono allo stesso modo nei due anni, anticipando la distensione nel 2003.

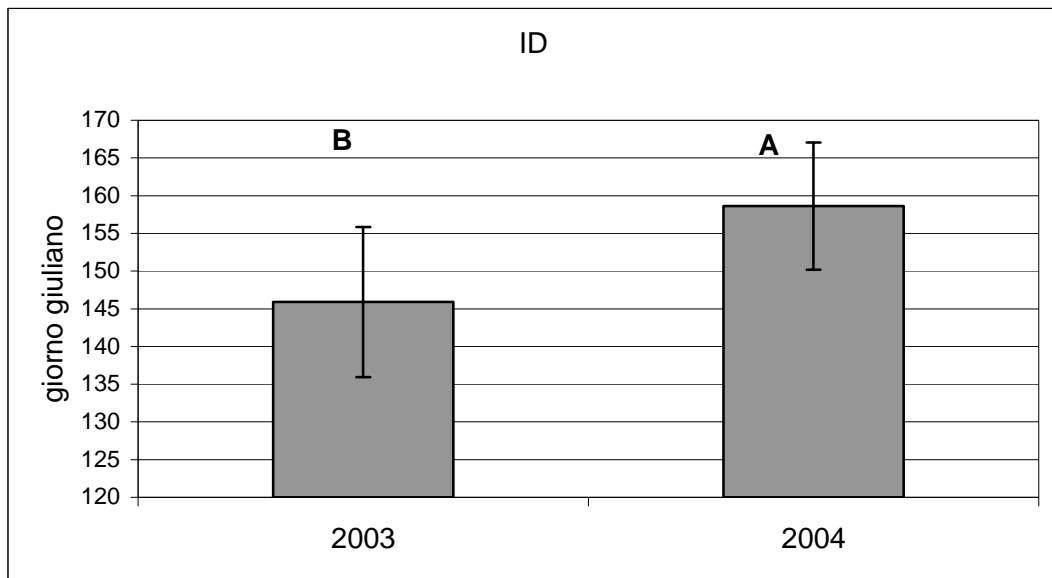
ID	Anova fattoriale p=0.05				livelli	media	± dev.std.
	source	DF	F	p			
1	anno	1	54.800	<0.0001			
2	sito	3	4.175	0.008			
3	anno x sito	3	1.996	0.120	n.s.		
Pollino					A	157.3	11.9
5T2					AB	154.4	9.2
5T1					BC	150.6	10.4
Val Susa					C	149.2	11.7
2004					A	158.6	8.5
2003					B	145.9	9.9

Tabella 3.2 Risultati dell'Anova fattoriale (livello di significatività $p = 0.05$) a livello nazionale, per testare l'effetto dell'anno, del sito, e della loro interazione, sulle date di inizio della fase di distensione cellulare (ID) negli alberi, considerando tutte le specie assieme

Mediamente per le piante di tutti i siti, nel 2003 (figura 3.5a) la distensione è iniziata il 26 maggio (giorno giuliano 146), con quasi 13 giorni di anticipo rispetto al 2004 (gg 159).

A livello di sito, le piante della Val di Susa sono risultate quelle più precoci, seguite da quelle dei siti 5T1 e 5T2 e infine da quelle del Pollino (tabella 3.2 e figura 3.5b). Nelle piante della Val di Susa la distensione è iniziata nell'ultima settimana di maggio (gg 149), mentre in quelle del Pollino le prime cellule in distensione sono state osservate agli inizi di giugno (gg 157). Dall'ANOVA è emerso come le piante della Val di Susa e del Pollino abbiano presentato rispettivamente i valori minori e maggiori per la data di inizio distensione mentre quelle dei siti del Cinque Torri abbiano presentato entrambi un comportamento intermedio.

(a)



(b)

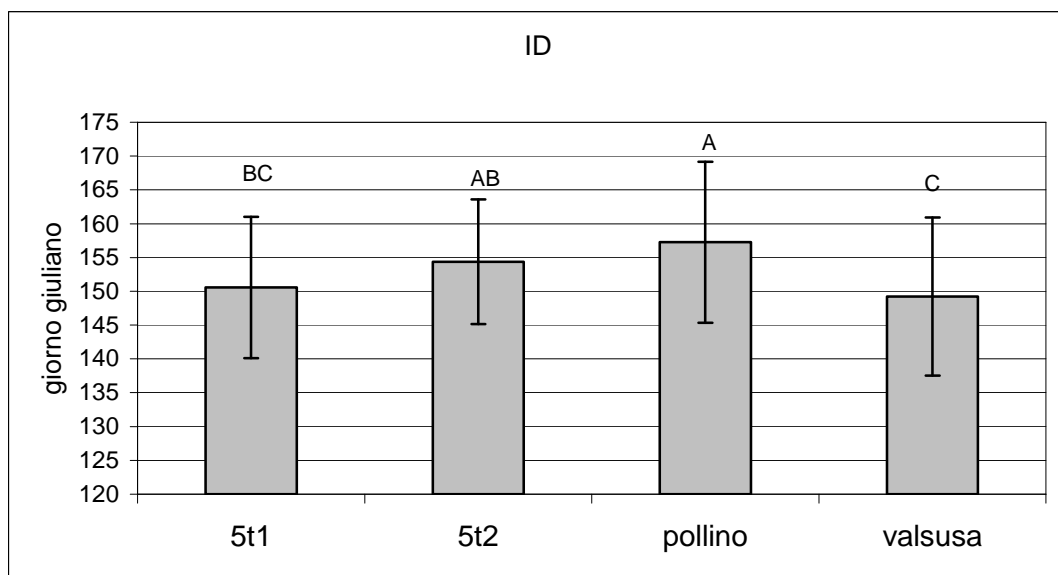


Figura 3.5 Risultati ANOVA a 2 fattori (anno, sito) per l'inizio della distensione (ID): i siti contrassegnati con la stessa lettera presentano valori statisticamente non differenti

Per cercare di evidenziare differenze interspecifiche è stata ripetuta l'analisi della varianza per testare l'effetto dell'anno, del sito e della loro interazione per il larice e il pino cembro, che sono presenti in più siti, cioè al Cinque Torri e in Val di Susa, rappresentando l'arco alpino lungo tutta la sua estensione. Per il larice è risultato significativo soltanto l'effetto dell'anno. In media il larice ha presentato la prima cellula in distensione nel 2003 il 30 maggio (gg 150), circa 10 giorni prima rispetto al 2004.

Per il pino cembro, invece, sono risultati significativi sia l'effetto dell'anno sia quello del sito, poiché oltre ad esserci una differenza significativa tra i due anni, si è

verificata in entrambi gli anni anche una differenza significativa tra i siti (le piante del 5T1 e della Val di Susa iniziano prima di quelle del 5T2 in entrambi gli anni). Nel 2003 le prime cellule in distensione mediamente sono state osservate a partire dal 21 maggio (gg 141), mentre solo dal 30 maggio (gg 151) nel 2004, presentando anche in questo caso un anticipo di 10 giorni. I siti dove il pino cembro mediamente ha iniziato prima la fase di distensione sono stati il 5T1 (gg 141) e la Val di Susa (gg 142) che non sono significativamente differenti tra loro. Le piante del 5T2 hanno presentato invece mediamente la prima cellula in distensione decisamente più tardi (in media a partire dal gg 154).

Per l'abete rosso del 5T1, il pino loricato del Pollino e il pino uncinato della Val di Susa è stata verificata la differenza tra gli anni con un ANOVA ad un singolo fattore. Per tutte e tre le specie l'effetto dell'anno è risultato significativo. Per abete rosso, pino loricato e pino uncinato, la fase di distensione è stata anticipata mediamente di 10-20 giorni nel 2003, verificandosi a fine maggio-primi di giugno. L'anticipo maggiore e minore è stato osservato rispettivamente nel pino loricato e nell'abete rosso.

3.2.3. Fine della lignificazione

Dall'ANOVA a due fattori (anno, sito e loro interazione) eseguito per la fine della lignificazione sono risultati significativi gli effetti di anno, sito e la loro interazione (tabella 3.3).

FL	Anova fattoriale p=0.05				livelli	media	± dev.std.
	source	DF	F	p			
1	anno	1	10.761	0.0015			
2	sito	3	19.103	<0.0001			
3	anno x sito	3	5.219	0.002			
5T1					A	267.0	13.7
Pollino					B	254.9	17.4
5T2					B	251.4	11.3
Val Susa					C	243.3	11.8
2004,5T1					A	274.5	9.3
2004,5T2					B	261.5	4.5
2003,5T1					B	259.5	13.6
2004,POLLINO					B	255.5	15
2003,POLLINO					BC	254.3	20.4
2003,VAL SUSA					CD	245.1	13.8
2004,VAL SUSA					D	241.5	9.5
2003,5T2					D	241.2	4.7
2004					A	258.2	16.3
2003					B	250.5	15.6

Tabella 3.3 Risultati dell'Anova fattoriale a livello nazionale (livello di significatività $p = 0.05$), per testare l'effetto dell'anno, del sito, e della loro interazione, sulle date di fine della lignificazione negli alberi, considerando tutte le specie assieme

Nel 2003 (figura 3.6a) la fine della lignificazione si è verificata più precocemente (8 settembre, gg 250) rispetto al 2004 (15 settembre, gg 259). I siti sono risultati divisi in tre gruppi: a terminare per prime la lignificazione sono state le piante della Val di Susa (30 agosto circa, gg 243), seguite da quelle del 5T2 (8 settembre circa, gg 251) e del Pollino (12 settembre circa, gg 255). Al 5T1, le piante hanno terminato la lignificazione solo verso la terza decade di settembre (gg 267).

Gli effetti dell'interazione sono difficilmente interpretabili e perciò le seguenti considerazioni vanno analizzate cautamente. Negli alberi della Val di Susa e del Pollino la lignificazione è terminata in entrambi gli anni nello stesso periodo: in Val di Susa tra fine agosto e i primi giorni di settembre, in Pollino verso l'11 settembre. Nei siti del Cinque Torri, invece, si è avuta differenza tra gli anni. Al 5T2 nel 2003 la fine della lignificazione si è verificata a fine agosto, mentre l'anno seguente tra la seconda e la terza settimana di settembre, con un ritardo di quasi 21 giorni. Al 5T1 la lignificazione termina il 17 settembre 2003 (essendo così in questo anno mediamente il sito che termina per ultimo), mentre quasi 15 giorni dopo nel 2004.

L'ANOVA a due fattori svolto per testare le differenze nella fine della lignificazione per il larice ha evidenziato la significatività degli effetti di entrambi i fattori, anno e sito, e della loro interazione. Nel 2003 il larice ha terminato

precocemente la lignificazione. Tra i siti i primi larici a terminare sono stati quelli della Val di Susa seguiti da quelli di 5T2 e quasi 20 giorni dopo da quelli del 5T1.

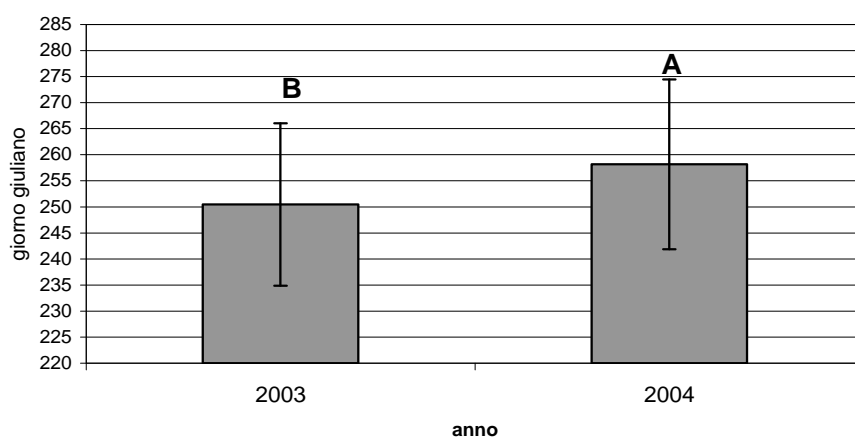
Al 5T1 i larici hanno terminato la lignificazione nel 2003 verso il 26 settembre e nel 2004 solo sei giorni dopo. Al 5T2 i larici hanno terminato significativamente prima nel 2003 (31 agosto) rispetto all'anno seguente (18 settembre). In Val di Susa in entrambi gli anni i larici hanno terminato la lignificazione verso il 4 settembre.

Dall'ANOVA a due fattori (sito, anno e interazione) per il pino cembro riguardo alla data di fine lignificazione sono risultati significativi gli effetti dei singoli fattori ma non della loro interazione. Nel 2003 la lignificazione è terminata precocemente (30 agosto, gg 242) rispetto al 2004 (13 settembre, gg 257). Per quanto riguarda il sito, le piante della Val di Susa sono state le prime a terminare la lignificazione (24-25 agosto, gg 237), finendo significativamente in anticipo rispetto a quelle dei due siti al Cinque Torri, che non hanno mostrato differenze significative tra loro e hanno finito quelle del 5T2 al 7-8 settembre (gg 251) e quelle del 5T1 per ultime al 16-17 settembre (gg 260).

L'effetto dell'anno per l'abete rosso è risultato significativo, ed è stato nel 2003 (17 settembre, gg 260) che la lignificazione è terminata prima (nel 2004, 4 ottobre, gg 278). Per il pino loricato invece la differenza tra i due anni non è risultata significativa. Per il pino uncinato, presente solo in Val di Susa, nel 2003 (8 settembre, gg 251) la lignificazione è terminata significativamente dopo rispetto al 2004 (27 agosto, gg 240).

(a)

FL



(b)

FL

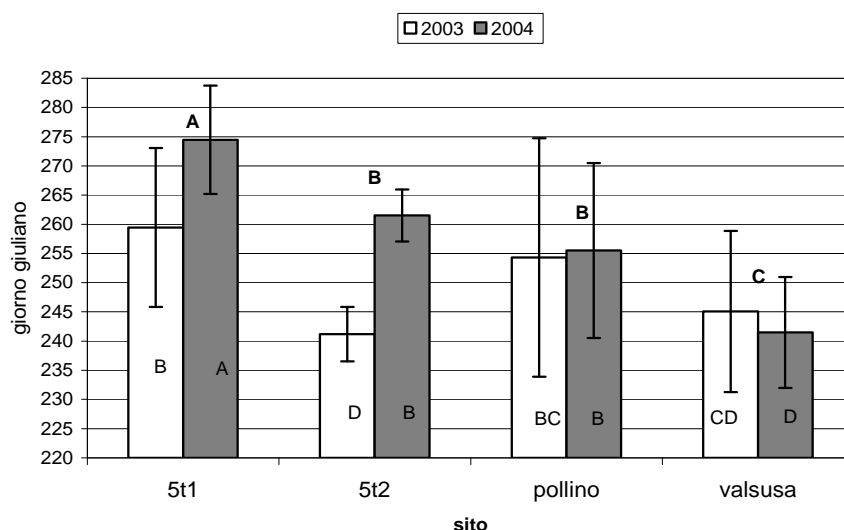


Figura 3.6 Risultati ANOVA a 2 fattori (anno, sito) per la fine della lignificazione: differenze significative tra (a) anni, (b) siti e [sito x anno]. I siti contrassegnati con una lettera in comune agli altri presentano valori non significativamente differenti tra loro. In (b) le lettere sopra alle barre indicano le differenze tra siti, quelle dentro le barre le differenze dovute all'interazione, tra siti e tra anni.

3.2.4. Durata della stagione vegetativa

La durata della differenziazione, cioè il periodo di tempo dall'inizio della distensione alla fine della lignificazione, è stata analizzata per vedere se ci sono state differenze significative. Dall'ANOVA a due fattori (anno, sito e loro interazione) è stata accettata l'ipotesi nulla per l'effetto dell'anno, cioè non vi è stata differenza tra i due anni a livello complessivo, includendo le piante di tutti i siti e di tutte le specie assieme

(figura 3.7a). L'effetto del sito e quello dell'interazione (sito x anno) sono invece risultati significativi (figura 3.7b e tabella 3.4).

Le piante del 5T1 sono quelle in cui la durata della differenziazione (116 giorni), e quindi della xilogenesi, è stata significativamente più lunga di tutte le altre. Le piante degli altri siti sono state in ordine crescente di durata quelle della Val di Susa (94 giorni), del 5T2 (97 giorni) e del Pollino (98 giorni).

L'analisi della varianza ha evidenziato quattro gruppi e tre sottogruppi per i valori intermedi (tabella 3.4). La minore durata della differenziazione si è avuta per le piante della Val di Susa (87 giorni) e del Pollino (88 giorni) nel 2004. Hanno seguito poi le piante del 5T2 (92 giorni) e quelle della Val di Susa (101 giorni) nel 2003. Simile alle piante della Val di Susa nel 2003 per durata sono state quelle del 5T2 nel 2004 (103 giorni). Hanno seguito le piante del Pollino nel 2003 (108 giorni), con un valore intermedio tra quelle del 5T2 nel 2004 e del 5T1 nei due anni. Le piante che hanno avuto la durata maggiore in entrambi gli anni sono quelle del 5T1, che hanno presentato una stagione di oltre 115 giorni.

Durata	Anova fattoriale p=0.05				livelli	media	± dev. std.
	source	DF	F	p			
1	anno	1	2.859	0.0943	n.s.		
2	sito	3	14.837	<0.0001			
3	anno x sito	3	5.930	0.001			
5T1					A	116.4	11.7
Pollino					B	97.7	20.6
5T2					B	97.0	10.7
Val Susa					B	94.0	17.2
2004,5T1					A	118.2	8.5
2003,5T1					A	114.6	14.3
2003,Pollino					AB	107.6	21
2004,5T2					BC	102.5	6.1
2003,VAL SUSAS					BC	101.2	19.7
2003,5T2					CD	91.5	11.7
2004,POLLINO					D	87.7	15.3
2004,VAL SUSAS					D	86.7	10.8

Tabella 3.4 Risultati dell'Anova fattoriale a livello nazionale (livello di significatività p = 0.05), per testare l'effetto dell'anno, del sito, e della loro interazione, sulla durata del periodo di differenziazione delle cellule del legno, considerando tutte le specie assieme

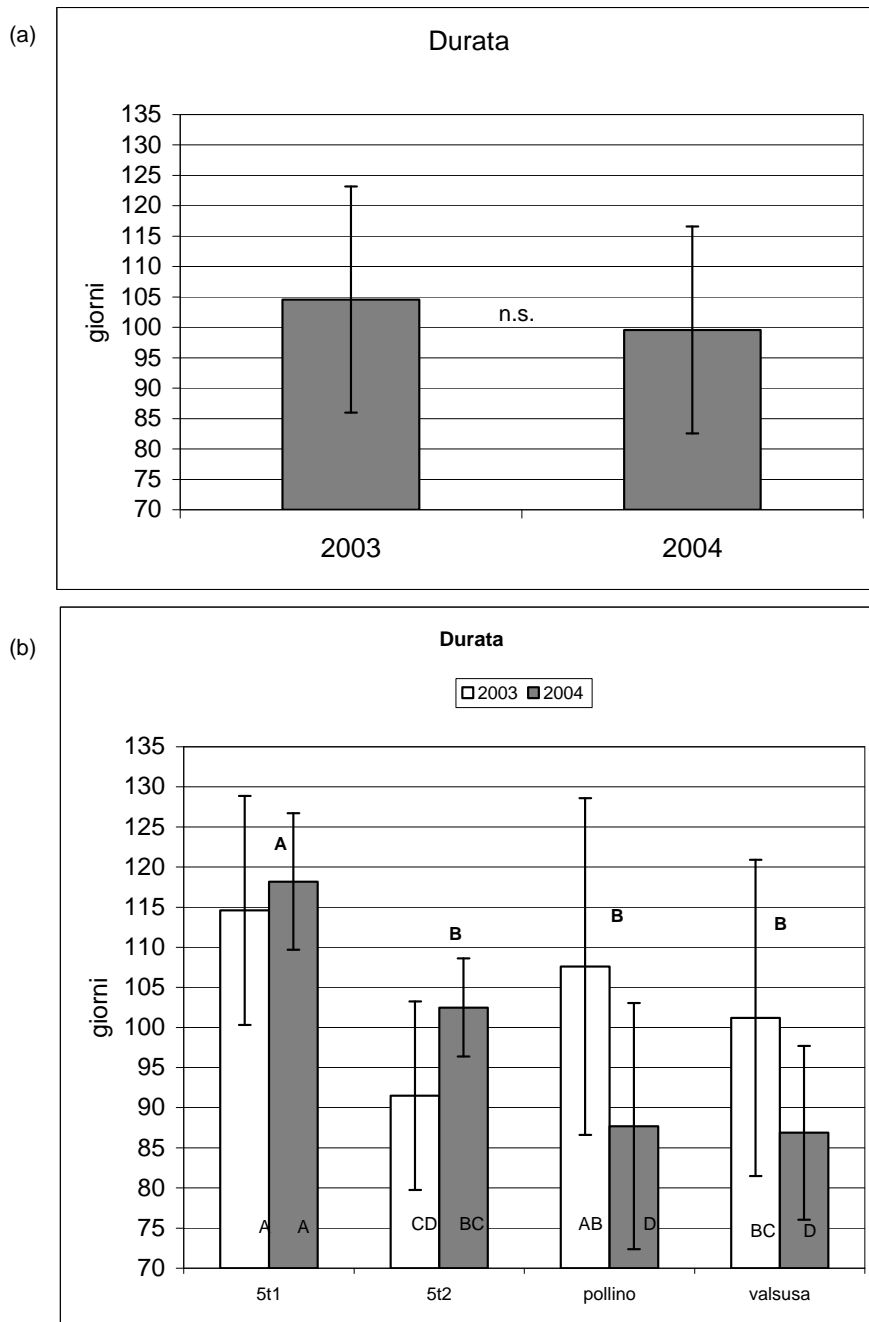


Figura 3.7 Risultati ANOVA a 2 fattori (anno, sito) per la durata della differenziazione: L'effetto dell'anno (a) è risultato non significativo mentre ci sono (b) differenze significative tra siti e [sito x anno]. I siti contrassegnati con una lettera in comune agli altri presentano valori non significativamente differenti tra loro. In (b) le lettere sopra alle barre indicano le differenze tra siti, quelle dentro le barre le differenze dovute all'interazione, tra siti e tra anni.

Per quanto riguarda il larice, l'ANOVA ha evidenziato soltanto l'effetto del sito: gli alberi con la differenziazione maggiore sono stati quelli del 5T1 (120 giorni), seguiti da quelli del 5T2 (98 giorni) e da quelli della Val di Susa (88 giorni) che si sono discostati significativamente. Anche per il cembro l'unico effetto significativo è stato quello del sito e anche qui c'è lo stesso andamento: gli alberi con la durata maggiore sono stati

quelli del 5T1 (118 giorni), seguiti da quelli del 5T2 (96 giorni) e della Val di Susa (95 giorni) e se ne sono discostati significativamente.

Per l'abete rosso non vi è risultata essere nessuna differenza tra gli anni nella durata della differenziazione. Al contrario sia pino loricato che pino uncinato, in cui l'effetto dell'anno è significativo. Il pino loricato del Pollino ha presentato una durata significativamente più lunga nel 2003 (108 giorni) che nel 2004 (88 giorni). Per il pino uncinato della Val di Susa si è verificato lo stesso andamento presentando il 2003 una durata maggiore della differenziazione (112 gg) rispetto all'anno seguente (85 giorni)

Riassumendo, la specie con il periodo vegetativo più lungo è stata l'abete rosso (112 giorni), quelle con il periodo vegetativo più corto sono state pino loricato e pino montano (98 e 99 giorni). Tuttavia la durata varia negli anni e tra i siti: così ad esempio il periodo vegetativo più lungo in assoluto è stato quello che si è verificato per il larice al 5T1 nel 2003 (124 giorni), mentre il più corto in assoluto si è verificato per il larice in Val di Susa nel 2004 (84 giorni).

3.2.5. Numero di cellule prodotte

Il test t per dati appaiati ha evidenziato differenze significative nel numero di cellule prodotte solamente per le piante della Val di Susa: qui nel 2003 sono state prodotte più cellule che nel 2004 (tabella 3.5). Nelle piante degli altri siti, le differenze non sono risultate statisticamente significative.

In Val di Susa, la specie che ha prodotto il maggior numero di cellule è stata il pino cembro nel 2003 (41,0) con 15 cellule in più rispetto al 2004. Il larice invece si è dimostrata essere la specie che produce il minor numero di cellule in questo sito, come anche negli altri dove è presente. Nel 2003 il larice ha prodotto circa 21 cellule, 6 in più rispetto al 2004, ed infatti questo si riflette nella probabilità che la differenza sia significativa che è molto prossima alla soglia dello 0,05. Il pino montano ha avuto un comportamento intermedio, producendo circa 31 cellule nel 2003, cioè circa 11 in più rispetto al 2004.

n° cellule specie	anno	sito							
		5T1		5T2		POLLINO		VAL SUSAS	
		media	dev.std.	media	dev.std.	media	dev.std.	media	dev.std.
Larix decidua*	2004	43.9	6.6	33.7	5.6			15.2	7.4
	2003	47.9	14.4	39.6	9.9			21.2	11.8
		t ratio	p > t	t ratio	p > t			t ratio	p > t
Picea abies*	2004	70.1	5.6						
	2003	70.8	20.4						
		t ratio	p > t						
Pinus cembra*	2004	56.1	18.6	45.9	8.4			25.3	6.7
	2003	61.4	15.4	50.7	17.9			41.0	6.8
		t ratio	p > t	t ratio	p > t			t ratio	p > t
Pinus leucodermis**	2004					24.2	8.1		
	2003					26.3	7.6		
						t ratio	p > t		
Pinus uncinata*	2004							19.5	2.9
	2003							31.4	6.2
								t ratio	p > t

DF=gradi di libertà

* DF = 4

** eccezione DF = 9 per POLLINO, Pinus leucodermis

NOTA: Se la probabilità che la differenza tra gli anni è significativa, il valore è in corsivo e sottolineato

Tabella 3.5 Risultati dei test t appaiati per testare la differenza nel numero di cellule prodotte nei due anni per ogni sito e specie. Il livello di significatività è dello 0.05: i risultati significativi sono riportati in corsivo e sottolineati.

3.3. Analisi delle dimensioni cellulari

3.3.1. Proporzioni di legno primaticcio e tardivo

Dalle analisi svolte si è osservato un andamento evidente: nel 2003 le piante hanno prodotto proporzionalmente più legno tardivo rispetto all'anno seguente (figura 3.8) con differenze statisticamente significative all'analisi del χ^2 (tabella 3.6). Questo fenomeno non si è verificato solo in due casi, per l'abete rosso al sito 5T2 (1 sola pianta) e per i cembri della Val di Susa, dove però le probabilità non sono risultate significative. Si nota anche che per la Val di Susa queste differenze non sono state mai significative.

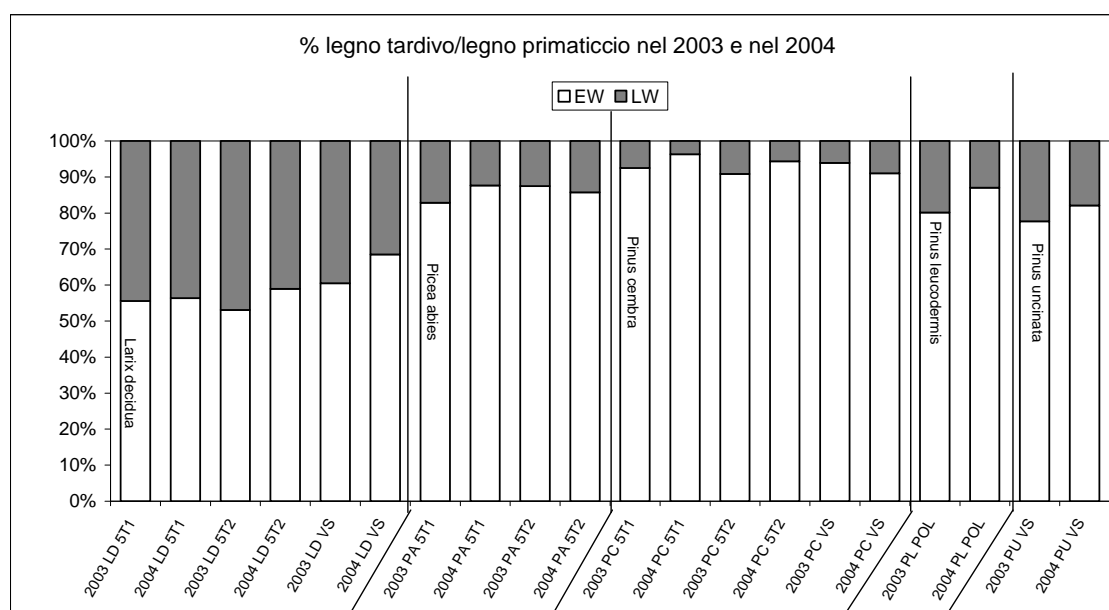


Figura 3.8 proporzione di legno primaticcio e tardivo nei due anni per ciascuna specie nei diversi siti: LD = Larix decidua; PA = Picea abies; PC = Pinus cembra; PL = Pinus leucodermis; PU = Pinus uncinata

specie	sito	EW		LW		χ^2	prob<0.05	
		2003	2004	2003	2004			
LD	5T1	55.6	56.4	44.4	43.6	0.08	0.7539	n.s
	5T2	53.0	58.9	47.0	41.1	6.05	0.0139	
	VS	60.5	68.5	39.5	31.5	3.61	0.0575	
PA	5T1	82.8	87.6	17.2	12.4	13.38	0.0003	n.s
	5T2	87.5	85.7	12.5	14.3	0.40	0.5289	
PC	5T1	92.5	96.3	7.5	3.7	14.09	0.0002	n.s
	5T2	90.9	94.3	9.1	5.7	9.15	0.0025	
	VS	93.9	91.1	6.1	8.9	2.96	0.0853	
PL	POL	80.1	87.0	19.9	13.0	39.04	<0.0001	
PU	VS	77.7	82.1	22.3	17.9	2.57	0.1090	n.s

Tabella 3.6 risultati del test χ^2 per testare se la differenza nella proporzione di legno primaticcio (earlywood, EW) e tardivo (latewood, LW) tra gli anni è significativa. Livello di significatività dello 0,05. Nell'ultima colonna è riportato se le differenze non sono significative (n.s.) LD = Larix decidua; PA = Picea abies; PC = Pinus cembra; PL = Pinus leucodermis; PU = Pinus uncinata

3.3.2. Andamento di variazione delle dimensioni cellulari tra i due anni

I larici hanno dimostrato per tutte le caratteristiche misurate un andamento diverso tra le piante del 5T1 da una parte e quelle del 5T2 e della Val di Susa dall'altra (figura 3.9, 3.10, 3.11, 3.12): l'unico andamento in comune si è avuto per l'ampiezza del lume nel legno tardivo che nel 2004 è aumentato nelle piante dei tre siti. Rispetto al 2003 l'abete rosso ha aumentato in entrambi i siti lo spessore della parete (sia in primaticcio che tardivo, figura 3.9) e l'ampiezza del lume (unica eccezione le piante del 5T1 dove è diminuito nel primaticcio, figura 3.10), mentre l'area delle cellule è diminuita nel

primaticcio per poi aumentare nel tardivo. (figura 3.12). Nel pino cembro si è evidenziato come nel 2004 lo spessore della parete sia aumentato nelle piante di tutti i siti (figura 3.9), mentre l'ampiezza del lume sia aumentata solo in quelle del Cinque Torri (figura 3.10). In pino montano e pino loricato rispetto al 2003 è diminuito lo spessore della parete, come per il larice del 5T2 e della Val di Susa (figura 3.9). Nel complesso dell'anello, in pino loricato e montano nel 2004 sono diminuite l'ampiezza del lume, la larghezza e l'area delle cellule (figura 3.10, 3.11, 3.12)

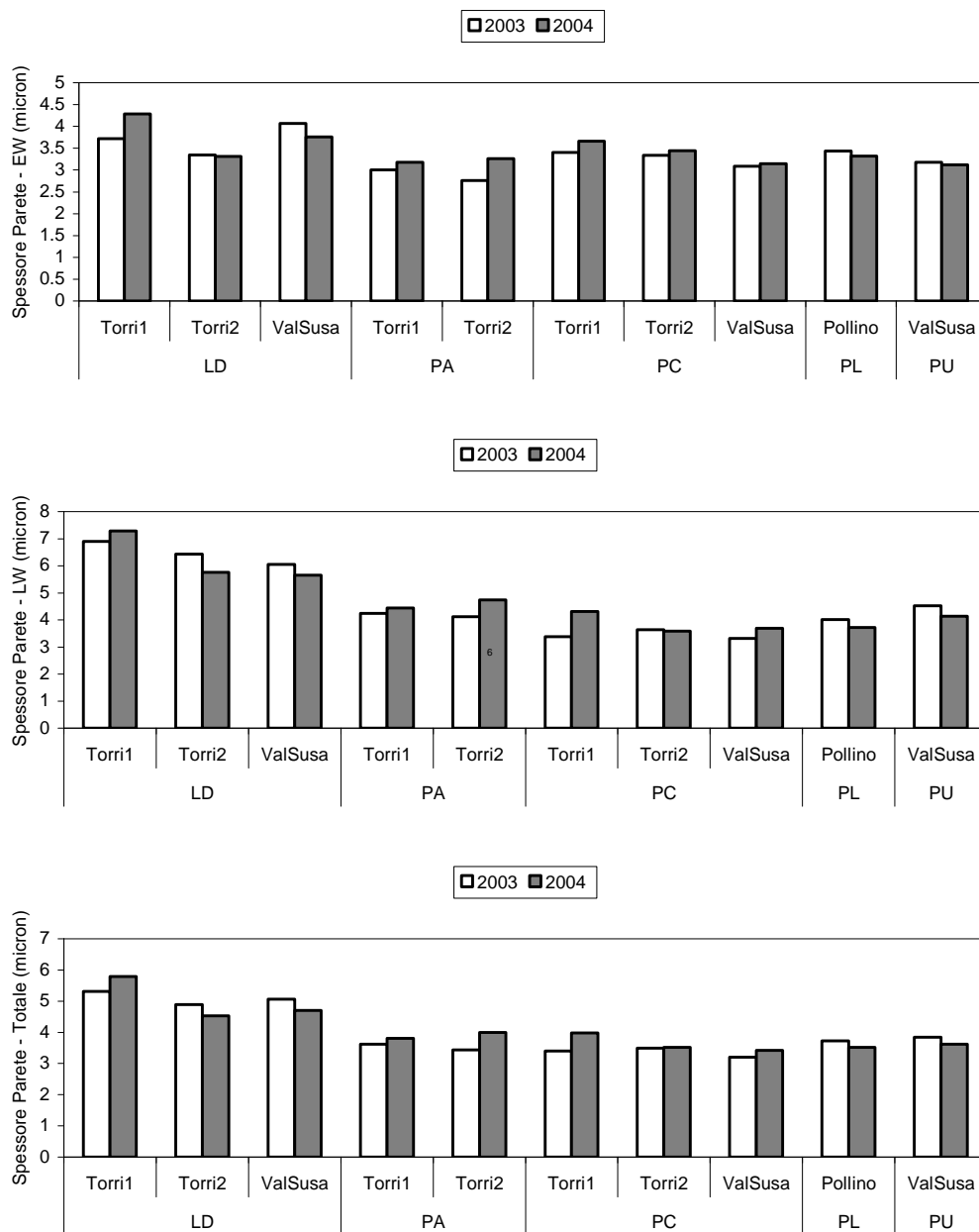


Figura 3.9 Spessore delle pareti cellulari (micron) per le diverse specie (larice [LD], abete rosso [PA], cembro [PC], pino loricato [PL] e pino montano [PU]) nei diversi siti (5T1, 5T2, Val Susa e Pollino), nell'anno 2003 (barre bianche) e nel 2004 (barre grigie) in legno primaticcio (EW), tardivo (LW) e totale

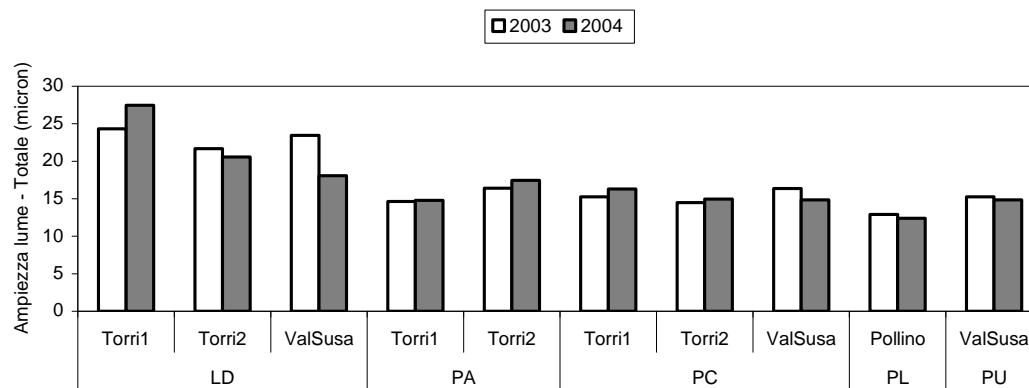
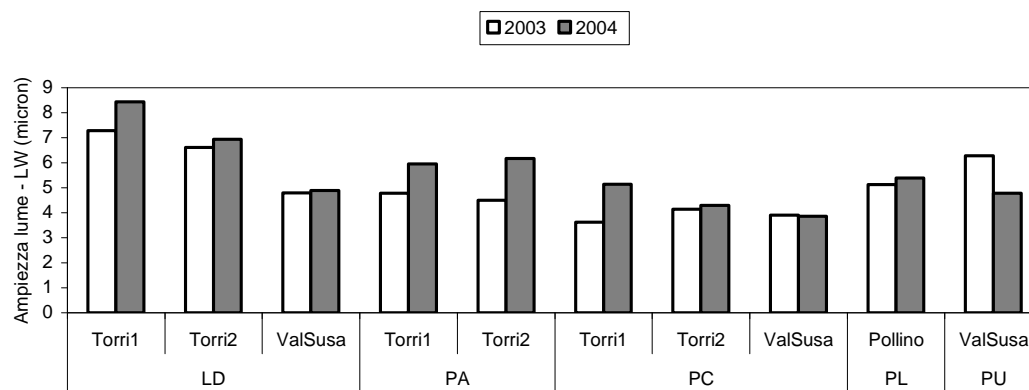
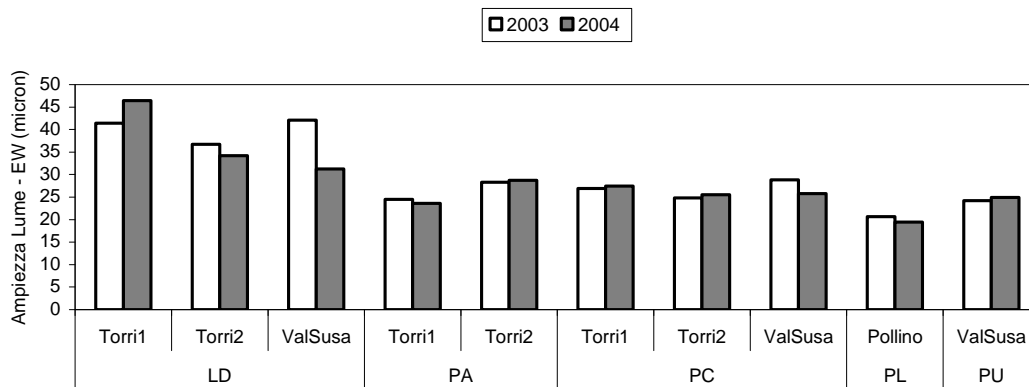


Figura 3.10 Ampiezza del lume cellulare (micron) per le diverse specie (larice [LD], abete rosso [PA], cembro [PC], pino loricato [PL] e pino montano [PU]) nei diversi siti (5T1, 5T2, Val Susa e Pollino), nell'anno 2003 (barre bianche) e nel 2004 (barre grigie) in legno primaticcio (EW), tardivo (LW) e totale

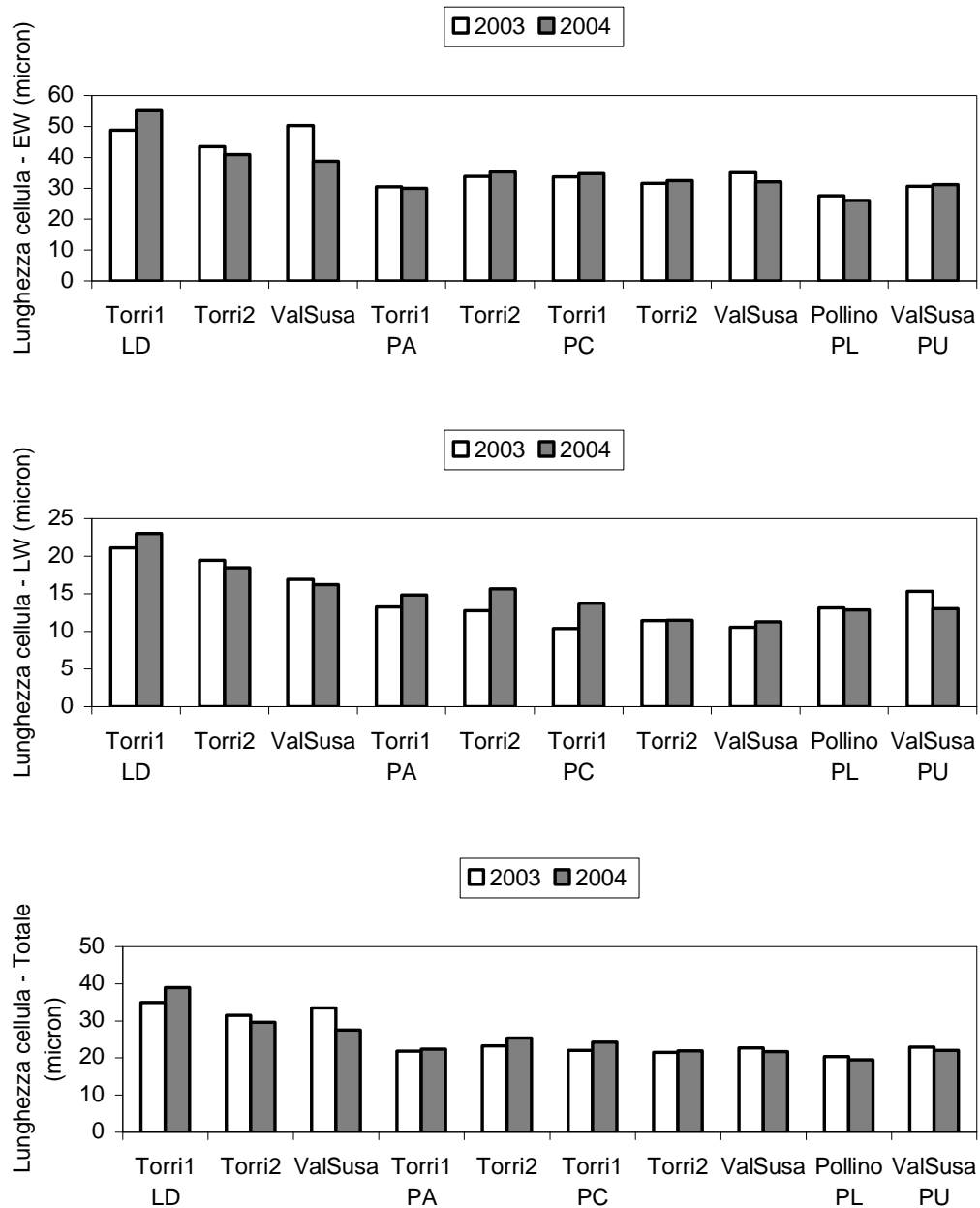


Figura 3.11 Larghezza delle cellule (micron) per le diverse specie (larice [LD], abete rosso [PA], cembro [PC], pino loricato [PL] e pino montano [PU]) nei diversi siti (5T1, 5T2, Val Susa e Pollino), nell'anno 2003 (barre bianche) e nel 2004 (barre grigie) in legno primaticcio (EW), tardivo (LW) e totale

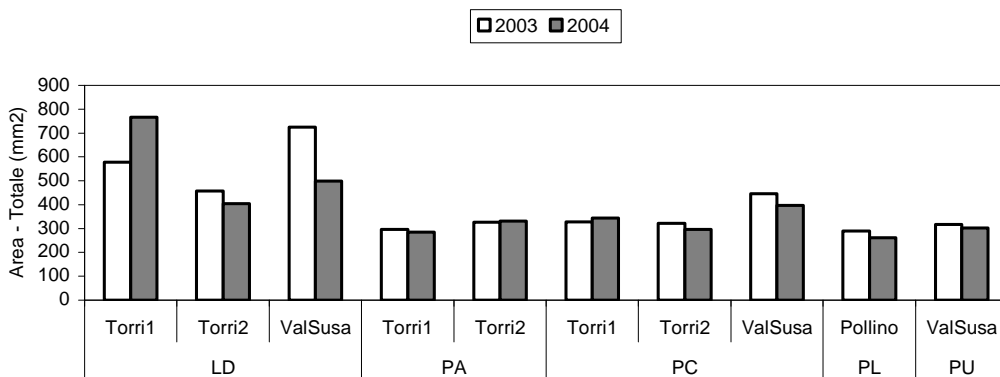
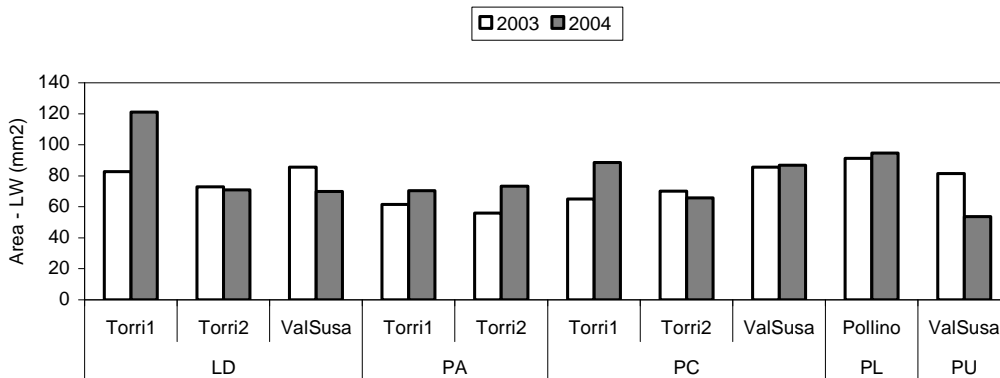
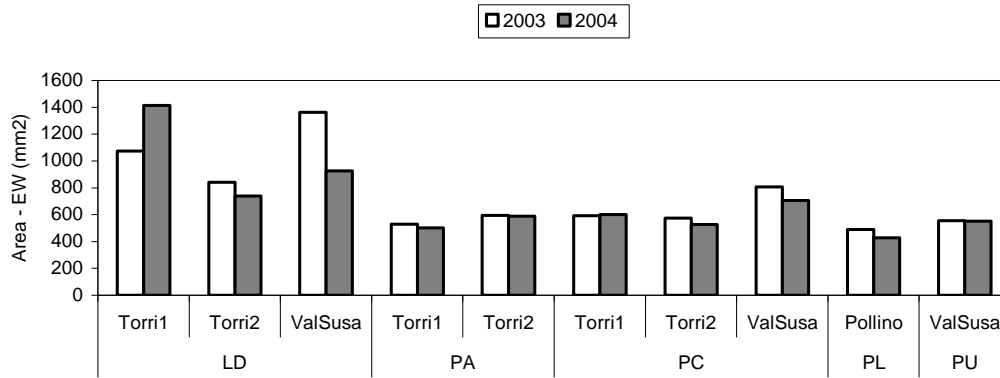


Figura 3.12 Area delle cellule (μm^2) per le diverse specie (larice [LD], abete rosso [PA], cembro [PC], pino loricato [PL] e pino montano [PU]) nei diversi siti (5T1, 5T2, Val Susa e Pollino), nell'anno 2003 (barre bianche) e nel 2004 (barre grigie) in legno primaticcio (EW), tardivo (LW) e totale

4. Discussione

4.1. Inizio della differenziazione

In tutti i siti è stato osservato un inizio della differenziazione cellulare anticipato nel 2003, l'anno più caldo durante la maggior parte della durata della xilogenesi. L'inizio della distensione (prima fase della differenziazione) si è verificato con temperature intorno ad una soglia termica piuttosto stabile nei due anni, come riportato per il Pollino da Del Rosario (2006) e per il Cinque Torri da Rossi *et al.* (2007a, 2007b). In Val di Susa, pur non essendo state calcolate le soglie termiche, si è osservato che le temperature in corrispondenza dell'inizio della distensione sono per entrambi gli anni attorno agli 8 °C. Questo risultato è importante e in linea con quanto riportato da Del Rosario (2006) e da Rossi *et al.* (2007a) sulla costanza delle soglie termiche nel tempo (anni) e nello spazio (siti). Simili valori di temperatura erano stati notati anche da Körner e Paulsen (2004) su *treeline* di differenti parti del pianeta, a conferma di una stretta relazione della presenza del limite altitudinale e latitudinale del bosco con una certa soglia termica.

Nel pino silvestre le temperature sembrano influenzare le divisioni iniziali nello xilema (Antonova e Stasova 1993). Le temperature elevate del 2003 hanno giocato un ruolo anche in altri processi biologici: ad esempio Gehrig (2006) ha riportato un anticipo di 1-2 settimane nella stagione pollinica. Chmielewski e Ritzer (2001), osservando la fenologia fogliare, hanno riportato come un aumento delle temperature tardo invernali-primaverili (febbraio-aprile), esteso a quasi tutta l'Europa, abbia portato dal 1969 al 1998 ad un anticipo nell'inizio della stagione di crescita di quasi 8 giorni. Nei nostri siti di studio sono state misurate nel 2003 (straordinariamente caldo, Rebetz *et al.* 2006) da marzo a maggio temperature medie mensili maggiori di 2-3 °C rispetto all'anno seguente (considerato nella norma) e si sono verificati anticipi nell'inizio della distensione fino a 20 giorni e in media superiori ai 9-10 giorni. Il nostro studio dunque ha confermato che le temperature sono il fattore principale che regola l'inizio dell'attività cambiale e della differenziazione delle cellule xilematiche nelle foreste di ambienti freddi o temperato-freddi.

4.2. Fine della differenziazione

Plomion *et al.* (2001) hanno riportato come le dinamiche xilogenetiche siano probabilmente meno sensibili ai fattori esterni (temperature e precipitazioni), dopo il passaggio tra legno primaticcio e tardivo. Le diverse temperature massime minime e medie giornaliere sembrano influenzare in modo differente gli stadi della citogenesi (Antonova e Stasova 1993, 1997). In valli interne e aride del Tirolo il pino silvestre e l'abete rosso hanno ridotto nel 2003 gli accrescimenti annuali del 35% rispetto agli anni precedenti (1998-2002) ed hanno evidenziato una precoce fine dell'attività cambiale, con una pronunciata diminuzione nello spessore del legno tardivo (Pichler e Oberhuber 2007). Nel presente studio i siti del Cinque Torri hanno dimostrato una significativa differenza tra gli anni nella fine della lignificazione con un anticipo nel 2003 tra due e tre settimane (unica eccezione il larice al 5T1 che anticipa di 6 giorni). In Val di Susa ed in Pollino non sembra esserci una differenza tra le date di fine lignificazione nei due anni: fa eccezione il pino montano, che ha posticipato di 11 giorni la fine della lignificazione nel 2003. Dal nostro studio è emerso quindi un quadro complesso: la fine della differenziazione non ha un chiaro controllo termico, come già notato da Del Rosario (2006) per il Pollino: infatti si può verificare anche con temperature medie elevate, al di sopra dei 10°C.

4.3. Durata della differenziazione

Il clima sembra avere un effetto sia sulla durata sia sul tasso di differenziazione cellulare di *Abies balsamea* (L.) Mill, indipendentemente dall'inizio della stagione di crescita (Deslauriers *et al.* 2003a). Kirdyanov *et al.* (2003) hanno riportato che uno scioglimento tardivo delle nevi in Siberia per tre specie del genere *Larix* in ambiente di *timberline* possa spiegare una differente relazione tra spessore dell'anello e temperature estive, nonché una minore durata della stagione di crescita e un inizio ritardato. Temperature estive più elevate sembrano allungare il periodo di crescita libero da neve ad alta quota, mentre aumentano i flussi evaporativi a quote più basse (Jolly *et al.* 2005). In Pollino ed in Val di Susa la durata della differenziazione è stata significativamente maggiore nel 2003, a differenza di quanto avviene al 5T2 (Rossi *et al.* 2007a). Nel nostro studio si è evidenziato un diverso comportamento tra pino

cembro e larice: infatti, hanno presentato una durata maggiore della differenziazione i larici al sito 5T1 e in Val di Susa e il pino cembro della Val di Susa nel 2003, mentre il larice al 5T2 e il pino cembro in entrambi i siti del Cinque Torri hanno presentato una durata della differenziazione più breve nel 2003. Questo è difficilmente spiegabile solo in base all'andamento termico.

4.4. Numero di cellule prodotte

Dal nostro studio si è visto che il numero di cellule prodotte è stato sempre maggiore nel 2003, rispetto all'anno seguente. Tuttavia, questa differenza è stata significativa solo per le piante della Val di Susa, che è il più xerico tra i siti studiati.

Zweifel *et al.* (2006) hanno suggerito come per il pino silvestre, in siti aridi della Svizzera, nel Wallis centrale, le precipitazioni siano il fattore principale che spiega la variazione interannuale (lo studio si è svolto dal 2002 al 2004) nell'accrescimento radiale. In Val di Susa l'estate del 2003 è stata più calda ma leggermente più piovosa: dunque una maggiore disponibilità idrica abbinata a temperature più elevate sembrano aver promosso una maggiore crescita in un sito tendenzialmente arido, come anche osservato da Oberhuber e Kofler (2001). Il 2003 si è caratterizzato come anno estremo anche per la durata dell'insolazione, con valori sopra il normale, particolarmente in quelle zone caratterizzate generalmente da estati piovose e nuvolose (Rebetez *et al.* 2006). In Val di Susa la durata della stagione vegetativa è stata più lunga nel 2003 e quindi non si può dire con certezza se il maggior numero di cellule prodotte sia frutto soltanto di una durata maggiore o sia legata anche ad un differente tasso di produzione.

Anfodillo e Urbinati (2001) hanno riportato come i diversi settori alpini possano rispondere in maniera differente alle temperature: sulle Alpi occidentali (Piemonte e Valle d'Aosta) e sui versanti meridionali delle Alpi orientali (Dolomiti ampezzane) le temperature massime estive non sono positivamente correlate all'accrescimento, ma lo diventano fortemente sui versanti esposti a nord delle Dolomiti (giugno e luglio). Le temperature più alte, quasi a parità di precipitazioni (appena più basse, 30 mm in meno da luglio a settembre, nel 2003), hanno avuto effetto nelle piante al 5T2, dove lo stesso numero di cellule viene prodotto in un tempo minore nel 2003. Nel nostro studio, infatti, si è evidenziato come le piante di un sito delle alpi orientali esposto a Nord (5T2), caratterizzato dalle temperature medie più basse tra quelli analizzati, risentano dell'andamento delle temperature aumentando il tasso di produzione cellulare e

anticipando la fine della differenziazione. Al 5T1 si è evidenziato come il larice abbia allungato il periodo della xilogenesi, mentre il cembro l'abbia ridotto nel 2003. Larice e cembro al 5T1 nel 2003 hanno prodotto un numero di cellule non significativamente maggiore: dunque larice e cembro hanno avuto rispettivamente il primo un tasso di produzione cellulare minore e l'altro maggiore rispetto all'anno seguente. Al 5T2, invece, larice e cembro hanno accorciato entrambi della stessa quantità (11 giorni) la durata della stagione di crescita nel 2003, e quindi hanno avuto entrambi un tasso di produzione più alto nel 2003. Questo evidenzia come le due specie reagiscano diversamente alle stesse condizioni ambientali in un sito esposto a sud e in uno esposto a nord, a quota più elevata, in ambiente di *treeline*.

4.5. Differenze interannuali nella proporzione di legno tardivo

In pino silvestre e betulla nella foresta boreale finlandese la quantità di legno primaticcio è determinata dalle riserve depositate nell'anno precedente, mentre lo spessore del legno tardivo dipenderebbe dalle temperature della mezza e tarda estate, e principalmente da quelle di luglio (Schmitt *et al.* 2004). Dal nostro studio è emerso come molte piante hanno prodotto una maggior proporzione di legno tardivo nel 2003 (unica eccezione l'abete rosso del 5T2 e i cembri della Val di Susa) caratterizzato da temperature del periodo di crescita estivo elevate.

Wimmer e Grabner (2000) hanno riportato che lo spessore dell'anello e la proporzione di legno tardivo non mostrano relazioni con i dati climatici mensili. Basse temperature estive sembrano limitare lo spessore dell'anello e del legno tardivo di *Abies lasiocarpa* della British Columbia solo nei siti di alta quota (Splechna *et al.* 2000). Questo potrebbe spiegare la differenza che si ha tra la Val di Susa e gli altri siti che si possono classificare come ecotoni di limite superiore del bosco (Anfodillo e Urbinati, 2001). In Val di Susa nel 2003 un aumento delle temperature non ha portato ad una maggiore proporzione di legno tardivo, ma essendo aumentato il numero di cellule, in valore assoluto lo spessore del legno tardivo è aumentato, dato che le dimensioni medie delle cellule (ampiezza e area) sono state maggiori nel 2003.

4.6. Andamento interannuale nelle dimensioni cellulari

A temperature medie superiori ai 15-17°C sembra corrispondere un calo netto nella quantità di biomassa accumulata nelle pareti delle tracheidi di *Larix sibirica* Ldb (Antonova e Stasova 1997). Carraro *et al.* 2001, studiando larice, pino cembro e abete rosso al Cinque Torri, hanno individuato dei gruppi di cellule dotati dei medesimi andamenti relativi nelle ampiezze del lume nelle cellule formate nella prima parte del periodo vegetativo, ma hanno notato come questo non sia possibile nelle tracheidi del legno tardivo. Nel nostro studio nelle piante che hanno dimostrato di aver prodotto una maggiore percentuale di legno tardivo nel 2003, si è evidenziato come l'ampiezza del lume cellulare nel legno tardivo sia minore rispetto al 2004. Tuttavia questo si è riscontrato anche nelle piante per cui non si è avuta una significativa differenza nella proporzione di legno tardivo, dunque non può essere un carattere distintivo.

In *Picea glehnii* Mast. le temperature e le precipitazioni estive sembrano influenzare rispettivamente positivamente e negativamente lo spessore della parete cellulare (Yasue *et al.* 2000). Nel nostro studio le specie che sembrano produrre pareti più spesse nel 2003 (l'anno più caldo in estate) sono il larice del 5T2 e della Val di Susa, il pino loricato e il pino montano. Tuttavia le cellule del larice del 5T1, degli abeti rossi e dei cembri, nel 2004 hanno aumentato lo spessore delle pareti rispetto all'anno precedente. Dunque si evidenziano differenze interspecifiche, e per il larice anche differenze tra i siti.

Uggla *et al.* (2001) e Deslauriers *et al.* (2003a) hanno riportato come la formazione di pareti più spesse nel legno tardivo sia collegato ad una maggiore durata piuttosto che ad un tasso maggiore di formazione della parete secondaria. Gli alberi del Pollino, nel 2003, hanno xilogenesi anticipata e più lunga come in Val di Susa: emerge una differenza nella risposta dei due siti. In Val di Susa sono state prodotte più cellule ma le proporzioni tra legno primaticcio e tardivo non sono variate, nel 2003 in Pollino al contrario le piante hanno prodotto più lentamente le cellule, passando verosimilmente una maggiore quantità di tempo in differenziazione.

5. Conclusioni

L'anno 2003 è stato in Europa centrale quello con l'estate più calda dal 1500 ad oggi (Luterbacher *et al.* 2004), e in molte zone si è avuta una forte siccità estiva (Ciais *et al.* 2005). La vegetazione non ha risposto allo stesso modo a questo evento estremo (Jolly *et al.* 2005) evidenziando differenze importanti a livello di specie e siti. L'analisi nel 2003 e 2004 ha permesso di comprendere meglio l'influenza dei diversi fattori ambientali sui processi di crescita al limite superiore del bosco.

Questo studio ha confermato che al limite superiore del bosco l'inizio della differenziazione sia principalmente controllato dalle temperature. L'anticipo della differenziazione non si riflette tuttavia necessariamente in una maggiore durata della xilogenesi, essendo la fine della differenziazione probabilmente sotto il controllo di altri fattori, probabilmente anche endogeni. La fine della differenziazione sembra infatti essere influenzata sia da fattori sito-specifici che interni alla specie, configurando così un quadro complesso che richiede ulteriori studi per poter essere interpretato.

Temperature più elevate sono associate frequentemente, ma non sempre, ad una maggiore percentuale di legno tardivo. Sul numero di cellule probabilmente influisce la differente disponibilità idrica durante la stagione vegetativa. Sembrerebbe che in siti più xerici le piante producano il minor numero di cellule, ma questo andamento deve essere necessariamente valutato e ponderato sulla base dell'età delle piante (Rossi *et al. in press*, Crivellaro 2005). In Val di Susa, che si può considerare un sito relativamente xerico, sembra che un aumento anche limitato di precipitazioni, abbinato a temperature elevate, porti ad un aumento significativo della durata della differenziazione e del numero di cellule prodotte.

Questo studio ha dimostrato come eventi estremi come quelli verificatisi nell'anno 2003 (Nicholls e Alexander 2007, Rebetez *et al.* 2006, Low *et al.* 2006, Meier *et al.* 2004, Schär *et al.* 2004) possano essere sfruttati proficuamente per approfondire la comprensione dei meccanismi che regolano la crescita intra-annuale delle piante arboree in alta quota.

6. Bibliografia

- Abe H, Funada R, Ohtani J, Fukazawa K (1997) Changes in the arrangement of cellulose microfibrils associated with the cessation of cell expansion in tracheids. *Trees* 11:328-332
- Abe H, Nakai T, Utsumi Y, Kagawa A (2003) Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiology* 23:859-863
- Anfodillo T, Urbinati C (2001) Foreste di alta quota in ambiente alpino: fisionomia, ecologia e possibili dinamismi. *Monti e boschi* 3-4:31-39
- Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Fior C, Rossi S (2006) Convergent tapering of xylem conduit in different woody species. *New Phytologist* 169:279-290
- Antonova G F, Stasova V V (1993) Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees* 7(4):214-219
- Antonova G F, Stasova V V (1997) Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees* 11(8):464-468
- Antonova G F, Chapplygina I A, Varaksina T N, Stasova V V (2005) Ascorbic Acid and Xylem Development in Trunks of the Siberian Larch Trees. *Russian Journal of Plant Physiology* 52(1):83-92
- Barlow P W, Brain P, Powers S J (2002) Estimation of directional division frequencies in vascular cambium and in marginal meristematic cells of plants. *Cell Prolif.* 35:49-68
- Carraro V, Anfodillo T, Rossi S (2001) Visita ai siti sperimentali stazioni di *Col de la Roa* e *Cinque Torri*. In Atti del XXXVIII Corso di Cultura in Ecologia, San Vito di Cadore 2001 (a cura di Anfodillo T e Carraro V) pp 197-227
- Carrer M, Anfodillo T, Urbinati C, Carraro V (1998) High-altitude forest sensitivity to global warming: results from long-term and short-term analyses in the Eastern Italian Alps. In: Beninston M, Innes J L (eds) *The Impacts of Climate Variability on Forests* Springer, pp 171-189
- Carrer M, Urbinati C (2004) Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology* 85(3):730-740
- Carrer M, Urbinati C (2006) Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. *New Phytologist* 170:861-872

- Catesson A-M (1994) Cambial Ultrastructure and Biochemistry: Changes in Relation to Vascular Tissue Differentiation and the Seasonal Cycle. *International Journal of Plant Sciences* 155(3)-251-261
- Chaffey N (1999) Cambium: old challenges – new opportunities. *Trees* 13:138-151
- Chmielewski F-M, Rötzer T (2001) Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* 108:101-112
- Ciais Ph, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogée J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer Chr, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend A D, Friedlingstein P, Grünwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival J M, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana J F, Sanz M J, Schulze E D, Vesala T, Valentini R (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437:529-533
- Crivellaro I (2005) Dinamica intra-annuale di accrescimento radiale: confronto fra diverse specie di conifere e relazioni con la temperatura e le precipitazioni. Tesi di laurea in Scienze Forestali ed Ambientali. Relatore T.Anfodillo. AA 2004-2005 Università degli Studi di Padova. 47pp
- Daubenmire R F (1949) Relation of Temperature and Daylength to the Inception of Tree Growth in Spring. *Botanical Gazette* 110(3):464-475
- Del Rosario P R (2006) Soglie termiche e controllo della xilogenesi in *Pinus leucodermis* Ant. al limite superiore del bosco. Tesi di laurea in Tecnologie Forestali ed Ambientali. Relatore T.Anfodillo. AA 2005-2006 Università degli Studi di Padova. 41pp
- Denne M P (1988) Definition of latewood accorging to Mork (1928). *IAWA Journal* 10:59-62
- Denne M P, Wilson J E (1977) Some quantitative effects of indoleacetic acid on the wood production and tracheid dimensions of *Picea*. *Planta* 134(3):223-228
- Deslauriers A (1999) Mise en place du cerne de croissance chez le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et relation avec le climat local. Memoire presente a l'Universite du Quebec a Chicoutimi comme exigence partielle de la maitrise en Ressources Renouvelables. Le 9 Mars, 1999. Universite du Quebec. 71pp
- Deslauriers A (2003) Dynamique de la croissance radiale et influence meteorologique quotidienne chez le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en foret boreale.

- These presentate a l'Universite du Quebec a Chicoutimi comme exigence partielle du doctorat en Sciences de l'Environnement. 25 Juin 2003. Universite du Quebec. 142pp
- Deslauriers A, Morin H, Begin Y (2003a) Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Can. J. For. Res.* 33:190-200
- Deslauriers A, Morin H, Urbinati C, Carrer M (2003b) Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada). *Trees* 17:477-484
- Deslauriers A, Anfodillo T, Rossi S, Carraro V (2007a) Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees. *Tree Physiology* 27:1125-1136
- Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T (2007b) Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia* 25:113-124
- Downes G, Beadle C, Worledge D (1999) Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E.nitens* in relation to climate. *Trees* 14(2):102-111
- Forster T, Schweingruber F H, Denneler B (2000) Increment Puncher A tool for extracting small cores of wood and bark from living trees. *IAWA Jorunal* 21(2):169-180
- Fowler J, Cohen L (1993) *Statistica per ornitologi e naturalisti*. Franco Muzzio Editore, Padova.
- Gardin M (2005) Fenologia delle cellule xilematiche in alcune conifere al limite superiore del bosco nelle Alpi orientali. Tesi di laurea specialistica in Scienze Forestali ed Ambientali. Relatore T.Anfodillo. AA 2004-2005 Università degli Studi di Padova. 52pp
- Gehrig R (2006) The influence of the hot and dry summer 2003 on the pollen season in Switzerland. *Aerobiologia* 22:27-34
- Gindl W, Grabner M, Wimmer R (2000) The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees* 14:409-414
- Gindl W (2001) Cell-wall lignin content related to tracheid dimensions in drought-sensitive austrian pine (*Pinus nigra*). *IAWA Journal* 22(2):113-120
- Giovannelli A, Deslauriers A, Fragnelli G, Scaletti L, Castro G, Rossi S, Crivellaro A (2007) Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populus x canadensis*

- Mönch 'I-214' and *P. deltooides* Marsh. 'Dvina') through high resolution analysis of stem growth. *Journal of Experimental Botany* 11p doi:10.1093/jxb/erm117
- Grace J, Norton D A (1990) Climate and Growth of *Pinus sylvestris* and its upper altitudinal limit in Scotland: Evidence from tree growth-rings. *The Journal of Ecology* 78(3):601-610
- Gričar J, Zupančič M, Čufar K, Koch G, Schmitt U, Oven P (2006) Effect of Local Heating and Cooling on Cambial Activity and Cell Differentiation in the Stem of Norway Spruce (*Picea abies*). *Annals of Botany* 97:943-951
- Heinrichs D K (2005) Intra-annual xylem development in seven boreal tree species from eastern Canada. A thesis submitted in partial fulfillment of the Honours Thesis Course. 2005 University of Winnipeg. 49pp
- He Li M, Hoch G, Körner C (2002) Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees* 16:331-337
- Hoch G, Popp M, Körner C (2002) Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *OIKOS* 98:361-374
- Hughes M K, Schweingruber F H, Cartwright D, Kelly P M (1984) July-August temperature at Edinburgh between 1721 and 1975 from tree-ring density and width data. *Nature* 308:341-344
- Kirdyanov A, Hughes M, Vaganov E, Schweingruber F, Silkin P (2003) The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees* 17:61-69
- Körner C (1998) A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459
- Körner C, Paulsen J (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *J. Biogeogr.* 31:713-732
- Kullman L (2007) Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology* 95:41-52
- Jolly W M, Dobbertin M, Zimmermann N E, Reichstein M (2005) Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophysical research letters* vol.32
- Lachaud S, Catesson A-M, Bonnemain J-L (1999) Structure and functions of the vascular cambium. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences* 322:633-650

- Marion L, Gričar J, Oven P (2007) Wood formation in urban Norway maple trees studied by the micro-coring method. *Dendrochronologia* 25:97-102
- Lloyd A H, Graumlich L J (1997) Holocene Dynamics of Treeline Forests in the Sierra Nevada. *Ecology* 78(4):1199-1210
- Longo C (1997) Biologia vegetale forma e funzioni UTET 608pp
- Low M, Herbinger K, Nunn A J, Häberle H, Leuchner M, Heerdt C, Werner H, Wipfler P, Pretzsch H, Tausz M, Matyssek R (2006) Extraordinary drought of 2003 overrules ozone impact on adult beech trees (*Fagus sylvatica*). *Trees* 20:539-548
- Lundgren C (2004) Cell wall thickness and tangential and radial cell diameter of fertilized and irrigated Norway spruce. *Silva Fennica* 38(1):95-106
- Luterbacher J, Dietrich D, Xoplaki E, Grosjean M, Wanner H (2004) European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science* 303:1499-1503
- Mazzaro M (2004) Dinamiche intra-annuali di formazione dell'anello legnoso in conifere al limite superiore del bosco e relazioni con i fattori ambientali. Tesi di laurea in Scienze Forestali ed Ambientali. Relatore T.Anfodillo. AA 2003-2004 Università degli Studi di Padova. 65pp
- Meier F, Engesser R, Forster B, Odermatt O (2004) Situazione fitosanitaria dei boschi 2003. Traduzione di Nicola Petrini, Editore Istituto federale di ricerca per la foresta, la neve e il paesaggio WSL, Birmensdorf 2004
- Nicholls N, Alexander L (2007) Has the climate become more variable or extreme? Progress 1992-2006. *Progress in Physical Geography* 31(1):77-87
- Oberhuber W (2004) Influence of climate on radial growth of *Pinus cembra* within the alpine timberline ecotone. *Tree Physiology* 24:291-301
- Oberhuber W, Kofler W (2001) Dendroclimatological spring rainfall reconstruction within an inner Alpine dry valley. In: Kaennel Dobbertin M, Bräker O.U. (editors), 2001. International Conference Tree Rings and People, Davos, 22-26 September 2001
- Oribe Y, Kubo T (1997) Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology* 17:81-87
- Partanen J, Leinonen I, Repo T (2001) Effect of Accumulated Duration of the Light Period on Bud Burst in Norway Spruce (*Picea abies*) of Varying Ages. *Silva Fennica* 35(1):111-117

- Peloso L (2005) Analisi dei tracheidogrammi di tre specie di limite superiore del bosco. Tesi di laurea triennale in Tecnologie forestali ed ambientali. Relatore T.Anfodillo. AA 2004-2005 Università degli Studi di Padova. 53pp
- Pereira da Silva R, dos Santos J, Tribuzy E S, Chambers J Q, Nakamura S, Higuchi N (2002) Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166:295-301
- Pichler P, Oberhuber W (2007) Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *Forest Ecology and Management* 242:688-699
- Plomion C, Leprovost G, Stokes A (2001) Wood formation in Trees. *Plant Physiology* 127:1513-1523
- Rebetez M, Mayer H, Dupont O, Schindler D, Gartner K, Kropp J, Menzel A (2006) Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Ann. For. Sci.* 63:569-577
- Rossi S (2003) Dinamiche intra-annuali di formazione dell'anello legnoso ed effetti dei fattori ambientali in popolazioni al limite superiore del bosco delle Alpi orientali. Tesi di dottorato di ricerca in Ecologia forestale XVI ciclo AA 2002-2003 Università degli Studi di Padova. 92pp
- Rossi S, Deslauriers A (2003) La formazione dell'anello legnoso nelle piante forestali: dinamicismi e metodi di analisi. *Monti e boschi* 5:25-33
- Rossi S, Deslauriers A, Morin H (2003) Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia* 21(1):1-7
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M (2006a) Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist* 170:301-310
- Rossi S, Anfodillo T, Menardi R (2006b) Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal* 27(1):89-97
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T (2006c) Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the alpine timberline. *IAWA Journal* 27(4):383-394
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carraro V (2007a) Evidence of threshold for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* 152:1-12
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Urbinati C, Menardi R, Fontanella F (2007b) Effetti della temperatura e del fotoperiodo sulla xilogenesi al limite superiore del bosco. *I.F.M.* 2:81-97

- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carrer M. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist*, in press
- Schär C, Vidale P L, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger M A, Appenzeller C (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427:332-336
- Schmitt U, Grünwald C, Gričar J, Koch G, Čufar K (2003) Wall structure of terminal latewood and declining silver fir trees in the dinaric region, Slovenia. *IAWA Journal* 24(1):41-51
- Schmitt U, Jalkanen R, Eckstein D (2004) Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. In the northern boreal forest in Finland. *Silva Fennica* 38(2):167-178
- Splechtna B E, Dobry J, Klinka K (2000) Tree-ring characteristics of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in relation to elevation and climatic fluctuations. *Ann. For. Sci.* 57:89-100
- Stevens G C, Fox J F (1991) The Causes of Treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:177-191
- Sveinbjörnsson B (2000) North American and European Treelines: External Forces and Internal Processes Controlling Position. *AMBIO* 29(7):388-395
- Uggla C, Mellerowicz E I, Sundberg B (1998) Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots Pine by Positional Signaling. *Plant Physiol.* 117:113-121
- Uggla C, Magel E, Moritz T, Sundberg B (2001) Function and Dynamics of Auxin and Carbohydrates during Earlywood/Latewood Transition in Scots Pine. *Plant Physiology* 125:2029-2039
- Vaganov E A (1990) The tracheidogram method in tree ring analysis and its application. In Cook R, Kairiukstis L (eds) *Methods of dendrochronology* Kluwer Academy, Dordrecht, pp 63-76
- Vaganov E A, Hughes M K, Kirilyanov A V, Schweingruber F H, Silkin P P (1999) Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature* 400:149-151
- Wareing P F, Roberts D L (1956) Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytologist* 55(3):356-366
- West G B, Brown J H, Enquist B J (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664-667
- Wimmer R (2002) Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20(1-2): 21-36

- Wimmer R, Grabner M (2000) A comparison of tree-ring features in *Picea abies* as correlated with climate. *IAWA Journal* 21(4):403-416
- Wodzicki T J (1971) Mechanism of Xylem Differentiation in *Pinus sylvestris* L. *J. Exp. Bot.* 22(3):670-687
- Yasue K, Funada R, Kobayashi O, Ohtani J (2000) The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors. *Trees* 14(4):223-229
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery D M (2006) Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J. Exp. Bot.* 57(6):1445-1459